

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

FÁBIO HIDEKI YAMADA

**Macroecologia das comunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *C. piquiti*
(Osteichthyes, Cichlidae)**

Maringá
2012

FÁBIO HIDEKI YAMADA

**Macroecologia das comunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *C. piquiti*
(Osteichthyes, Cichlidae)**

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. Ricardo Massato Takemoto
Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Carolina Viviana Minte-Vera

Maringá
2012

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

Y19m Yamada, Fábio Hideki, 1981 -
Macroecologia das comunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* (Osteichthyes, Cichlidae) / Fábio Hideki Yamada. -- Maringá, 2012.
69 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientador: Prof. Dr. Ricardo Massato Takemoto.
Coorientador: Prof.^a Dr.^a Carolina Viviane Minte-Vera.

1. *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 (Osteichthyes, Cichlidae) "tucunaré"- Macroecologia - Reservatórios - Brasil. 2. *C. piquiti* Kullander & Ferreira, 2006 (Osteichthyes, Cichlidae) "tucunaré" - Macroecologia - Reservatórios - Brasil. 3. Ecologia parasitária. 4. Invasões biológicas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.74178570981
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Maria Salete Ribelatto Arita CRB 9/858
João Fábio Hildebrandt CRB 9/1140

FÁBIO HIDEKI YAMADA

**Macroecologia das comunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *C. piquiti*
(Osteichthyes, Cichlidae)**

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. Ricardo Massato Takemoto
Universidade Estadual de Maringá (UEM) (Presidente)

Prof. Dr. Reinaldo José da Silva
Universidade Estadual Paulista (Unesp)

Prof. Dr. Luiz Eduardo Roland Tavares
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS)

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

Prof. Dr. Horácio Ferreira Júlio Júnior
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 20 de Março 2012.

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

*A minha família preciosa,
Priscilla e Felipe, que sempre
foi o alicerce e inspiração*

AGRADECIMENTOS

À Deus pelo seu amor, compreensão e presença em todos os momentos da minha vida;

À Priscilla e Felipe pelo imenso amor, apoio, incentivo e constante presença;

Aos meus pais pelo amor, empenho, apoio e incentivo em todos os momentos;

Aos meus irmãos Marcel e Fabiana, e a Júlia por trazer alegria e felicidade;

À Sonia, Augusto e Dinda pelo apoio e torcida;

Ao Dr. Ricardo Massato Takemoto minha imensa e eterna gratidão pelos os ensinamentos, disposição, paciência e acima de tudo sua amizade;

A Dr^a. Carolina Viviana Minte-Vera pela coorientação;

Ao Dr. Gilberto Cezar Pavanelli pela a oportunidade e amizade;

A Dr^a. Maria de los Angeles Perez Lizama por revisar a tese, compartilhando suas experiências e conhecimentos;

A todos os amigos do laboratório pelos os mais de oito anos de momentos inesquecíveis e alegres, que tornaram todos os trabalhos mais prazerosos e deliciosos regados de muitos “salgadinhos”. Um agradecimento adicional a Carol, Luiza, Fabrício, Antonio, Bruno pela grande ajuda nos trabalhos em campo;

Aos diversos colaboradores que ofereceram apoio durante as coletas em diversas localidades: Prof^a. Elineide Marques, Neamb/UFT, Karla Agostinho, Limnobios, Prof^a. Sathyabama Chellappa, Profa. Elizete Cavalcanti, Fernando Pelicice, Josy, Alessandro Bifi, Hélio Martins Fontes Júnior, Thiago Oda, Ariela;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e ao Nupélia, e todos os respectivos funcionários, pela a ajuda e contribuição;

À Salete e João, pelo atendimento e organização exemplar na Biblioteca Setorial do Nupélia;

Ao CNPq pela concessão da bolsa de doutorado.

Macroecologia das comunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* (Osteichthyes, Cichlidae)

RESUMO

A macroecologia busca padrões geográficos da distribuição e abundância das espécies em grande escala, e representa um dos temas centrais da biogeografia. As comunidades de parasitos possuem papel fundamental nos modelos para os estudos de biodiversidade e biogeografia, sendo que dois ecossistemas podem diferir na composição da fauna parasitária. Conforme as condições ambientais, os ciclos de vida e a disponibilidade de hospedeiros intermediários susceptíveis em cada ecossistema apresentam variações de prevalência e abundância de infecção/infestação por determinado parasito. As invasões biológicas têm aumentado nos últimos anos representando ameaça à biodiversidade mundial. O estudo testou: a hipótese de que fatores extrínsecos (i.e. ecossistema aquático) é o fator chave que modula as comunidades de parasitos das populações de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* proveniente de seis ecossistemas aquáticos brasileiros, utilizando os parasitos como variáveis preditivas e discriminantes das populações hospedeiras; e a hipótese de diminuição da similaridade entre as infracomunidades e comunidades componentes de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* com o aumento da distância geográfica. A primeira abordagem constatou que a comunidade componente de parasitos de *C. kelberi* é menos diversa e abundante que a de *C. piquiti*, e que as comunidades componentes de ambas foram influenciadas principalmente pelos ectoparasitos. As análises discriminante canônica e de correspondência demonstraram que a abundância e a prevalência parasitária em indivíduos de *C. kelberi* e *C. piquiti* é um bom indicador para as populações de hospedeiro. Desta forma, as comunidades componentes de parasitos de populações de hospedeiro de regiões biogeograficamente distintas apresentam níveis de infecção, ciclo de vida, composição, riqueza e dominância de espécies característico do ambiente em que esta inserida. Estes resultados podem estar relacionados à estabilidade populacional, ambiental e principalmente, as ações antrópicas de introduções dos tucunarés nesses ecossistemas. A segunda abordagem refutou a hipótese do declínio da similaridade com o aumento da distância geográfica para as comunidades parasitárias de *C. kelberi* e *C. piquiti* por se tratarem de espécies hospedeiras introduzidas que alteram e sofrem processos ecológicos diferentes das espécies nativas, sugerindo que o fenômeno do declínio da similaridade não é universal como visto em estudos anteriores, ocorrendo uma quebra dos limites de dispersão impostas por barreiras geográficas para as espécies introduzidas devido às ações antrópicas.

Palavras-chave: Macroecologia. Comunidade parasitária de *Cichla*. Invasões biológicas.

Macroecology of metazoan parasite communities of *Cichla kelberi* and *C. piquiti* (Osteichthyes, Cichlidae)

ABSTRACT

The macroecology search geographical patterns of distribution and abundance of a species in large-scale, and represents one of the central themes of biogeography. The parasites communities have a fundamental role in the models for studies of biodiversity and biogeography, two ecosystems may differ in the composition of parasitic fauna. According to environmental conditions, life cycles and the availability of intermediate hosts in each ecosystem may show variations in prevalence and abundance of infection/infestation by a given parasite. Biological invasions have increased in recent years representing a threat to global biodiversity. This study had two objectives: test the hypothesis that extrinsic factors (e.g. aquatic ecosystem) is the key factor that modulates the communities of parasites in populations of *Cichla kelberi* and *C. piquiti* from six Brazilian aquatic ecosystems, using their parasites as predictor variables and discriminant of host populations; and test the hypothesis of decreasing similarity among infracommunities and component communities of parasites of *C. kelberi* and *C. piquiti* with increasing geographical distance. The first chapter notes that the component community of parasites of *C. kelberi* is less diverse and abundant than *C. piquiti*, and those communities components of both host species were mainly influenced by ectoparasites. The canonical discriminant analysis and correspondence analysis showed that the parasitic abundance and prevalence in individuals of *C. kelberi* and *C. piquiti* is a good indicator to discriminate and correspond host populations. Thus, the component communities of parasites in host populations of areas biogeographically distinct show infection levels, life cycle, composition, richness and dominance of species characteristic of the environment in which it placed. These results may be related to stability of population and environmental and, mainly, the anthropogenic actions of introductions of peacock bass in these ecosystems. The subsequent chapter refuted the hypothesis of the decline of similarity with increasing geographical distance to the parasite communities of *C. kelberi* and *C. piquiti* because it is introduced host species that change and suffer different ecological processes from native species, suggesting that the phenomenon of the decline of similarity is not universal as viewed in previous studies, taking place a break of dispersion limits imposed by geographical barriers to introduced species due to human activities.

Keywords: Macroecology. Parasite community of *Cichla*. Biological Invasions.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Journal of Helminthology* e *Biological Invasions*

Disponível em:

<<http://journals.cambridge.org/action/displayJournal?jid=JHL>>

<<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	BIOGEOGRAFIA DE METAZOÁRIOS PARASITOS DE <i>Cichla kelberi</i> E <i>C. piquiti</i> (OSTEICHTHYES, CICHLIDAE) DE DIFERENTES ECOSISTEMAS AQUÁTICOS BRASILEIROS	
2.1	Introdução	13
2.2	Materiais e métodos.....	15
2.2.1	Amostragem.....	15
2.2.2	Análises dos dados	16
2.3	Resultados.....	17
2.3.1	Estrutura e composição da comunidade parasitária	17
2.3.2	Análise discriminante canônica (ADC)	23
2.3.3	Análise de correspondência (AC)	29
2.4	Discussão	32
	REFERÊNCIAS.....	37
3	HIPÓTESE DO DECLÍNIO DA SIMILARIDADE ENTRE AS COMUNIDADES DE METAZOÁRIOS PARASITOS COM O AUMENTO DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA DE DUAS ESPÉCIES DE <i>Cichla</i> (OSTEICHTHYES, CICHLIDAE)	
3.1	Introdução	42
3.2	Materiais e métodos.....	44
3.2.1	Amostragem.....	44
3.2.2	Análises dos dados	46
3.3	Resultados.....	47
3.3.1	Estrutura e composição da comunidade parasitária	47
3.3.2	Distâncias geográficas	51
3.3.3	Teste de Mantel.....	52
3.3.4	Porcentagem de similaridade (SIMPER)	54
3.4	Discussão	58
	REFERÊNCIAS.....	63
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	69

1 INTRODUÇÃO

Compreender os fatores determinantes da variação espacial da diversidade de espécies continua sendo um dos desafios da ecologia moderna. Os ecólogos acreditam que estes padrões sejam influenciados por uma variedade de processos ecológicos e evolutivos. Desta forma, a macroecologia busca padrões geográficos da distribuição e abundância das espécies em grande escala, e representa um dos temas centrais da biogeografia. Os ecólogos têm descoberto vários padrões a partir da compreensão das interações e as forças que governam a distribuição, abundância e diversidade de organismos em diferentes escalas (ANDERSON; MAY, 1978). Padrões gerais da ecologia parasitária (interação parasito-hospedeiro) parecem ser altamente contingentes e longe do universal (POULIN, 2007). A distribuição de uma espécie de parasito é a sobreposição entre condições bióticas favoráveis (i.e. presença de hospedeiros susceptíveis e outros parasitos interagindo) e fatores abióticos que controlam a sobrevivência de hospedeiros intermediários e paratênicos, estágios de vida livre e a sua capacidade de mobilidade.

As comunidades de parasitos possuem papel fundamental nos modelos para os estudos de biodiversidade e biogeografia, sendo que dois ecossistemas podem diferir na composição da fauna parasitária. Conforme as condições ambientais, os ciclos de vida e a disponibilidade de hospedeiros intermediários susceptíveis em cada ecossistema apresentam variações de prevalência e abundância de infecção/infestação por determinado parasito.

Parasitos indicadores da estreita relação com seus hospedeiros através da sua história coevolutiva, e sua distribuição geográfica que reflete a de seus hospedeiros (POULIN; MOUILLOT, 2003). Predições sobre quais características do hospedeiro poderiam promover a diversificação das comunidades de parasitos, têm origem a partir de duas abordagens teóricas. A primeira é a teoria de biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson (1967) (aplicado aos estudos parasitológicos) em que certas características do hospedeiro promovem altas taxas de especiação ou colonização por uma espécie nova de parasito e que deve estar associada com a alta diversidade parasitária. A segunda é o modelo epidemiológico (DOBSON; ROBERTS, 1994, ROBERTS; DOBSON; ARNEBERG; DE LEO; KRECEK; MANFREDI; LANFRANCHI; ZAFFARONI, 2002) que propõe que a densidade do hospedeiro é o fator chave determinante para que uma espécie de parasito possa invadir e persistir em uma população de hospedeiro (TAKEMOTO; PAVANELLI; LIZAMA; LUQUE; POULIN, 2005).

A similaridade na composição de espécies das comunidades componentes de parasitos de diferentes populações de hospedeiros depende da proximidade geográfica entre as populações e das possibilidades de permuta entre eles (ESCH; KENNEDY; BUSH; AHO, 1988, POULIN; MORAND, 1999). Nos últimos anos, diversos estudos testam a similaridade entre comunidades para diversos organismos como plantas, mamíferos, peixes e seus parasitos (NEKOLA; WHITE, 1999, POULIN, 2003). Poulin (2003) discute a falta de estimativas para diferentes grupos de organismos que possibilitariam postular uma regra geral de diminuição da similaridade com o aumento da distância geográfica. No entanto, a especificidade parasitária pelo hospedeiro pode limitar a dispersão espacial, sendo que os parasitos generalistas apresentam maiores oportunidades de expandir a distribuição geográfica, demonstrando que a biogeografia dos parasitos não segue uma regra.

O declínio da similaridade na composição de espécies entre comunidades ecológicas consiste de uma diminuição na proporção de espécies partilhada por duas comunidades com o aumento da distância entre elas (NEKOLA; WHITE, 1999). Este fenômeno é um dos padrões macroecológicos mais difundidos (NEKOLA; WHITE, 1999, POULIN, 2003). O fato da similaridade na composição de espécies entre duas localidades diminuir com o aumento da distância é quase que uma observação trivial. Vários mecanismos podem atuar, tanto isoladamente ou em combinação para produzir uma diminuição desta similaridade. Soininen; Mcdonald e Hillebrand (2007) classificaram três mecanismos: (1) a similaridade da comunidade pode diminuir com a distância simplesmente porque a similaridade das características ambientais também diminui com a distância. A maioria dos fatores climáticos e ambientais varia ao longo do gradiente, principalmente a temperatura. As espécies têm um melhor rendimento e tolerância apenas sob determinadas condições ambientais. Desta forma, o estágio infectante de vida livre de um parasito sobrevive e infecta com sucesso um hospedeiro sob certas condições ambientais (PIETROCK; MARCOGLIESE, 2003); (2) a topografia da paisagem pode facilitar ou dificultar a dispersão de organismos entre localidades. Ou seja, a presença de um maior número de barreiras geográficas limita a taxa de dispersão dos organismos ocorrendo um declínio abrupto entre as similaridades; e (3) de acordo com a teoria neutra da biodiversidade e biogeografia de Hubbell (2001), a similaridade entre as comunidades diminui mesmo que o ambiente esteja completamente homogêneo devido à dispersão limitada dos organismos. Desta forma, diferenças nas composições e abundâncias relativas decorrem de processos probabilísticos de colonização e extinção dos indivíduos nos habitats.

O objeto do estudo são espécies do gênero *Cichla* conhecidas popularmente como “tucunaré”, compreendem um complexo de 15 espécies amplamente distribuído nas bacias dos rios Amazonas, Tocantins e Orinoco, e em rios menores drenados das Guianas até o Oceano Atlântico (KULLANDER; FERREIRA, 2006). As espécies deste gênero representam o principal grupo de peixes piscívoros da família Cichlidae na América do Sul (GOLDSTEIN, 1973, LOWE-MCCONNEL, 1975). Atualmente, algumas espécies deste gênero, apresentam ampla distribuição na América do Sul, uma vez que foram introduzidas em inúmeros açudes e represas, visando o incremento da pesca esportiva e da piscicultura, bem como o controle populacional de espécies indesejáveis e/ou de elevada prolificidade (FONTENELE; PEIXOTO, 1979, OLIVEIRA; MENDES; CRISÓSTOMO; ARAÚJO, 1986). Os “tucunarés” alcançaram elevada abundância em diversos reservatórios do Brasil e são conhecidas como predadores muito invasivos por demonstrarem alta habilidade competitiva e significativa capacidade de reduzir as populações de peixes nativos (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007, PELICICE; AGOSTINHO, 2009).

O estudo testa duas hipóteses: a de que fatores extrínsecos (i.e. ecossistema aquático) é o fator chave que modula as comunidades de parasitos das populações de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* proveniente de seis ecossistemas aquáticos brasileiros, utilizando os parasitos como variáveis preditivas e discriminantes das populações hospedeiras. Esta hipótese implica que as populações de tucunarés de diferentes ecossistemas, apresentam estruturas e composição de comunidades parasitárias distintas em função das pressões externas do habitat em que estão inseridas. A segunda hipótese testa a diminuição da similaridade entre as infracomunidades e comunidades componentes de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* com o aumento da distância geográfica. No entanto, a predição é de que esta hipótese não seja corroborada por se tratar de espécies de peixes não endêmicas na maioria dos locais de coleta e expostas às alterações da dinâmica coevolutiva da relação parasito hospedeiro.

2 BIOGEOGRAFIA DE METAZOÁRIOS PARASITOS DE *Cichla kelberi* E *C. piquiti* (OSTEICHTHYES, CICHLIDAE) DE DIFERENTES ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS BRASILEIROS

2.1 Introdução

Sistemas ecológicos são intrinsecamente complexos, mas isso não significa necessariamente que todos sejam imprevisíveis e caóticos. Os ecólogos têm descoberto vários padrões a partir da compreensão das interações e as forças que governam a distribuição, abundância e diversidade de organismos em diferentes escalas (ANDERSON; MAY, 1978). Padrões gerais da ecologia parasitária (interação parasito-hospedeiro) parecem ser altamente contingentes e longe do universal (POULIN, 2007). A distribuição de uma espécie de parasito é a sobreposição entre condições bióticas favoráveis (i.e. presença de hospedeiros susceptíveis e outros parasitos interagindo) e fatores abióticos que controlam a sobrevivência de hospedeiros intermediários e paratênicos, estágios de vida livre e a sua capacidade de mobilidade.

Padrões geográficos de distribuição e abundância das espécies em grande escala, representam um dos temas centrais da biogeografia (ROSENZWEIG, 1995, GASTON; WILLIAMS, 1996). Parasitos são bons exemplos da estreita relação com seus hospedeiros através da sua história coevolutiva, e sua distribuição geográfica que reflete a de seus hospedeiros (POULIN; MOUILLOT, 2003). Predições sobre quais características do hospedeiro poderiam promover a diversificação das comunidades de parasitos, têm origem a partir de duas abordagens teóricas. A primeira é a teoria de biogeografia de ilhas de Macarthur e Wilson (1967) (aplicado aos estudos parasitológicos) em que certas características do hospedeiro promovem altas taxas de especiação ou colonização por uma espécie nova de parasito e que deve estar associada com a alta diversidade parasitária. A segunda é o modelo epidemiológico (DOBSON; ROBERTS, 1994, ROBERTS; DOBSON; ARNEBERG; DE LEO; KRECEK; MANFREDI; LANFRANCHI; ZAFFARONI, 2002) que propõe que a densidade do hospedeiro é o fator chave determinante para que uma espécie de parasito possa invadir e persistir em uma população de hospedeiro (TAKEMOTO; PAVANELLI; LIZAMA; LUQUE; POULIN, 2005).

Em bacias hidrográficas, a geografia no entorno dos ambientes aquáticos gera condições diferentes que resultam em comunidades de plantas e animais características de cada tributário (BROUDER; HOFFNAGLE, 1997). As populações de uma espécie de peixe presentes nestes ambientes geograficamente distintos podem apresentar variações nas

comunidades de parasitos (HARFORD; JONES, 1993). Conforme as condições ambientais, os ciclos de vida dos parasitos e a disponibilidade de hospedeiros intermediários susceptíveis em cada tributário, apresentam variações na prevalência e na abundância de infecção/infestação por determinado parasito (JANOVY Jr; SNYDER; CLOPTON, 1997). Potencialmente, a distribuição e a abundância dos parasitos no sistema aquático são afetadas pela movimentação dos peixes nos diferentes tributários. Quando os peixes locomovem-se livremente de um local para o outro, ocorre um cruzamento das comunidades parasitárias nestes locais, devido à sobreposição das populações hospedeiras. No entanto, quando o movimento dos peixes é restrito (por exemplo, *Cichla* spp.), a comunidade parasitária reflete as condições ecológicas de cada ambiente. Isto porque ambientes ecologicamente distintos fornecem oportunidades únicas de transmissão dos parasitos (WEICHMAN; JANOVY Jr., 2000).

As espécies do gênero *Cichla* conhecidas popularmente como “tucunaré”, compreendem um complexo de 15 espécies amplamente distribuído nas bacias dos rios Amazonas, Tocantins e Orinoco, e em rios menores drenados das Guianas até o Oceano Atlântico (KULLANDER; FERREIRA, 2006). As espécies deste gênero representam o principal grupo de peixes piscívoros da família Cichlidae na América do Sul (GOLDSTEIN, 1973, LOWE-MCCONNEL, 1975). Atualmente, algumas espécies deste gênero, apresentam ampla distribuição na América do Sul, uma vez que foram introduzidas em inúmeros açudes e represas, visando o incremento da pesca esportiva e da piscicultura, bem como o controle populacional de espécies indesejáveis e/ou de elevada prolificidade (FONTENELE; PEIXOTO, 1979, OLIVEIRA; MENDES; CRISÓSTOMO; ARAÚJO, 1986). Os “tucunarés” alcançaram elevada abundância em diversos reservatórios do Brasil e são conhecidas como predadores muito invasivos por demonstrarem alta habilidade competitiva e significativa capacidade de reduzir as populações de peixes nativos (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007, PELICICE; AGOSTINHO, 2009).

O princípio que conduz o presente estudo é de que fatores extrínsecos (i.e. ecossistema aquático) é o fator chave que modula as respectivas comunidades de parasitos de peixes. Esta hipótese implica que as populações de tucunarés de diferentes ecossistemas, apresentam estruturas e composição de comunidades parasitárias distintas em função das pressões externas do habitat em que estão inseridas. O objetivo desse estudo foi descrever a comunidade componente de parasitos das populações de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* provenientes de diferentes ecossistemas aquáticos brasileiros, utilizando seus respectivos parasitos como variáveis preditivas e discriminantes das populações hospedeiras.

2.2 Materiais e métodos

2.2.1 Amostragem

Um total de 161 espécimes de “tucunarés” foi examinado para o estudo da parasitofauna, sendo destes 95 de *C. piquiti* e 66 de *C. kelberi*. As coletas dos peixes foram realizadas em seis áreas: no Rio Acauã, açude Marechal Dutra (6°26'11"S 36°36'17"W); no Rio Tocantins, reservatório de Lajeado (9°75'14"S 48°35'75"W) e reservatório de São Salvador (12°74'75"S 48°24'09"W); no Rio Paraná, reservatório de Jupia (20°75'98"S 51°69'50"W) e reservatório de Itaipu (25°40'80"S 54°58'92"W); no Rio Paranapanema, reservatório de Rosana (22°36'08"S 52°52'22"W) (Figura 1).



Figura 1. Pontos de amostragem de *Cichla kelberi* (Açude Marechal Dutra; Reservatório de Jupia e Reservatório de Rosana) e *Cichla piquiti* (Reservatório de Lajeado; Reservatório de São Salvador; Reservatório de Jupia e Reservatório de Itaipu).

Os peixes foram capturados com varas de pesca entre Maio de 2009 e Abril 2011 e tiveram o comprimento padrão (CP) registrados em centímetros. A necropsia dos hospedeiros, coleta, fixação e preservação dos parasitos seguiu os métodos de Eiras, Takemoto e Pavanelli (2006). Os parasitos foram identificados de acordo com Kritsky, Thatcher e Boeger (1986 e 1989), Moravec (1998), Thatcher (2006).

2.2.2 Análises dos dados

Os descritores das infrapopulações como prevalência e intensidade média com respectivo desvio padrão foram calculadas para cada espécie de parasito de cada área. Foram calculados os índices de diversidade de Brillouin (H) para cada infracomunidade, e de dominância de Berger-Parker (d) (MAGURRAN, 1988) da comunidade componente de

metazoários parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* de cada local de coleta. O teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para comparar o tamanho dos peixes das diferentes populações; e comparar os índices de diversidade das infracomunidades de parasitos dos peixes das localidades amostradas (ZAR, 1996). O coeficiente de correlação por postos de Spearman (rs) avaliou a associação entre a diversidade de espécies (índice de Brillouin) e o comprimento padrão do hospedeiro; e a abundância de parasitos e o comprimento padrão do hospedeiro (ZAR, 1996).

O método estatístico multivariado da Análise Discriminante Canônica (ADC) baseado na estatística F da distância de Mahalanobis (medida de distância entre dois pontos (centróides) em um espaço multivariado definido por duas ou mais variáveis correlacionadas) foi utilizado a fim de detectar amostras discrepantes e classificar quais espécies parasitas de *C. kelberi* e *C. piquiti* são responsáveis pelas diferenças entre as infracomunidades parasitárias das populações de hospedeiros das áreas coletadas. Para estabilizar a variância (normalidade dos dados), as abundâncias de cada espécie de parasito foram previamente transformadas em $\log_{10}(x + 1)$. ANOVA e o teste *a posteriori* de Tukey foram realizados com os escores das duas primeiras funções discriminantes, para comparação de médias das infracomunidades parasitárias de cada grupo (localidade) da ADC (ZAR, 1996). A análise de correspondência (AC) avaliou a associação (prevalência) entre as espécies de parasitos e as populações dos locais amostrados. A terminologia da ecologia parasitária seguiu Bush, Lafferty, Lotz e Shostak (1997). Apenas parasitos com prevalência maior que 5% em pelo menos uma das áreas estudadas foram consideradas nas análises. O nível de significância estatística adotado para todas as análises foi de $p \leq 0,05$. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Statistica 7.1 (STATSOFT INC., 2005).

2.3 Resultados

2.3.1 Estrutura e composição da comunidade parasitária

Sessenta e seis espécimes de *C. kelberi* foram examinados de três localidades não nativas, 21 do reservatório de Jupuí, 29 do reservatório de Rosana e 16 do açude Marechal Dutra. O comprimento padrão dos peixes variou de 10,30 a 37 cm (média \pm desvio padrão = $25,60 \pm 1,83$), e diferiu significativamente entre as localidades ($H=20,469$; $p < 0,01$), sendo os maiores peixes coletados do reservatório de Rosana e Jupuí e os menores do açude Marechal Dutra. A correlação entre o comprimento padrão e a diversidade de espécies e a abundância de parasitos não foram significativas em nenhuma das localidades amostradas.

Para *Cichla piquiti* foram examinados 95 espécimes, 13 do reservatório de Jupia, 27 do reservatório de Itaipu, 25 do reservatório de Lajeado e 30 do reservatório de São Salvador, sendo nativos nestes dois últimos locais. O comprimento padrão dos peixes variou de 18,50 a 42,70 cm (média \pm desvio padrão = $29,03 \pm 5,98$), diferindo significativamente entre as localidades ($H=28,075$; $p < 0,01$). Os maiores exemplares desta espécie foram coletados do reservatório de Lajeado e os menores do reservatório de São Salvador. Correlações negativas significativas foram verificadas apenas entre o comprimento padrão dos peixes do reservatório de Lajeado e a abundância do Monogenea *Gussevia tucunarensis* ($r_s = -0,397$; $p < 0,05$) e do Cestoda *Proteocephalus macrophallus* ($r_s = -0,610$; $p < 0,05$).

A comunidade componente de *C. kelberi* foi composta pelos seguintes grupos taxonômicos: Monogenea, Digenea, Cestoda, e Nematoda, totalizando 863 espécimes de parasitos pertencentes a 11 taxa, sendo o Cestoda *Proteocephalus microscopicus* e o Nematoda *Contraecum* sp. (larva) os mais prevalentes (Tabela I). Para *C. piquiti* observou-se uma comunidade componente mais rica e abundante do que *C. kelberi* composta de Monogenea, Digenea, Cestoda, Nematoda, Copepoda e Branchiura, somando 21.141 espécimes de parasitos pertencentes a 17 taxa, sendo o Cestoda *P. microscopicus* e o Monogenea *G. tucunarensis* os mais prevalentes (Tabela II).

Tabela I. Comunidade componente da fauna parasitária de *Cichla kelberi* coletados nos reservatórios de Jupuí e Rosana e no açude Marechal Dutra amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (P = prevalência; IM = intensidade média de infecção/infestação; DP = desvio padrão). Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Jupuí (n=21)		Rosana (n=29)		Marechal Dutra (n=16)	
	P (%)	IM ± DP	P (%)	IM ± DP	P (%)	IM±DP
Ectoparasitos						
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	–	–	27,58	7,87±13,44	–	–
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)	–	–	6,89	1	–	–
<i>Gussevia undulata</i> (Mo)	–	–	6,89	1	–	–
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	31,03	5,44±4,79	–	–
Endoparasitos						
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	14,29	25,33±28,92	34,48	10,10±11,57	25	44,50±57,63
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	–	–	6,89	1	12,50	26±21,21
<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Ce)	4,76	1	–	–	6,25	1
<i>Procamalanus (Procamalunus) peracuratus</i> (Ne)	4,76	1	–	–	–	–
<i>Goezia intermedia</i> (Ne)	4,76	1	–	–	–	–
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	52,38	26,36±65,70	3,44	1	37,50	6,83±12,36
<i>Raphidascaaris (Sprentascaaris) manerti</i> (Ne)	–	–	3,44	1	–	–

Tabela II. Comunidade componente da fauna parasitária de *Cichla piquiti* coletados nos reservatórios de Jupuí, Itaipu, Lajeado e São Salvador amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (P = prevalência; IM = intensidade média de infecção/infestação; DP = desvio padrão). Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=cestoda; Ne=Nematoda; Co=Copepoda e Bra=Branchiura).

Espécies de parasites	Jupuí (n=13)		Itaipu (n=27)		Lajeado (n=25)		São Salvador (n=30)	
	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP
Ectoparasitos								
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	–	–	66,67	10,44±16,53	92	7,13±6,4	30	4,44±4,61
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i> (Mo)	–	–	22,22	3,83±2,99	92	14,13±11,21	23,33	5,29±4,31
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i> (Mo)	–	–	–	–	92	66,52±106,91	33,33	4,9±5,36
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)	–	–	44,44	4,75±5,48	100	293,92±281,97	33,33	65,7±93,74
<i>Gussevia undulata</i> (Mo)	–	–	3,7	1	44	4,91±4,70	–	–
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	3,7	2	72	26,61±43,76	–	–
<i>Lernaea</i> sp. (copepodito) (Co)	–	–	–	–	20	2,6±2,61	–	–
<i>Argulus multicolor</i> (Bra)	–	–	–	–	8	1,5±0,71	–	–
Endoparasitos								
<i>Genarchella genarchella</i> (Di)	–	–	–	–	–	–	6,67	2,5±2,12
<i>Sphincterodiplostomum</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	3,7	4	–	–	–	–
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	84,62	163,82±338,57	77,78	80,48±116,86	80	211,2±588,65	40	70,83±121,25
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	15,38	5,5±6,36	70,37	13,11±27,19	40	3,6±3,31	6,67	2±1,41

Continua ...

... Continuação da Tabela II

<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Ce)	15,38	1	11,11	81±137,7	56	11±12,09	–	–
<i>Procamalanus (Spirocamalunus) rarus</i> (Ne)	–	–	3,7	4	–	–	–	–
<i>Procamalanus (Spirocamalunus) inopinatus</i> (Ne)	–	–	–	–	–	–	3,33	1
<i>Contraecum</i> sp. (larva) (Ne)	38,46	29±62,05	59,26	4,38±5,06	88	28±30,46	36,67	3,64±4,52
<i>Cucullanus (Cucullanus)</i> sp. (Ne)	–	–	–	–	32	3±3,02	–	–

A população de *C. kelberi* do reservatório de Rosana apresentou o maior índice de diversidade apresentando oito espécies de parasitos, porém esta diferença não foi significativa em relação aos outros reservatórios ($H_b=0,340$; $p=0,843$), sendo *P. microscopicus* o parasito dominante. Para as populações de *C. piquiti* o ecossistema mais diverso significativamente foi o reservatório de Lajeado ($H=43,401$; $p<0,001$) com 13 espécies, sendo *G. tucunarensis* o parasito dominante (Tabela III e IV).

Tabela III. Média do índice de diversidade de Brillouin (H_b) \pm desvio padrão (DP) das comunidades componentes de parasitos de populações de *Cichla piquiti* e *C. kelberi* de seis ecossistemas aquáticos brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (N=número de amostras).

Comunidade componente	N	Riqueza		H _b ±DP
		Endoparasitos	Ectoparasitos	
<i>C. kelberi</i>				
Jupiá	21	5	0	0,060±0,166
Marechal Dutra	16	4	0	0,093±0,356
Rosana	29	4	4	0,122±0,235
<i>C. piquiti</i>				
Itaipu	27	6	5	0,561±0,368
Jupiá	13	4	0	0,079±0,155
São Salvador	30	5	4	0,321±0,379
Lajeado	25	5	8	1,047±0,353

Tabela IV. Índice de dominância de Berger-Parker (d) das comunidades componentes de parasitos de populações de *Cichla piquiti* e *C. kelberi* de seis ecossistemas aquáticos brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011.

Comunidade componente	Abundância total	Abundância da espécie dominante	d	Espécies dominantes
<i>C. kelberi</i>				
Jupiá	369	290	0,78	<i>Contracaecum</i> sp.
Marechal Dutra	272	178	0,65	<i>P. microscopicus</i>
Rosana	222	101	0,45	<i>P. microscopicus</i>
<i>C. piquiti</i>				
Itaipu	2528	1690	0,66	<i>P. microscopicus</i>
Jupiá	1960	1802	0,91	<i>P. microscopicus</i>
São Salvador	1683	850	0,50	<i>P. microscopicus</i>
Lajeado	14970	7348	0,49	<i>G. tucunarensis</i>

2.3.2 Análise discriminante canônica (ADC)

Cichla kelberi

A análise discriminante canônica (ADC) baseada na distância de Mahalanobis estabeleceu três grupos (locais de coleta) para *C. kelberi*. O modelo da ADC foi gerado a partir de oito variáveis (espécies de parasitos da comunidade componente), sendo as quatro espécies *Contracaecum* sp. (larva), *P. macrophallus*, *Ascocotyle* sp. (metacercária), *Sciadocephalus megalodiscus* as que mais contribuíram para a discriminação dos grupos. *Proteocephalus microscopicus*, *S. ergensi*, *G. tucunarense* e *G. undulata* foram às espécies que não explicam o modelo da ADC. Assim, rejeitou-se a hipótese nula de igualdade entre as médias dos vetores dos três grupos (populações hospedeiras), ou seja, os centróides dos grupos encontram-se em distâncias significativamente diferentes (λ de Wilks = 0,33179; $F(8,70) = 6,4407$; $p < 0,0001$) (Figura 2).

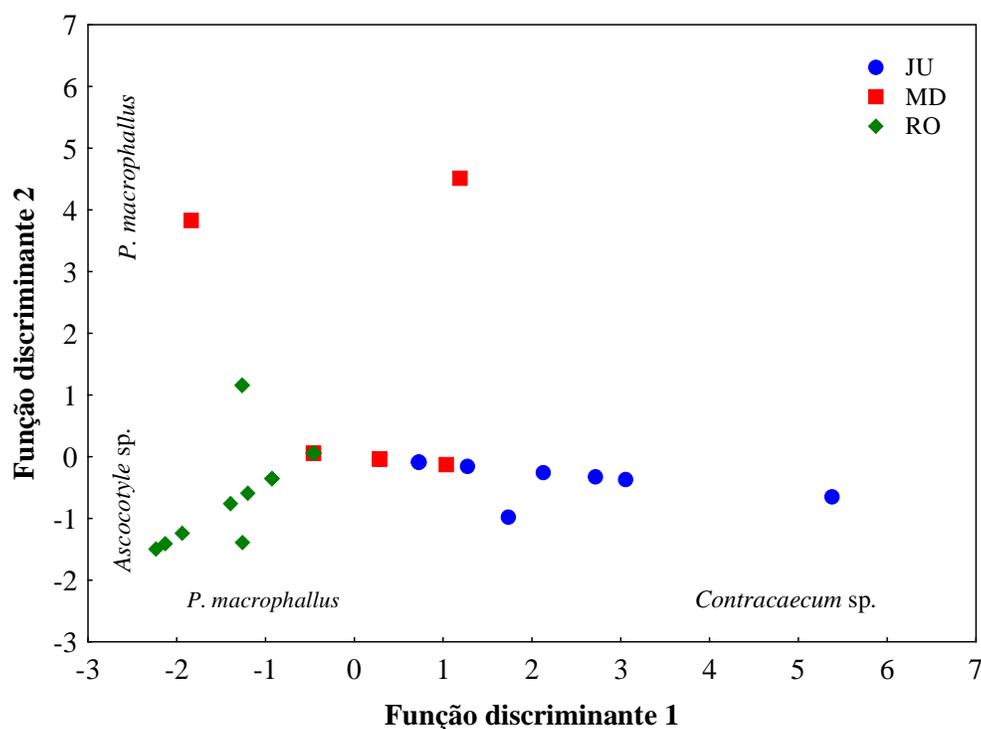


Figura 2. Dispersão dos grupos (populações hospedeira) de *Cichla kelberi* representado pelos escores das variáveis canônicas da análise discriminante. JU = Reservatório de Jupiá, MD = Açude de Marechal Dutra e RO = Reservatório de Rosana.

A primeira função da ADC (autovalor = 1,36) explicou 83,11% da variância de dispersão dos grupos. Para a função discriminante 1, o Nematoda *Contracaecum* sp. (larva) e o Cestoda *P. macrophallus* foram as espécies que correlacionaram positiva e negativamente, respectivamente (Tabela V). A média dos escores das variáveis canônicas gerados da função discriminante 1, demonstrou diferenças significativas entre os locais de coleta dos espécimes de *C. kelberi* ($F=25,85$; $p<0,0001$), sendo o grupo dos peixes do reservatório de Jupuí o que se diferencia das demais localidades. Este resultado foi corroborado pelo teste *a posteriori* de Tukey (Figura 3).

A função discriminante 2 explicou o restante da variância do modelo (autovalor=0,27654), sendo o grupo da população de peixes do açude Marechal Dutra que diferiu significativamente dos demais locais de coleta através da análise de variância ($F=5,25$; $p<0,009$), sendo confirmado pelo teste *a posteriori* de Tukey. O Cestoda *P. macrophallus* e o Digenea *Ascocotyle* sp. (metacercária) foram os parasitos que se correlacionaram positiva e negativamente com a função discriminante 2, respectivamente (Tabela V) (Figura 4).

Tabela V. Escores das variáveis canônicas das infrapopulações de parasitos de *Cichla kelberi* (D1=função discriminante 1; D2=função discriminante 2). Di=Digenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	D1	D2
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	-0,465	-0,408
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	-0,753	1,037
<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Ce)	0,476	-0,224
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	1,017	-0,122
Autovalor	1,361	0,276
Proporção cumulativa	0,831	1,000

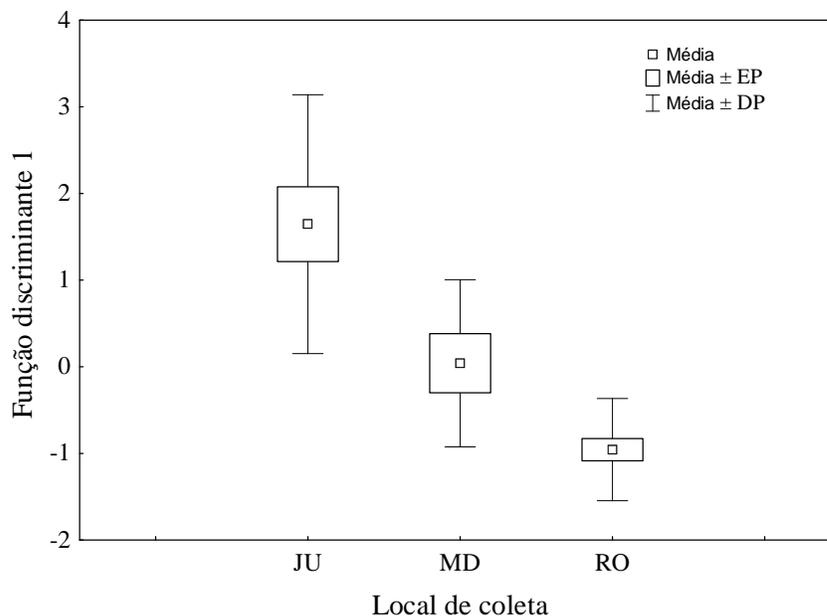


Figura 3. Média dos escores da função discriminante 1 da abundância das infracomunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* do reservatório de Jupiá (JU), do açude Marechal Dutra (MD) e do reservatório de Rosana (RO).

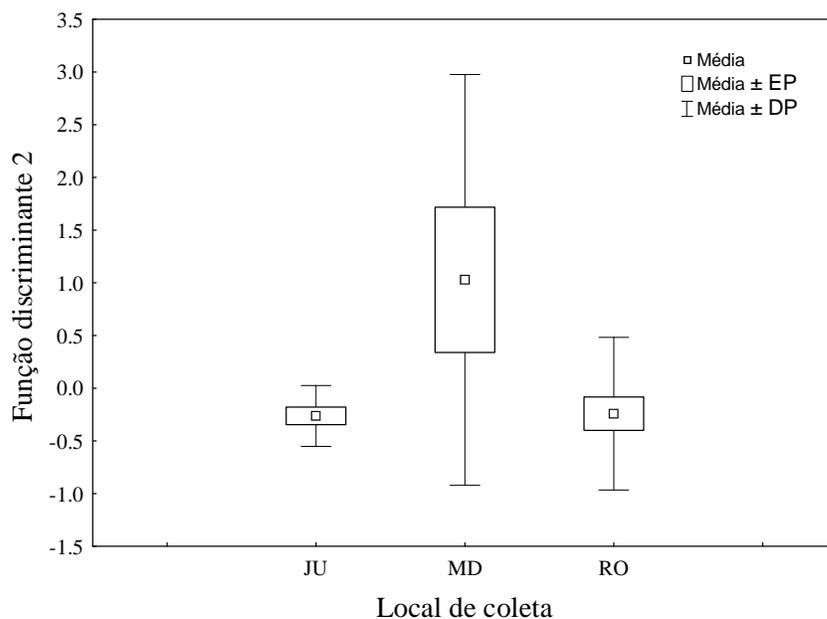


Figura 4. Média dos escores da função discriminante 2 da abundância das infracomunidades de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* do reservatório de Jupiá (JU), do açude Marechal Dutra (MD) e do reservatório de Rosana (RO).

A discriminação das infracomunidades de metazoários parasitos de *C. kelberi* em relação aos locais de coleta (populações hospedeiras) foi classificada corretamente para

80,48% dos hospedeiros amostrados. A melhor classificação deu-se para os peixes capturados no reservatório de Rosana, com 100% dos hospedeiros classificados corretamente. Em contrapartida, peixes do Açude Marechal Dutra foram os que tiveram mais classificações incorretas, apenas 25% estiveram corretas.

Cichla piquiti

A ADC baseada na distância de Mahalanobis estabeleceu quatro grupos (locais de coleta) para *C. piquiti*. O modelo gerado pela ADC para discriminar as populações é explicada por dez espécies de parasitos que permitiram discriminar os locais de coleta. Desta forma, rejeitou-se a hipótese nula de igualdade entre as médias dos vetores dos grupos (locais de coleta), ou seja, as médias ou centróides dos escores das variáveis canônica das infracomunidades dos quatro grupos (populações hospedeiras) encontram-se distantes significativamente (λ de Wilks = 0,09089; $F(30,223) = 9,4251$; $p < 0,0001$) (Figura 5).

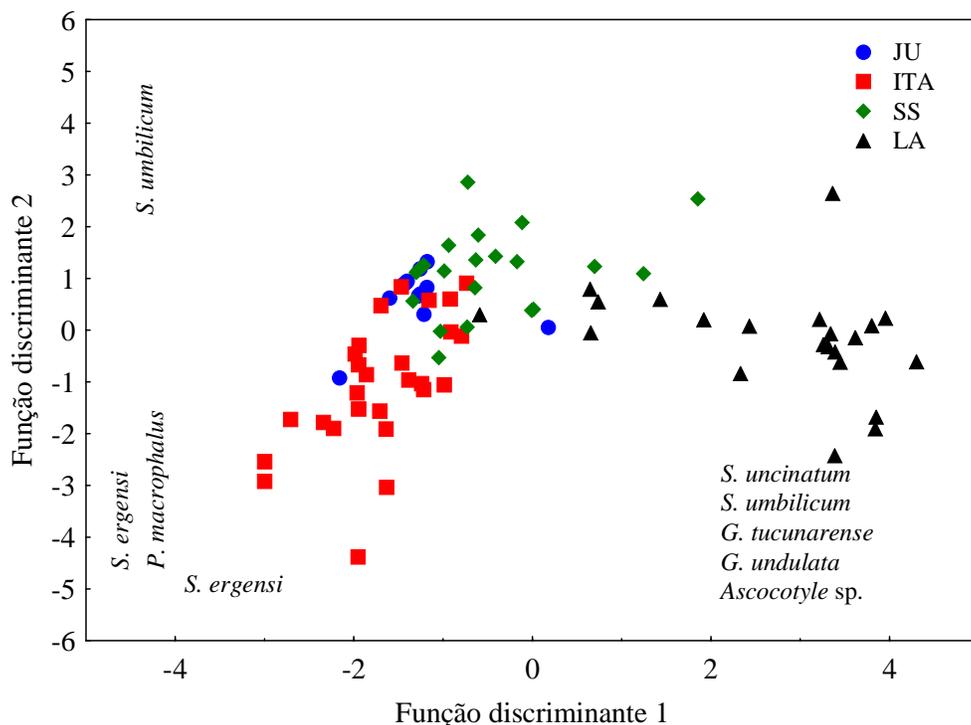


Figura 5. Dispersão dos grupos (populações hospedeiras) de *Cichla piquiti* representado pelos escores das variáveis canônica da análise discriminante. JU = Reservatório de Jupia, ITA = Reservatório de Itaipu, SS = Reservatório de São Salvador e LA = Reservatório de Lajeado.

A duas primeiras funções discriminantes explicam 95,31% da variância de dispersão dos grupos (autovalor da função discriminante 1 = 3,94 e autovalor da função discriminante 2 = 0,80). Os ectoparasitos *S. uncinatum*, *S. umbilicum*, *G. tucunarensis*, *G. undulata* e *Ascocotyle* sp. (metacercária) foram as variáveis que tiveram os maiores escores positivos e *S. ergensi* negativo para a função discriminante 1 (Tabela VI). As médias dos escores das variáveis canônica gerados da função discriminante 1 demonstraram diferenças significativas entre as infracomunidades de parasitos de cada local de coleta de *C. piquiti* (F=111,645; p<0,0001), sendo a população dos peixes do reservatório de Lajeado os que mais diferiram através da análise de variância e confirmada pelo teste *a posteriori* de Tukey (Figura 6).

Para função discriminante 2 a espécie de parasito *S. umbilicum* obteve o maior escore positivo, enquanto *S. ergensi* e *P. macrophallus* os mais negativos. As médias dos escores das variáveis canônicas diferiram significativamente entre os pares (F=22,83; p<0,0001), exceto entre as infracomunidades de parasitos dos peixes do reservatório de Jupia e São Salvador (Figura 7).

Tabela VI. Escores das variáveis canônicas das infrapopulações de parasitos de *Cichla piquiti* (D1=função discriminante 1; D2=função discriminante 2). Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	D1	D2
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	-0,437	-0,717
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i> (Mo)	0,443	-0,064
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i> (Mo)	0,346	0,452
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)	0,361	0,229
<i>Gussevia undulata</i> (Mo)	0,314	-0,274
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	0,385	-0,300
<i>Genarchella genarchella</i> (Di)	0,068	0,258
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	-0,122	-0,205
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	-0,245	-0,626
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	0,303	-0,286
Autovalor	3,940	0,805
Proporção cumulativa	0,791	0,953

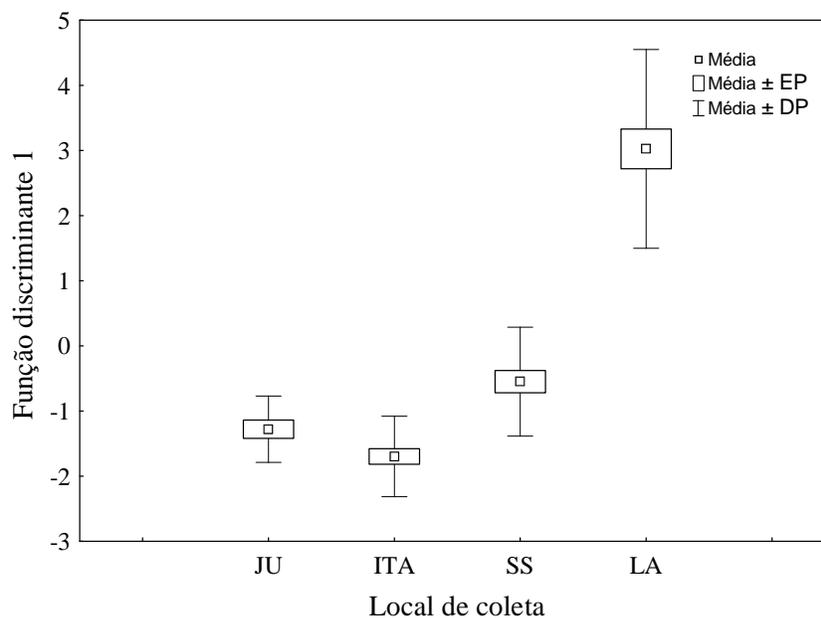


Figura 6. Média dos escores da função discriminante 1 da abundância da comunidade componente de parasitos de *Cichla piquiti* dos reservatórios de Jupia (JU), Itaipu (ITA), São Salvador (SS) e Lajeado (LA).

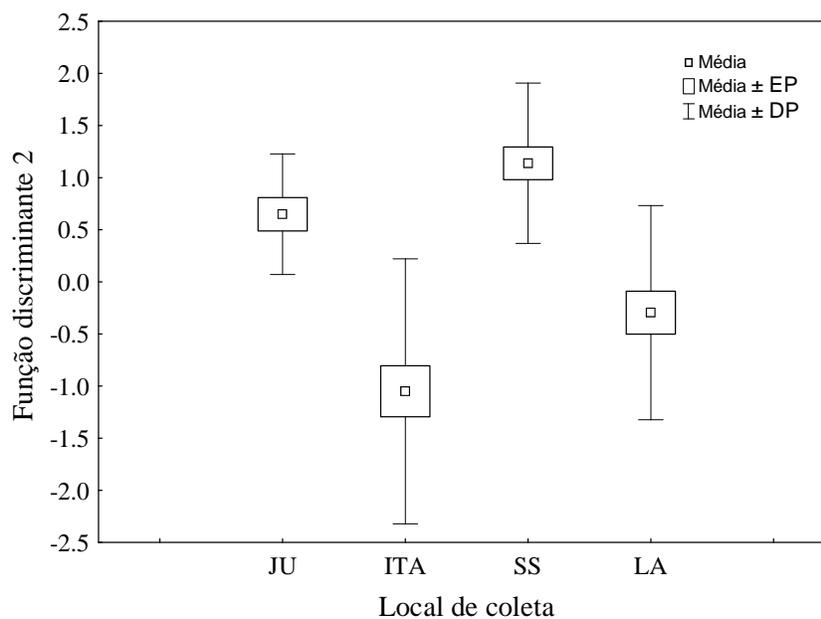


Figura 7. Média dos escores da função discriminante 2 da abundância da comunidade componente de parasitos de *Cichla piquiti* dos reservatórios de Jupia (JU), Itaipu (ITA), São Salvador (SS) e Lajeado (LA).

A discriminação das infracomunidades de metazoários parasitos de *C. piquiti* em relação aos locais de coleta classificou corretamente 82,02% dos hospedeiros amostrados. A melhor classificação deu-se para os peixes capturados no reservatório de São Salvador, com 91,66% dos hospedeiros classificados corretamente, enquanto os peixes do reservatório de Jupuí foram os que tiveram menos classificações corretas, 69,23%.

2.2.3 Análise de correspondência (AC)

A análise de correspondência (AC) utilizando oito espécies de parasitos constatou diferenças significativas de prevalência das espécies de parasitos de *C. kelberi* e os locais de amostragem, demonstrando uma forte relação (prevalência) entre algumas espécies de parasitos e os locais de amostragem (χ^2 , $p < 0,01$). Mais de 90% do modelo gerado pela AC é explicado pela dimensão 1, demonstrando que os ectoparasitos (*S. ergensi*; *G. tucunarensis*; *G. undulata* e *Ascocotyle* sp.) estiveram presentes apenas nos peixes coletados no reservatório de Rosana (Figura 8). Resultados semelhantes foram observados para a comunidade componente de *C. piquiti*. Quatorze espécies de parasitos desta comunidade componente demonstraram diferenças em relação à prevalência (χ^2 , $p < 0,01$). O modelo da AC para *C. piquiti* foi em grande parte explicado pela dimensão 1, no qual evidenciou que nove das 14 espécies de parasitos eram mais prevalentes nos peixes coletados no reservatório de Lajeado, e que destes sete são ectoparasitos (Figura 9).

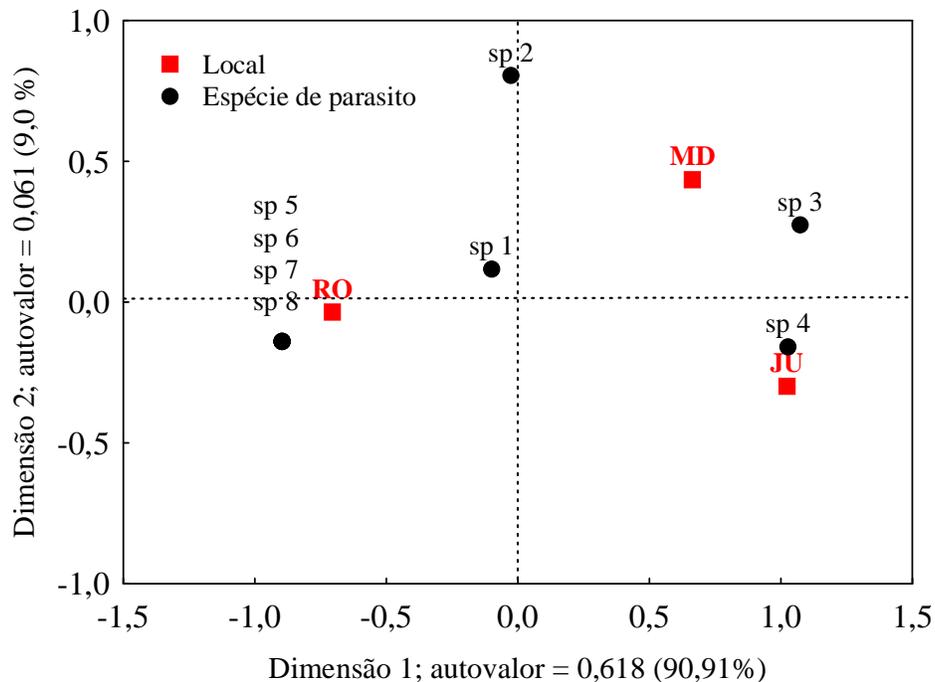


Figura 8. Análise de correspondência (AC) entre a associação das espécies de parasitos da comunidade componente de *Cichla kelberi* e os locais de amostragem (sp 1=*P. microscopicus*; sp 2 = *P. macrophallus*; sp 3 = *S. megalodiscus*; sp 4 = *Contraecaecum* sp.; sp 5 = *S. ergensi*; sp 6 = *G. tucunarense*; sp 7 = *G. undulata*; sp 8 = *Ascocotyle* sp. (metacercária)). JU = Reservatório de Jupia, MD = Açude de Marechal Dutra e RO = Reservatório de Rosana.

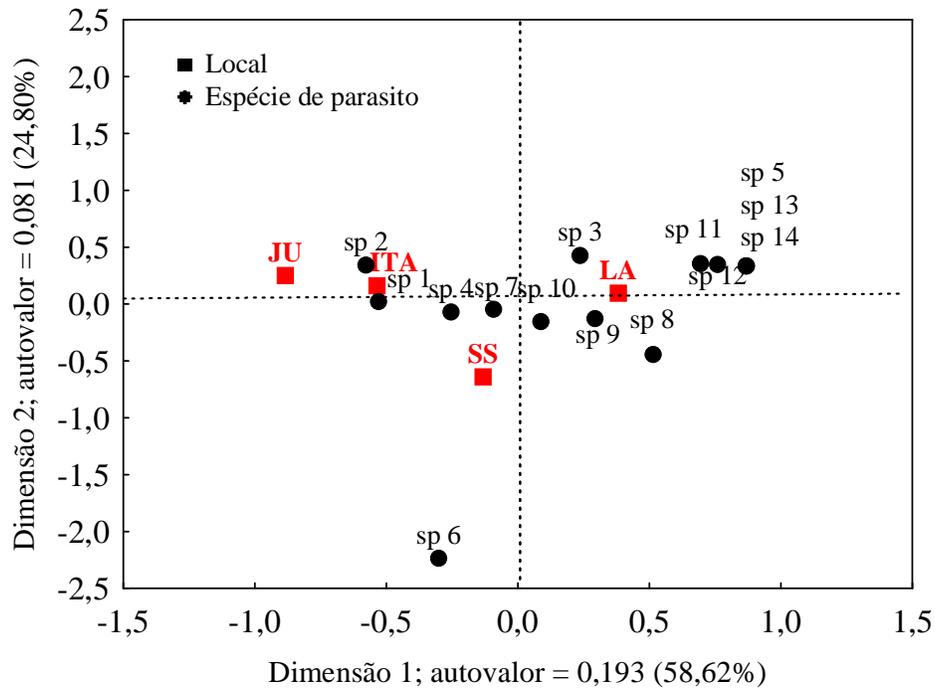


Figura 9. Análise de correspondência (AC) entre a associação das espécies de parasitos da comunidade componente de *Cichla piquiti* e os locais de amostragem (sp 1 = *P. microscopicus*; sp 2 = *P. macrophallus*; sp 3 = *S. megalodiscus*; sp 4 = *Contraecaecum* sp.; sp 5 = *Cucullanus* (*Cucullanus*) sp.; sp 6 = *G. genarchella*; sp 7 = *S. ergensi*; sp 8 = *S. umbilicum*; sp 9 = *S. uncinatum*; sp 10 = *G. tucunarensis*; sp 11 = *G. undulata*; sp 12 = *Ascocotyle* sp. (metacercária); sp 13 = *Lernaea* sp. (copepodito); sp 14 = *A. multicolor*). JU = Reservatório de Jupiá, ITA = Reservatório de Itaipu, SS = Reservatório de São Salvador e LA = Reservatório de Lajeado.

2.4 Discussão

A relação parasito-hospedeiro-ecossistema é uma “via de mão dupla” em que o parasito atua de forma substancial sobre os processos do ecossistema, através da regulação da população hospedeira, por outro lado, o ecossistema regula a população hospedeira e conseqüentemente os seus parasitos. O presente estudo averiguou está ultima “via”, em que possivelmente o ecossistema (regiões biogeográficas) influencia na estruturação das populações de hospedeiros (*C. kelberi* e *C. piquiti*) e de seus parasitos.

A distribuição das espécies de parasitos depende de fatores associados ao seu hospedeiro, tais como a densidade populacional, hábito alimentar e padrões migratórios (ESCH; SHOSTAK; MARCOGLIESE; GOATER, 1990). Uma espécie de parasito apenas encontra-se em áreas em que as condições estão disponíveis para sua transmissão. Para parasitos com ciclo de vida monoxênico, a distribuição é determinada principalmente pelas condições ambientais, enquanto endoparasitos, com ciclo de vida heteroxênico, necessitam de requerimentos adicionais como a presença de hospedeiros susceptíveis ou disponíveis para que todos os estágios de desenvolvimento estejam presentes (MACKENZIE; ABAÚNZA, 1998). A comunidade componente de parasitos de *C. kelberi*, de modo geral, apresentou-se menos diversa que *C. piquiti*, sendo a abundância parasitária desta última espécie quase 25 vezes superior. Estas diferenças estiveram relacionadas principalmente aos ectoparasitos, sendo que estes não foram encontrados nas populações de *C. kelberi* do reservatório de Jupiá e do açude Marechal Dutra. Provavelmente, o resultado esteja relacionado ao fato das populações de *C. kelberi* estarem em locais onde foram introduzidos, apresentando possivelmente tamanho corporal e densidade populacional menores do que populações nativa. Além disso, comparando as populações de hospedeiros, é provável que *C. kelberi* apresente densidade populacional e tamanho corpóreo menor do que *C. piquiti*, acarretando riqueza e abundância parasitária menor.

Os endoparasitos, principalmente os cestóides não demonstraram diferenças nos níveis de parasitismo entre as espécies e populações hospedeiras, sugerindo que independente da espécie (*C. kelberi* ou *C. piquiti*) e do local de origem do hospedeiro (nativo ou introduzido) estes parasitos de alguma forma conseguiram completar seus ciclos de vida, encontrando hospedeiros invertebrados e vertebrados susceptíveis. Endoparasitos generalistas como os nematóides, principalmente larvas de *Contracaecum* sp., estiveram presentes nos dois hospedeiros e em todas as localidades, além de outras espécies acidentais com baixa prevalência. A presença destes parasitos pode estar relacionada à variação geográfica da dieta

do peixe e da disponibilidade de presas que as condições ambientais de cada localidade oferecem. Indicando que os efeitos locais podem determinar se uma dada espécie de parasito está presente ou não em uma dada população hospedeira (KENNEDY, 1978, HOLMES, 1990).

Durante a ontogenia do hospedeiro ocorrem mudanças alimentares comportamentais, maior exposição às formas infectantes, aumento corporal e mudanças de habitats fundamentais para os níveis de parasitismo. Observou-se no presente estudo que em ambos os hospedeiros (*C. kelberi* e *C. piquiti*) o tamanho corporal diferiu entre as populações das diferentes localidades. Apenas as abundâncias de duas espécies de parasitos (*G. tucunarense* e *P. macrophallus*) de *C. piquiti* do reservatório de Lajeado tiveram correlações negativas e significativas com o tamanho do corpo. Isto sugere que provavelmente estes hospedeiros nativos e esses parasitos possuem um maior ajuste e tempo coevolutivo, com desenvolvimento da auto-imunidade dos hospedeiros maiores.

O gradiente latitudinal da diversidade e riqueza de espécies não está associado com a latitude em si, mas com as condições climáticas da latitude, conseqüentemente, é esperada uma correlação negativa entre a abundância de uma espécie e a latitude, pois todos os organismos vivos são afetados pela temperatura que é uma medida de entrada de energia e um bom preditor deste gradiente (ROHDE, 1992). Assim, correlações entre abundância de parasitos e latitude suportam a idéia de que este padrão está relacionado às condições climáticas da latitude e das preferências ambientais intrínsecas de cada espécie de parasito (KRASNOV; POULIN, 2010). De acordo com o padrão latitudinal de diversidade, a população de *C. kelberi* do açude Marechal Dutra que está mais setentrional e em baixa latitude, deveria possuir a maior diversidade no presente estudo, no entanto observou-se baixa diversidade de espécies de parasitos devido ao fato deste peixe ser introduzido na região. A maior diversidade de parasitos, principalmente os ectoparasitos, observada na população nativa de *C. piquiti* do reservatório de Lajeado se deve provavelmente a um maior nível de especialização relacionado à estabilidade populacional (MACARTHUR, 1955), a qual é determinada pela estabilidade ambiental (MACARTHUR, 1972). Desta forma, uma diminuição da largura do nicho (pelo aumento da especialização) em baixas latitudes poderia ser um produto do aumento da riqueza de espécies. Em outras palavras, se a riqueza de espécies afeta a largura do nicho, isso poderia resultar em uma ligação entre largura do nicho e a latitude. De acordo com este mecanismo, é esperada uma diminuição do nível de especialização com o aumento da latitude (VÁZQUEZ; STEVENS, 2004). A variação geográfica na abundância e a largura do nicho dos parasitos resultam da interação entre

características intrínsecas e extrínsecas que diferem entre os hospedeiros e/ou localidades, produzindo variabilidade espacial (POULIN, 2006).

A discriminação da fauna parasitária parte do princípio de que as diferentes regiões biogeográficas apresentam uma gama de diferentes possibilidades para a estruturação da fauna parasitária da população hospedeira. Poulin e Valtonen (2002) argumentam que mesmo populações da mesma espécie de hospedeiro, mas que habitam diferentes lagos adjacentes e mais ou menos interconectados apresentam algumas diferenças. Porém, em contrapartida e pouco provável, seria se todos os processos estruturadores das comunidades parasitárias atuassem da mesma maneira em todos os corpos d'água e todas as populações da mesma espécie hospedeira apresentassem padrões similares de estrutura de suas comunidades de parasitos (POULIN; VALTONEN, 2002).

A partir da análise discriminante canônica (ADC) e da análise de correspondência (AC) foi possível discriminar os grupos (população de hospedeiro) e identificar as espécies de parasitos mais abundantes e prevalentes em cada uma das populações de *C. kelberi* e *C. piquiti*. Desta forma, as comunidades componentes de parasitos dessas populações de hospedeiros das diferentes localidades apresentaram estrutura e composição de espécies característico do ambiente em que está inserida.

Para *C. kelberi* o Nematoda *Contracaecum* sp. foi o táxon dominante e que mais contribuiu para a discriminação das populações do reservatório de Jupuíá. Este parasito pertence à família Anisakidae e caracteriza-se por apresentar potencial zoonótico e ciclo de vida complexo, no qual um mamífero aquático piscívoro ou ave piscívora pode vir a ser o hospedeiro definitivo, enquanto os peixes podem atuar como hospedeiros intermediários. Assim, é provável que o reservatório de Jupuíá possua um maior número de hospedeiros susceptíveis e condições abióticas favoráveis para o ciclo de vida, o que permitiu uma maior dominância e sucesso competitivo deste parasito. Os ectoparasitos estiveram presentes apenas nos indivíduos de *C. kelberi* do reservatório de Rosana, estando ausentes no reservatório de Jupuíá e açude Marechal Dutra. Provavelmente o reservatório de Rosana apresente condições abióticas favoráveis à transmissão dos ectoparasitos como: a presença de mais vegetação ou abrigo, que é utilizada tanto pelo peixe como pelo estágio livre natante do parasito; características físico-químicas da água mais estáveis como a temperatura e pH. Além da população deste reservatório apresentar possivelmente maior densidade que facilita a transmissão direta destes parasitos.

Os ectoparasitos foram os que mais contribuíram para discriminação das comunidades componentes das populações de *C. piquiti*, em contrapartida, a maioria dos endoparasitos e

principalmente o cestóide *P. microscopicus*, apresentaram altos níveis de parasitismo em todas as populações deste hospedeiro e não influenciaram na discriminação. A população de *C. piquiti* nativa do reservatório de Lajeado apresentou abundância e prevalência ectoparasitária muito superior em relação às demais populações dos reservatórios de São Salvador, Itaipu e Jupia, sendo ausentes neste último. Apesar deste peixe ser também nativo do reservatório de São Salvador, localizado no rio Tocantins, esta população e sua comunidade parasitária sofreu um impacto recente em 2009 com a construção do reservatório que possivelmente esteja influenciando negativamente na composição e estrutura de seus parasitos. A explicação dos maiores níveis de parasitismo em *C. piquiti* do reservatório de Lajeado e dos menores níveis de parasitismo nas demais localidades (reservatórios de Itaipu e Jupia) é devido ao processo de introduções deste peixe que tem aumentado nas últimas décadas, conduzindo a perda de seus parasitos durante o transporte dos hospedeiros e ocorrendo um “alívio” e rompimento da relação parasitária. Isto corrobora a “Hipótese do Escape de Inimigo” (Enemy Release Hypothesis) no qual os invasores perdem seus inimigos no processo de invasão, levando a um maior sucesso demográfico no novo ambiente proporcionando-lhes vantagem competitiva sobre as espécies nativas (TORCHIN; LAFFERTY; DOBSON; MCKENZIE; KURIS, 2003).

Font (2003) discute que os endoparasitos por apresentar ciclo de vida heteroxênico são teoricamente, os mais “prejudicados”, em relação aos ectoparasitos, no processo de introdução de hospedeiros em um ambiente novo, já que exigem a presença de organismos susceptíveis como hospedeiros intermediários para completar o ciclo. O presente estudo evidenciou que os espécimes da população de *C. piquiti* do reservatório de Lajeado, nativo deste ecossistema, apresentaram diversidade, abundância e prevalência de ectoparasitos superior a de localidades no qual foram introduzidas, como o reservatório de Itaipu e Jupia, sendo ausentes neste último. Alvarenga, Lacerda, Takemoto e Pavanelli (2009) constataram ausência de ectoparasitos branquiais em arraiais, *Potamotrygon falkneri*, na planície de inundação do Alto rio Paraná, local onde este peixe foi introduzido após a inundação das Sete Quedas (barreira geográfica) para a construção do reservatório de Itaipu. Estes autores atribuíram este fato a “hipótese do escape do inimigo”, em consequência da típica distribuição agregada dos parasitos e do efeito gargalo (i.e., redução drástica no número de indivíduos) na população de hospedeiros após a introdução impedindo a transmissão do parasito.

Os resultados do presente estudo e os encontrados em Alvarenga, Lacerda, Takemoto e Pavanelli (2009), levantam a hipótese de que “os ectoparasitos apresentam baixa resiliência

frente aos eventos de introduções de seus hospedeiros, sendo os mais prejudicados e sensíveis”, contrariando as suposições de Font (2003).

Vários estudos demonstram não haver estrutura de comunidade de parasitos repetidos no espaço ou tempo (POULIN; VALTONEN, 2002, CALVETE; BLANCO-AGUIAR; VIRGOS; CABEZAS-DIAZ; VILLAFUERTE, 2004, NORTON; LEWIS; ROLLINSON, 2004). A natureza da estrutura da comunidade de parasitos é incomum, predominando fatores locais ao invés de processo universal (POULIN, 2007). Estudos evidenciam a hipótese nula em que a maioria das populações de parasitos de peixes vive em condições de não equilíbrio, dominadas por eventos estocásticos mesmo que possa parecer estável (PRICE, 1980). De acordo com Kennedy (2009) é possível que nenhum padrão ou ordem exista no espaço e no tempo em estudos ictioparasitológicos e quando detectáveis são raramente ou nunca replicáveis, sendo dependentes de circunstâncias locais e temporais. No entanto, a busca desses padrões deve continuar para que possa ser algum dia extrapolados.

Referências

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE, F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá, EDUEM, 2007. 501 p.

ALVARENGA, F.; LACERDA, A.C.F.; TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C. Absence of metazoan gill parasites on *Potamotrygon falkneri* (Potamotrygonidae) and its ecological implications in the upper Paraná River floodplain, Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 4, p. 589–592, 2009.

ANDERSON, R.M.; MAY, R.M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 219–247, 1978.

BROUDER, M.J.; HOFFNAGLE, T.L. Distribution and prevalence of the Asian fish tapeworm, *Bothriocephalus acheilognathi*, in the Colorado River and tributaries, Grand Canyon, Arizona, including two new host records. **Journal of the Helminthological Society of Washington**, v. 64, p. 219–226, 1997.

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

CALVETE, C.; BLANCO-AGUIAR, J.A.; VIRGOS, E.; CABEZAS-DIAZ, S.; VILLAFUERTE, R. Spatial variation in helminth community structure in the red-legged partridge (*Alectoris rufa* L.): effects of definitive host density. **Parasitology**, v. 129, p. 101–113, 2004.

DOBSON, A.P.; ROBERTS, M. The population dynamics of parasitic helminth communities. **Parasitology**, v. 109, p. 97–108, 1994.

EIRAS, J.C.; TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C. **Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes**. 2ª ed., Maringá: EDUEM, 2006. 199 p

ESCH, G.W.; SHOSTAK, A.W.; MARCOGLIESE, D.J.; GOATER, T.M. Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. In: ESCH, G.W.; BUSH A.O.; AHO J.M. (Ed.). **Parasite communities: patterns and processes**. Chapman & Hall, New York. 1990. p. 1–19.

FONT, W.F. The Global Spread of Parasites: What Do Hawaiian Streams Tell Us? **BioScience**, v. 53, p. 1061–1067, 2003.

FONTENELE, O.; PEIXOTO, J.T. Apreciação sobre os resultados da introdução do tucunaré comum, *Cichla ocellaris* Bloch & Schneider, 1801, nos açudes do Nordeste brasileiro, através da pesca comercial. **Boletim Técnico Departamento Nacional de Obras Contra Secas**, v. 37, n. 2, p. 109–134, 1979.

GASTON, K.J.; WILLIAMS P.H. Spatial patterns in taxonomic diversity. In: GASTON, K.J. (Ed.). **Biodiversity: a biology of numbers and difference**. Oxford, U.K.: Blackwell Science, 1996. p. 202–229.

GOLDSTEIN, R.J. **Cichlids of the world**. New Jersey: T. F. H. Publications, 1973.

HARFORD, W.; JONES, A. **Parasitic Worms of Fish**. London: Taylor & Francis, 1993. 593 p.

HOLMES, J.C. Helminth communities in marine fishes. In: ESCH, G.W.; BUSH, A.O.; AHO, J.M. (Ed.). **Parasite Communities: Patterns and Processes**. Chapman and Hall, London, 1990. p. 101–30.

JANOVY, Jr.; SNYDER, S.D.; CLOPTON, R.E. Evolutionary constraints on population structure: the parasites of *Fundulus zebrinus* (Pisces: Cyprinodontidae) in the South Platte River of Nebraska. **Journal of Parasitology**, v. 83, p. 584–592, 1997.

KENNEDY, C.R. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. **Journal of Fish Biology**, v. 13, 255–63, 1978.

KENNEDY, C.R. The ecology of parasites of freshwater fishes: the search for patterns. **Parasitology**, v. 136, p. 1653–1662, 2009.

KRASNOV, B.R.; POULIN, R. Ecological properties of a parasite: species-specific stability and geographical variation. In: MORAND, S.; KRASNOV, B.R. **The biogeography of host-parasite interactions**. Oxford University Press Inc., New York, 2010. p. 99–114.

KRITSKY, D.C.; THATCHER, V.E.; BOEGER, W.A. Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae). **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 53, p. 1–37, 1986.

KRITSKY, D.C.; THATCHER, V.E.; BOEGER, W.A. Neotropical Monogenea. 15. Dactylogyrids from the gills of Brazilian Cichlidae with proposal of *Sciadicleithrum* gen. n. (Dactylogyridae). **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 56, p. 128–140, 1989.

KULLANDER, S.O.; FERREIRA, E.J.G. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). **Ichthyological Exploration Freshwaters**, v. 17, n. 4, p. 289–398, 2006.

LOWE-MCCONNELL, R.L. **Fish communities in tropical freshwaters**. London: Longman, 1975.

MACARTHUR, R.H. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. **Ecology**, v. 36, p. 533–536, 1955.

MACARTHUR, R.H. **Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1972. 288 p.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 1967. 203 p.

MACKENZIE, K.; ABAUNZA, P. Parasites as biological tags for stock discrimination of marine fish: a guide to procedures and methods. **Fisheries Research**, v. 38, p. 45–56, 1998.

MAGURRAN, A.E. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton, Princeton University, 1988. 179 p.

MORAVEC, F. **Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region**. Academy of Sciences of the Czech Republic, Praha, 1998. 464 p.

NORTON, J.; LEWIS, J. W.; ROLLINSON, D. Temporal and spatial patterns of nestedness in eel macroparasite communities. **Parasitology**, v. 129, p. 203–211, 2004.

OLIVEIRA, S.L.; MENDES, Z.C.; CRISÓSTOMO, L.C.; ARAÚJO, F.G. Resultados preliminares do levantamento ictiológico na represa de Ribeirão das Lajes, estado do Rio de Janeiro. **Publicações Avulsas do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 65, p. 87–90, 1986.

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

POULIN, R. Variation in infection parameters among populations within parasite species: intrinsic properties versus local factors. **International Journal for Parasitology**, v. 36, p. 877–85, 2006.

POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, p. 763–776, 2007.

POULIN, R.; MOUILLOT, D. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. **Parasitology**, v. 126, p. 473–480, 2003.

POULIN, R.; VALTONEN, E.T. The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. **International Journal for Parasitology**, v. 32, p. 1235–1243, 2002.

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

ROBERTS, M.G.; DOBSON, A.P.; ARNEBERG, P.; DE LEO, G.A.; KRECEK, R.C.; MANFREDI, M.T.; LANFRANCHI, P.; ZAFFARONI, E. Parasites community ecology and biodiversity. In: HUDSON, P.J.; RIZZOLI, A.; GRENFELL, B.T.; HEESTERBEEK, H.; DOBSON, A.P. (Ed.). **The Ecology of Wildlife Diseases**. Oxford: University Press, 2002. p. 63–82.

ROHDE K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. **Oikos**, v. 65, p. 514–527, 1992.

ROSENZWEIG, M.L. **Species Diversity in Space and Time**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 436 p.

STATSOFT, INC. **Statistica** (data analysis software system), version 7.1. 2005.

TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C.; LIZAMA, M.A.P.; LUQUE, J.L.; POULIN, R. Host population density as the major determinant of endoparasite species richness in floodplain fishes of the upper Paraná River, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 79, p. 75–84, 2005.

THATCHER, V.E. **Amazon fish parasites**. Sofia-Moscow: Pensoft, 2006. 508 p.

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

VÁZQUEZ, D.; STEVENS, R.D. The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. **American Naturalist**, 164, E1–E19, 2004.

WEICHMAN, M.A.; JANOBY Jr.J. Parasite community structure in *Pimephales promelas* (Pisces: Cyprinidae) from two converging streams. **Journal of Parasitology**, v. 86, n. 3, p. 654–656, 2000.

ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. 3 ed. New Jersey: Prentice-Hall, Inc., 1996. 662p.

3 HIPÓTESE DO DECLÍNIO DA SIMILARIDADE ENTRE AS COMUNIDADES DE METAZOÁRIOS PARASITOS COM O AUMENTO DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA DE DUAS ESPÉCIES DE *Cichla* (OSTEICHTHYES, CICHLIDAE)

3.1 Introdução

O declínio da similaridade na composição de espécies entre comunidades ecológicas consiste de uma diminuição na proporção de espécies partilhada por duas comunidades com o aumento da distância entre elas (NEKOLA; WHITE, 1999). Este fenômeno é um dos padrões macroecológicos mais difundidos (NEKOLA; WHITE, 1999, POULIN, 2003). O fato da similaridade na composição de espécies entre duas localidades diminuir com o aumento da distância é quase que uma observação trivial. Vários mecanismos podem atuar, tanto isoladamente ou em combinação para produzir uma diminuição desta similaridade. Soinen; Mcdonald e Hillebrand (2007) classificaram três mecanismos: (1) a similaridade da comunidade pode diminuir com a distância simplesmente porque a similaridade das características ambientais também diminui com a distância. A maioria dos fatores climáticos e ambientais varia ao longo do gradiente, principalmente a temperatura. As espécies têm um melhor rendimento e tolerância apenas sob determinadas condições ambientais. Desta forma, o estágio infectante de vida livre de um parasito sobrevive e infecta com sucesso um hospedeiro sob certas condições ambientais (PIETROCK; MARCOGLIESE, 2003); (2) a topografia da paisagem pode facilitar ou dificultar a dispersão de organismos entre localidades. Ou seja, a presença de um maior número de barreiras geográficas limita a taxa de dispersão dos organismos ocorrendo um declínio abrupto entre as similaridades; e (3) de acordo com a teoria neutra da biodiversidade e biogeografia de Hubbell (2001), a similaridade entre as comunidades diminui mesmo que o ambiente esteja completamente homogêneo devido à dispersão limitada dos organismos. Desta forma, diferenças nas composições e abundâncias relativas decorrem de processos probabilísticos de colonização e extinção dos indivíduos nos habitats.

A similaridade na composição de espécies das comunidades componentes de parasitos de diferentes populações de hospedeiros dependerá da proximidade geográfica entre as populações e das possibilidades de permuta entre eles (ESCH; KENNEDY; BUSH; AHO, 1988, POULIN; MORAND, 1999). Esta hipótese tem sido testada, nos últimos anos, para diversos grupos de organismos como plantas, mamíferos, peixes e seus parasitos (NEKOLA; WHITE, 1999, POULIN, 2003). Poulin (2003) discute esta hipótese a partir da falta da estimativa para outras comunidades biológicas, afirmando que estes estudos permitiriam

determinar como as variáveis ambientais atuam em diferentes grupos de organismos, e desta forma, postular uma regra geral de diminuição da similaridade com o aumento da distância geográfica. No entanto, a especificidade parasitária pelo hospedeiro pode limitar a dispersão espacial, sendo que os parasitos generalistas apresentam maiores oportunidades de expandir a distribuição geográfica, demonstrando que a biogeografia dos parasitos não segue uma regra (POULIN, 2003).

Cichla kelberi e *C. piquiti*, vulgarmente conhecidos como “tucunarés”, vivem em habitats isolados (lagos, represas, rios) e são consideradas espécies sedentárias realizando migrações curtas, conseqüentemente, a composição da comunidade de seus parasitos reflete as condições locais. A capacidade migratória e de dispersão de uma espécie hospedeira pode ser fator chave na propagação ou troca de parasitos entre populações de hospedeiros em escala geográfica, conseqüentemente, espera-se um declínio de similaridade maior entre esses hospedeiros com habilidades limitadas de dispersão. No entanto, possivelmente outros processos são capazes de promover a similaridade entre diferentes locais e que podem estar sendo mascarados pela distância geográfica (GUÉGAN; MORAND; POULIN, 2005). Nesta perspectiva ecossistemas distantes geograficamente não estão verdadeiramente isolados se considerarmos peixes migratórios e outros hospedeiros (i.e. aves migratórias) envolvidos no ciclo de vida de parasitos alóctones.

Os tucunarés são nativos da bacia Amazônica, sub-bacia Tocantins-Araguaia (KULLANDER; FERREIRA, 2006). Espécies do gênero *Cichla* alcançaram elevada abundância e amplitude de distribuição em diversos ecossistemas brasileiros e inclusive em outros países da América do Sul, Central e do Norte devido às ações antrópicas de introduções, visando principalmente sua exploração econômica por meio da pesca esportiva. Representantes deste gênero são conhecidos como predadores muito invasivos por demonstrarem alta habilidade competitiva e significativa capacidade de reduzir as populações de peixes nativos (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007, PELICICE; AGOSTINHO, 2009).

O objetivo do presente estudo foi testar a hipótese de diminuição da similaridade entre as infracomunidades e comunidades componentes de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* com o aumento da distância geográfica, baseado em dados binários (presença e ausência) e abundância, identificando os principais processos e fatores relacionados. A predição é de que a distância geográfica não é o fator chave na diminuição da similaridade entre os pares de populações de *C. kelberi* e *C. piquiti*, por se tratar de espécies de peixes não endêmicas na maioria dos locais de coleta e expostas às alterações da dinâmica coevolutiva da relação

parasito hospedeiro. Caso esta predição seja confirmada, a hipótese de diminuição da similaridade com o aumento da distância geográfica não se aplica para as comunidades parasitárias de peixes introduzidos, sendo as introduções de espécies um evento modulador e mais forte do que a própria distância geográfica.

3.2 Materiais e métodos

3.2.1 Amostragem

Um total de 161 espécimes de “tucunarés” foram examinados para a parasitofauna, sendo destes 95 de *C. piquiti* e 66 de *C. kelberi*. As coletas dos peixes foram realizadas em seis ecossistemas aquáticos brasileiros: no Rio Acauã, açude Marechal Dutra (6°26'11"S 36°36'17"W); no Rio Tocantins, reservatório de Lajeado (9°75'14"S 48°35'75"W) e reservatório de São Salvador (12°74'75"S 48°24'09"W); no Rio Paraná, reservatório de Jupia (20°75'98"S 51°69'50"W) e reservatório de Itaipu (25°40'80"S 54°58'92"W); no Rio Paranapanema, reservatório de Rosana (22°36'08"S 52°52'22"W) (Figura 1).

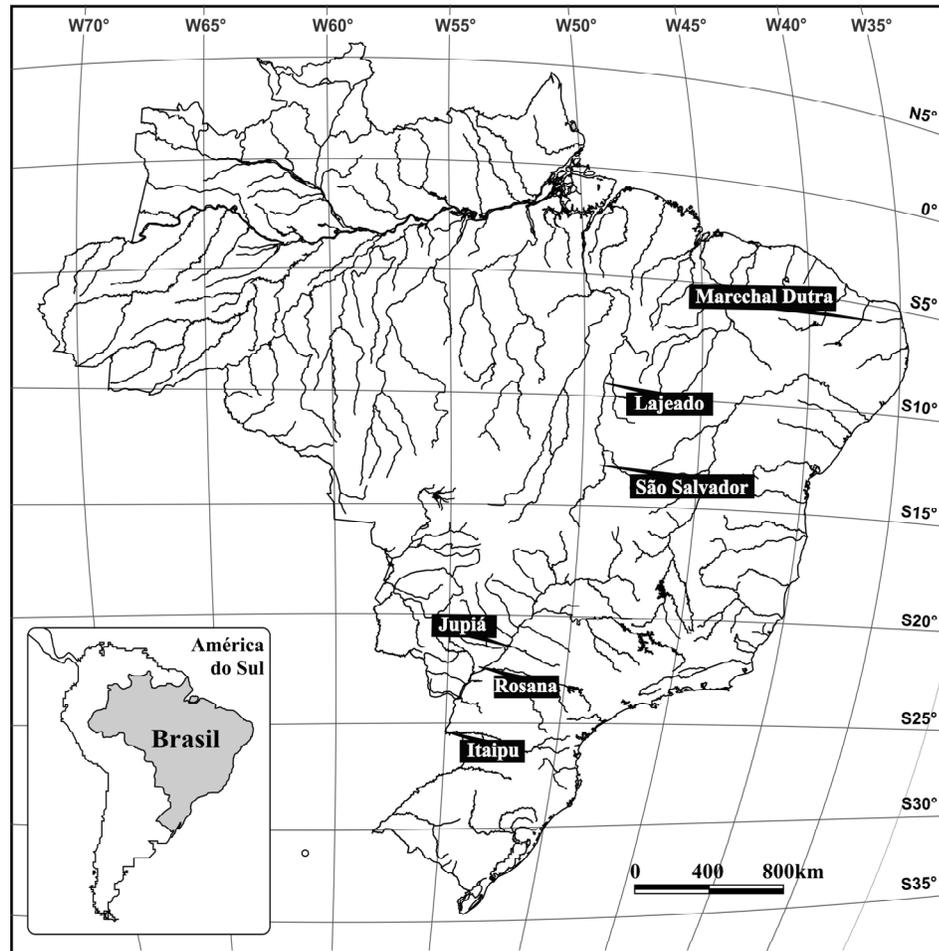


Figura 1. Pontos de amostragem de *Cichla kelberi* (Açude Marechal Dutra; Reservatório de Jupia e Reservatório de Rosana) e *Cichla piquiti* (Reservatório de Lajeado; Reservatório de São Salvador; Reservatório de Jupia e Reservatório de Itaipu).

Os peixes foram capturados com varas de pesca entre Maio de 2009 a Abril 2011. A necropsia dos hospedeiros e a coleta, fixação e preservação dos parasitos seguiu os métodos de Eiras, Takemoto e Pavanelli (2006). Os parasitos foram identificados de acordo com Kritsky, Thatcher e Boeger (1986 e 1989), Moravec (1998), Thatcher (2006).

3.2.2 Análise de dados

As distâncias geográficas (Km) entre os pares de populações de hospedeiros foi obtida através do cálculo da diferença de latitude e longitude entre os pontos de coleta.

Calculou-se o índice de diversidade e uniformidade de Brillouin (H) (MAGURRAN, 1988) da comunidade componente de parasitos de cada local de coleta. Dois índices de similaridade foram calculados ao nível de infracomunidade e comunidade componente. O índice de Jaccard (qualitativo) que é baseado nos dados de presença-ausência, corresponde à proporção de todas as espécies de parasitos encontrados em dois conjuntos que é compartilhada por ambos, variando de zero (nenhuma espécie em comum entre duas populações de hospedeiro) a um (as duas populações de hospedeiro têm exatamente as mesmas espécies); e o índice de Bray-Curtis (quantitativo) que leva em consideração diferenças na abundância de cada espécie compartilhada (MAGURRAN, 1988).

Foi averiguada a similaridade “intrínseca” (entre todos os pares de infracomunidades dentro de cada população de hospedeiro) calculando e comparando as médias entre as populações hospedeiras. O esperado é que a dissimilaridade “intrínseca” (i.e. entre as infracomunidades) seja maior do que entre as comunidades componentes, e que a composição dessas infracomunidades tenham certa identidade e estrutura (TIMI; LANFRANCHI; LUQUE, 2010).

A taxa de declínio da similaridade entre os pares de comunidades componentes e infracomunidades de parasitos em função da distância geográfica (Km) foi avaliada utilizando dois testes: (1) o teste de similaridade percentual (SIMPER) que examina a contribuição de cada espécie para a dissimilaridade média de Bray-Curtis entre grupos de amostras (i.e. comunidade componente) e também a similaridade média de Bray-Curtis dentro do próprio grupo (i.e. infracomunidade). A partir dos resultados gerados pelo SIMPER foi realizada uma regressão linear simples entre a dissimilaridade de cada comunidade componente e a distância geográfica; (2) e o teste de Mantel que avalia se as matrizes de similaridade (índices de Jaccard e Bray-Curtis) das infracomunidades de parasitos e a matriz da distância geográfica (Km) entre os locais de amostragem das populações de *C. kelberi* e *C. piquiti* apresentam associações significativas. O teste de significância da correlação de Mantel foi realizado utilizando 10.000 simulações de Monte Carlo. A partir das matrizes geradas pelo teste de Mantel realizou-se uma regressão linear simples entre a similaridade de Bray-Curtis e Jaccard log-transformados ($\log(x+1)$) da comunidade componente e a distância geográfica. As

análises foram realizadas utilizando os programas Primer v5 (CLARKE; GORLEY, 2001) e Pcord 5.0 (MCCUNE; MEFFORD, 1999).

3.3 Resultados

3.3.1 Estrutura e composição da comunidade parasitária

As matrizes de similaridade foram calculadas a partir de 66 espécimes de *C. kelberi* de três localidades onde esta espécie não é nativa. Noventa e cinco espécimes de *C. piquiti* foram coletados em quatro ecossistemas aquáticos brasileiros, sendo os espécimes nativos nos reservatórios de Lajeado e São Salvador, e introduzidos nos reservatórios de Jupιά e Itaipu. A comunidade componente de *C. kelberi* foi composta pelos seguintes grupos taxonômicos Monogenea, Digenea Cestoda e Nematoda, totalizando 863 espécimes de parasitos pertencentes a 11 taxa. Para *C. piquiti* observou-se uma comunidade componente mais rica e abundante do que *C. kelberi* composta de Monogenea, Digenea, Cestoda, Nematoda, Copepoda e Branchiura, somando 21.141 espécimes de parasitos pertencentes a 17 taxa (Tabela I e II).

Tabela I. Comunidade componente da fauna parasitária de *Cichla kelberi* coletados nos reservatórios de Jupuí e Rosana e no açude Marechal Dutra amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (P = prevalência; IM = intensidade média de infecção/infestação; DP = desvio padrão). Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Jupuí (n=21)		Rosana (n=29)		Marechal Dutra (n=16)	
	P (%)	IM ± DP	P (%)	IM ± DP	P (%)	IM±DP
Ectoparasito						
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	–	–	27,58	7,87±13,44	–	–
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)	–	–	6,89	1	–	–
<i>Gussevia undulata</i> (Mo)	–	–	6,89	1	–	–
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	31,03	5,44±4,79	–	–
Endoparasito						
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	14,29	25,33±28,92	34,48	10,10±11,57	25	44,50±57,63
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	–	–	6,89	1	12,50	26±21,21
<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Ce)	4,76	1	–	–	6,25	1
<i>Procamalanus (Procamalunus) peracuratus</i> (Ne)	4,76	1	–	–	–	–
<i>Goezia intermedia</i> (Ne)	4,76	1	–	–	–	–
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	52,38	26,36±65,70	3,44	1	37,50	6,83±12,36
<i>Raphidascaaris (Sprentascaaris) manerti</i> (Ne)	–	–	3,44	1	–	–

Tabela II. Comunidade componente da fauna parasitária de *Cichla piquiti* coletados nos reservatórios de Jupuí, Itaipu, Lajeado e São Salvador amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (P = prevalência; IM = intensidade média de infecção/infestação; DP = desvio padrão). Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=cestoda; Ne=Nematoda; Co=Copepoda e Bra=Branchiura).

Espécies de parasites	Jupuí (n=13)		Itaipu (n=27)		Lajeado (n=25)		São Salvador (n=30)	
	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP	P (%)	IM±DP
Ectoparasito								
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	–	–	66,67	10,44±16,53	92	7,13±6,4	30	4,44±4,61
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i> (Mo)	–	–	22,22	3,83±2,99	92	14,13±11,21	23,33	5,29±4,31
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i> (Mo)	–	–	–	–	92	66,52±106,91	33,33	4,9±5,36
<i>Gussevia tucunarense</i> (Mo)	–	–	44,44	4,75±5,48	100	293,92±281,97	33,33	65,7±93,74
<i>Gussevia undulata</i> (Mo)	–	–	3,7	1	44	4,91±4,70	–	–
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	3,7	2	72	26,61±43,76	–	–
<i>Lernaea</i> sp. (copepodito) (Co)	–	–	–	–	20	2,6±2,61	–	–
<i>Argulus multicolor</i> (Bra)	–	–	–	–	8	1,5±0,71	–	–
Endoparasito								
<i>Genarchella genarchella</i> (Di)	–	–	–	–	–	–	6,67	2,5±2,12
<i>Sphincterodiplostomum</i> sp. (metacercária) (Di)	–	–	3,7	4	–	–	–	–
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	84,62	163,82±338,57	77,78	80,48±116,86	80	211,2±588,65	40	70,83±121,25
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	15,38	5,5±6,36	70,37	13,11±27,19	40	3,6±3,31	6,67	2±1,41

Continua ...

... Continuação da Tabela II

<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Ce)	15,38	1	11,11	81±137,7	56	11±12,09	–	–
<i>Procamalanus (Spirocamalunus) rarus</i> (Ne)	–	–	3,7	4	–	–	–	–
<i>Procamalanus (Spirocamalunus) inopinatus</i> (Ne)	–	–	–	–	–	–	3,33	1
<i>Contraecum</i> sp. (larva) (Ne)	38,46	29±62,05	59,26	4,38±5,06	88	28±30,46	36,67	3,64±4,52
<i>Cucullanus (Cucullanus)</i> sp. (Ne)	–	–	–	–	32	3±3,02	–	–

A maior riqueza de metazoários parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* foi encontrada para a população dos peixes do reservatório de Rosana com oito espécies e do reservatório de Lajeado com 13 espécies, respectivamente (Tabela III).

Tabela III. Média do índice de diversidade de Brillouin (Hb) \pm desvio padrão (DP) das comunidades componentes de parasitos de populações de *Cichla piquiti* e *C. kelberi* de seis ecossistemas aquáticos brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011. (N=número de amostras).

Comunidade componente	N	Riqueza		Hb \pm DP
		Endoparasitos	Ectoparasitos	
<i>C. kelberi</i>				
Jupiá	21	5	0	0,060 \pm 0,166
Marechal Dutra	16	4	0	0,093 \pm 0,356
Rosana	29	4	4	0,122 \pm 0,235
<i>C. piquiti</i>				
Itaipu	27	6	5	0,561 \pm 0,368
Jupiá	13	4	0	0,079 \pm 0,155
São Salvador	30	5	4	0,321 \pm 0,379
Lajeado	25	5	8	1,047 \pm 0,353

3.3.2 Distâncias geográficas

As distâncias geográficas entre os pares de populações de *C. kelberi* variaram de 164 km, entre os pontos mais próximos, e 2.504 km entre os mais distantes. Para *C. piquiti* as distâncias geográficas entre os pares de populações variaram de 334 km, entre os pontos mais próximos, e 1.843 km entre os mais distantes (Tabela IV e V).

Tabela IV. Matriz das distâncias geográfica (km) entre os três ecossistemas aquáticos brasileiros de onde foram coletados os espécimes de *Cichla kelberi* amostrados entre Maio de 2009 a Abril de 2011.

Pares	Jupia	Marechal Dutra	Rosana
Jupia	–		
Marechal Dutra	2350	–	
Rosana	164	2504	–

Tabela V. Matriz das distâncias geográfica (km) entre os quatros ecossistemas aquáticos brasileiros de onde foram coletados os espécimes de *Cichla piquiti* amostrados entre Maio de 2009 a Abril 2011.

Pares	Itaipu	Jupia	São Salvador	Lajeado
Itaipu	–			
Jupia	569	–		
São Salvador	1544	977	–	
Lajeado	1843	1283	334	–

3.3.3 Teste de Mantel

Através do teste de Mantel as matrizes de similaridade das abundâncias e ocorrências das infracomunidades de parasitos de *C. kelberi* não se correlacionaram com a distância geográfica entre os locais amostrados. Verificaram-se associações positivas e significativas, porém com baixo poder0 de explicação, entre as similaridades quali e quantitativas das infracomunidades de parasitos de *C. piquiti* (Tabela VI). A regressão linear simples demonstrou não haver relações significativas entre as similaridades das comunidades componentes de parasitos e as suas respectivas distâncias geográficas, para ambas as espécies hospedeiras (Figura 2 e 3).

Tabela VI. Teste de Mantel entre as matrizes de distância geográfica (km) e similaridade das infracomunidades de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* de diversos ecossistemas aquáticos brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril 2011.

Espécie hospedeiras	Índices	r	p
<i>Cichla kelberi</i>	Bray-Curtis	-0,020	0,280
	Jaccard	-0,032	0,166
<i>Cichla piquiti</i>	Bray-Curtis	0,122	< 0,001
	Jaccard	0,114	< 0,001

r de Pearson; p = nível de significância

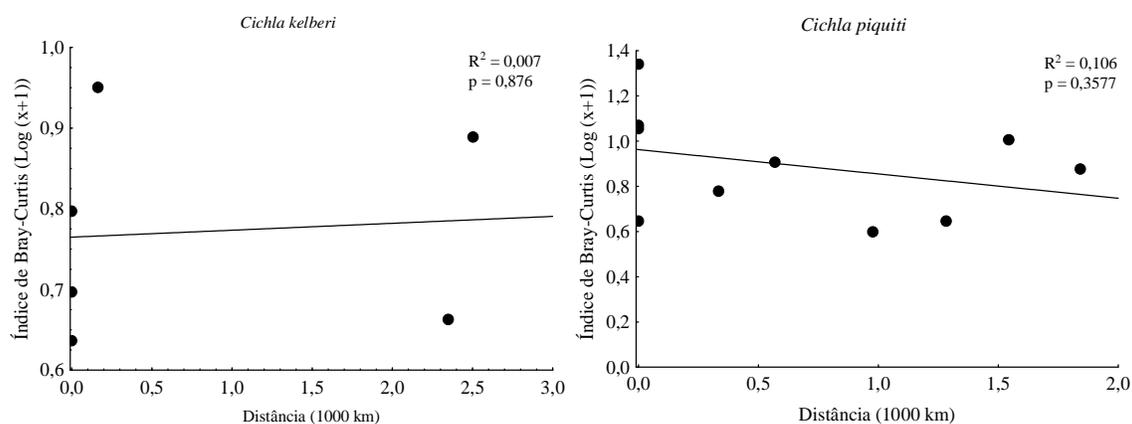


Figura 2. Regressão linear simples entre a distância geográfica e a similaridade de Bray-Curtis log-transformado das comunidades componentes de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *Cichla piquiti* coletados em diferentes ecossistemas brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril 2011.

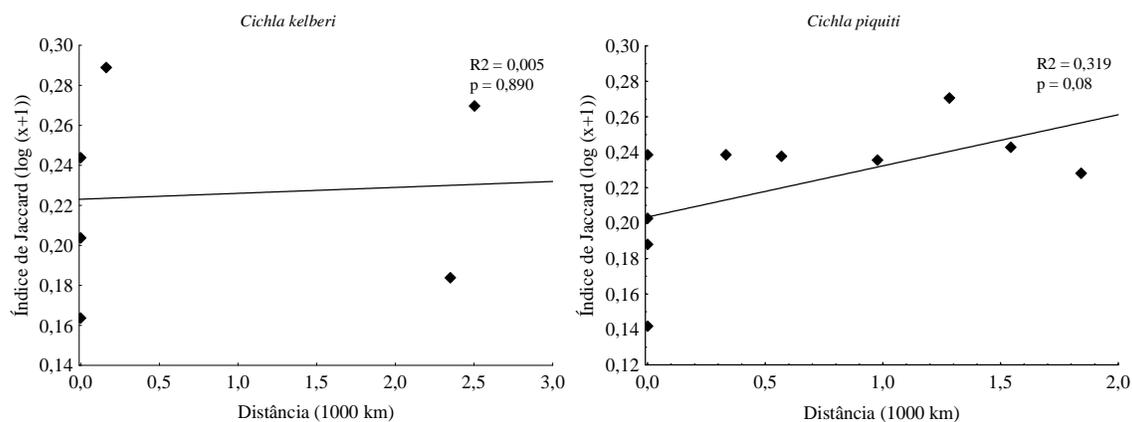


Figura 3. Regressão linear simples entre a distância geográfica e a similaridade de Jaccard log-transformado das comunidades componentes de metazoários parasitos de *Cichla kelberi* e *Cichla piquiti* coletados em diferentes ecossistemas brasileiros amostrados entre Maio de 2009 a Abril 2011.

3.3.4 Porcentagem de similaridade (SIMPER)

A análise de porcentagem de similaridade demonstrou baixa similaridade entre as infracomunidades dentro dos grupos formados (populações) de ambas as espécies hospedeiras (Tabela VII e VIII). Para as populações de *C. kelberi* essa baixa similaridade dentro dos grupos não ultrapassou a média de 21,04 % para os espécimes coletados no Açude Marechal Dutra. Dos 11 taxa encontrados em *C. kelberi*, *Ascocotyle* sp., *Proteocephalus microscopicus* e *Contracaecum* sp. foram as espécies que mais contribuíram para a análise de SIMPER. O Nematoda *Contracaecum* sp. é a espécie mais prevalente das populações de Jupιά e Marechal Dutra, enquanto o cestoda *P. microscopicus* contribuiu para a similaridade da população de Rosana (Tabela VII).

Tabela VII. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) com a contribuição das espécies de parasitos para a similaridade (Bray-Curtis) dentro das populações de *Cichla kelberi* de três ecossistemas aquáticos coletados entre Maio de 2009 a Abril 2011. Di=Digenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Similaridade dentro dos grupos (%)		
	Jupιά	Marechal Dutra	Rosana
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)			30,60
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)		17,69	52,81
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	95,20	80,89	
Média da similaridade (%)	19,63	21,04	13,60
Contribuição total (%)	95,20	98,57	83,41

Igualmente para *C. kelberi*, a análise de SIMPER verificou baixa similaridade dentro das populações ou grupos de *C. piquiti* que não ultrapassou a média de 31,79% de similaridade entre os espécimes coletados no reservatório de Lajeado. Dos 17 taxa de parasitos de *C. piquiti*, sete (*Sciadicleithrum ergensi*, *S. uncinatum*, *S. umbilicum*, *Gussevia tucunarense*, *P. microscopicus*, *P. macrophallus* e *Contracaecum* sp.) contribuíram para a análise de SIMPER. Para as populações coletadas nos reservatórios Itaipu, São Salvador e Jupιά, o cestoda *P. microscopicus* foi o parasito mais comum, sendo que no reservatório de Jupιά este parasito alcançou 99,08 % de contribuição na similaridade dentro do grupo. O monogenea *G. tucunarense* contribuiu com quase um terço da similaridade (65,66 %) para o grupo formado pelos peixes do reservatório de Lajeado (Tabela VIII).

Tabela VIII. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) com a contribuição das espécies de parasitos para a similaridade (Bray-Curtis) dentro das populações de *Cichla piquiti* de quatro ecossistemas aquáticos coletados entre Maio de 2009 a Abril 2011. Mo=Monogenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Similaridade dentro dos grupos (%)			
	Itaipu	Jupia	São Salvador	Lajeado
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	12,53			
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i> (Mo)				6,32
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i> (Mo)			7,82	9,32
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)			20,97	65,66
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	55,23	99,08	46,87	
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	19,83			
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)			19,02	
Média da similaridade (%)	20,71	29,49	13,00	31,79
Contribuição total (%)	87,59	99,08	94,68	81,30

A maior dissimilaridade foi constatada entre as comunidades componentes de parasitos das populações de *C. kelberi* entre os reservatórios de Jupia e Rosana com 96,32 % de dissimilaridade, sendo estes pontos separados por 164 quilômetros de distância. Os pares das comunidades componentes de parasitos de populações de *C. piquiti* dos reservatórios de Jupia e Lajeado, distantes 1.283 quilômetros, foram os mais dissimilares (93,22 %) (Tabela IX e X). A dissimilaridade entre as populações dos diferentes locais de coleta independe do aumento da distância geográfica ($R^2 = 0,31$; $r = -0,55$; $p = 0,25$ para *C. piquiti*) ($R^2 = 0,003$; $r = 0,05$; $p = 0,96$ para *C. kelberi*).

Tabela IX. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) com a contribuição das espécies de parasitos para a dissimilaridade entre as populações de *Cichla kelberi* de três ecossistemas aquáticos coletados entre Maio de 2009 a Abril 2011. Mo=Monogenea; Di=Digenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Dissimilaridade entre os grupos (%)		
	Jupia vs Marechal Dutra	Jupia vs Rosana	Rosana vs Marechal Dutra
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)			11,25
<i>Ascocotyle</i> sp. (metacercária) (Di)		11,81	14,85
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	42,15	30,48	43,38
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	5,26		7,29
<i>Contraecaecum</i> sp. (larva) (Ne)	46,41	39,57	19,74
Média da dissimilaridade (%)	78,26	96,32	92,72
Distância geográfica (km)	2350	164	2504
Contribuição total (%)	93,82	81,86	96,52

Tabela X. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) com a contribuição das espécies de parasitos para a dissimilaridade entre as populações de *Cichla piquiti* de quatro ecossistemas aquáticos coletados entre Maio de 2009 a Abril 2011. Mo=Monogenea; Ce=Cestoda e Ne=Nematoda.

Espécies de parasitos	Dissimilaridade entre os grupos (%)					
	Itaipu vs Jupiaá	Jupiaá vs Lajeado	Itaipu vs São Salvador	Itaipu vs Lajeado	Jupiaá vs São Salvador	São Salvador vs Lajeado
<i>Sciadicleithrum ergensi</i> (Mo)	7,51					
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i> (Mo)						
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i> (Mo)						
<i>Gussevia tucunarensis</i> (Mo)		42,95	17,44	44,71	14,35	50,38
<i>Proteocephalus microscopicus</i> (Ce)	64,50	29,96	44,98	23,53	66,49	19,58
<i>Proteocephalus macrophallus</i> (Ce)	9,07		11,22			
<i>Contracaecum</i> sp. (larva) (Ne)	10,68				11,45	
Média da dissimilaridade (%)	79,17	93,22	88,12	90,71	88,18	88,07
Distância geográfica (km)	569	1283	1544	1843	977	334
Contribuição total (%)	91,76	72,91	73,64	68,24	92,30	69,96

3.4 Discussão

Fenômenos ecológicos e evolutivos naturais moldam os padrões espaciais biogeográficos e de biodiversidade dos organismos (SOININEN; MCDONALD; HILLEBRAND, 2007), diferentemente dos fenômenos antrópicos de invasões biológicas. Desta forma, os resultados do presente estudo confirmaram a predição de que a hipótese do declínio da similaridade com o aumento da distância geográfica não se aplica para as comunidades parasitárias de hospedeiros introduzidos. Assim refutamos esta hipótese em relação as infracomunidades e comunidades componentes de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* por se tratarem de espécies hospedeiras introduzidas que alteram e sofrem processos ecológicos diferentes das espécies nativas. Isto sugere que o fenômeno do declínio da similaridade não é universal como visto em estudos anteriores (NEKOLA; WHITE, 1999, POULIN, 2003, KRASNOV; SHENBROT; MOUILLOT; KHOKHLOVA; POULIN, 2005), ocorrendo uma quebra dos limites de dispersão impostas por barreiras geográficas para as espécies introduzidas devido às ações antrópicas.

A “hipótese do escape de inimigo” (Enemy Release Hypothesis) postula que os invasores perdem seus inimigos (parasitos) no processo de invasão, levando ao maior sucesso demográfico no novo ambiente proporcionando-lhes vantagem competitiva sobre os nativos (TORCHIN; LAFFERTY; DOBSON; MCKENZIE; KURIS, 2003). Esta hipótese poderia explicar, em parte, o declínio da similaridade entre as comunidades de parasitos de tucunarés com o aumento da distância geográfica. No entanto, o presente estudo evidenciou associações positivas e significativas entre as similaridades quali e quantitativa das infracomunidades de parasitos de *C. piquiti* e a distância geográfica. Portanto, populações de peixes mais distantes geograficamente, como entre os reservatórios de Lajeado (localidade nativa) e Itaipu (localidade introduzida), possuem estrutura e composição parasitária mais similar, contrariando a hipótese testada. Lacerda (2011) constatou alta similaridade entre as populações de peixes nativos e introduzidos, e que os peixes introduzidos não sofreram escape de seus parasitos nativos, sendo a maioria compartilhada entre ambas as populações hospedeiras.

As infracomunidades têm sido consideradas assembléias aleatórias (POULIN, 1997). Assim, as variações da similaridade entre as comunidades componentes das populações hospedeiras poderiam ser também aleatórias. As infracomunidades parasitárias de *C. kelberi* e *C. piquiti* demonstraram alta variabilidade, e conseqüentemente baixa similaridade. Desta forma, se a variação da similaridade entre as infracomunidades for maior do que a observada

entre as comunidades componentes, então é possível que cada uma destas assembléias tenha sua própria identidade e estrutura independente da distância geográfica (TIMI; LANFRANCHI; LUQUE, 2010). Tavares e Luque (2008) estudando a similaridade de duas espécies simpátricas de peixes demonstraram que embora um número representativo de espécies de parasitos estivesse sendo compartilhados por duas populações de peixes, estes demonstraram diferenças marcantes de prevalência e intensidades de parasitismo. O padrão de distribuição agregada, reconhecido como um padrão geral da ecologia parasitária (POULIN, 1997), pode ser responsável pela alta variabilidade e baixa similaridade entre as infracomunidades parasitárias, no qual nem sempre todas as espécies presentes em uma comunidade componente estão presentes nas infracomunidades.

Timi, Lanfranchi e Luque (2010) levantam vários processos relacionados ao parasito, seus hospedeiros e habitats que podem corroborar a hipótese do declínio da similaridade com o aumento da distância geográfica. As influências dos processos de introduções de espécies são de suma importância e pouco testados para esta hipótese. Contrariamente ao presente estudo de macro escala, Jakobsen (2011) concluiu que a introdução de duas populações de *Gasterosteus aculeatus* e a similaridade entre elas são de pequena importância sobre uma escala local devido à alta similaridade entre os ecossistemas muito próximos geograficamente.

A especificidade é uma propriedade intrínseca e fundamental de um parasito. De uma perspectiva evolutiva, reflete associações históricas do parasito com seu hospedeiro, e ecologicamente reflete a diversidade de recursos utilizados pelo parasito, ou a largura de seu nicho (POULIN, 1997). Kennedy e Bush (1994) verificaram a substituição de espécies parasitas especialistas por generalistas na fauna parasitaria de peixes introduzidos. Esta constatação aliada à baixa diversidade da fauna parasitária desses peixes, possivelmente tenha influenciado na ausência da relação do declínio da similaridade com a distância geográfica. Diferentemente de Rosim (2010) que corroborou esta hipótese estudando a comunidade parasitária de *Hoplias malabaricus* (“traíras ou lobó”), um peixe continental nativo e mais parasitada na região Neotropical.

Os maiores níveis de especificidade pelo hospedeiro quase sempre coincidem com o centro da amplitude geográfica de uma espécie (HENGEVELD, 1990). Os níveis de especificidade podem ser distorcidos em populações periféricas (invasoras) devido a condições não ideais e diferentes das encontradas para as populações centrais (i.e. altamente imprevisíveis e impróprias em termos de população hospedeira em um ambiente não nativo) (KRASNOV; MOUILLOT; SHENBROT; KHOKHLOVA; POULIN, 2004). Devido essas condições nas periferias (local invadido) as populações de hospedeiros de *Cichla* spp. podem

ser pequenas, isoladas e adaptadas a uma amplitude estreita de condições ecológicas. Uma baixa densidade populacional dos hospedeiros nestas regiões periféricas conduz a uma baixa riqueza de espécies de parasitos (TAKEMOTO; PAVANELLI; LIZAMA; LUQUE; POULIN, 2005). Esta constatação é sustentada pelo modelo epidemiológico de Roberts; Dobson; Arneberg; De Leo; Krecek; Manfredi; Lanfranchi e Zaffaroni (2002) no qual a densidade populacional é o fator chave do contato entre os estágios infectantes de um parasito e seus hospedeiros.

O Nematoda *Contracaecum* sp. foi uma das espécies de parasito que mais contribuiu para porcentagem de similaridade, apesar de baixa, entre as infracomunidades e as comunidades componentes de *C. kelberi*. No entanto, este parasito não pode ser indicador confiável da similaridade entre as populações por se tratar de um generalista, em estágio larval e possuir uma ampla distribuição geográfica. Contrariamente, o Cestoda *P. microscopicus* específico para as espécies do gênero *Cichla*, contribuiu para a alta dissimilaridade das infracomunidades e comunidades componente das populações das duas espécies de hospedeiro. O Monogenea *Gussevia tucunarense* específico deste gênero de peixe contribuiu apenas para a alta dissimilaridade das infracomunidades e comunidades componente de *C. piquiti*.

Um organismo é abundante em poucos locais e raro na maioria (GASTON, 2003). A hipótese da “abundância ótima” postula que os picos de abundância de espécies são alcançados em uma localidade com as melhores condições e diminui com o aumento da distância dessa localidade (KRASNOV; SHENBROT; KHOKHLOVA; VINARSKI; KORALLO-VINARSKAYA; POULIN, 2008). Isto suportaria, em parte, a hipótese do declínio da similaridade com o aumento da distância geográfica. As melhores condições de sobrevivência e propagação de um parasito seriam em locais centrais e em equilíbrio. No entanto, o presente estudo refuta a hipótese de declínio da similaridade, pois as condições para melhor “fitness” das populações de parasitos de *C. kelberi* e *C. piquiti* estão em total desequilíbrio em função de ações antrópicas (i.e. introduções, represamento), que alteram a composição, estrutura e biodiversidade das populações de parasitos (LAFFERTY; KURIS, 1999 e 2005, MORLEY; LEWIS, 2006).

As construções de reservatórios de água doce podem ter efeitos amplos e duradouros na flora e fauna do ecossistema, às vezes difíceis de serem mensuradas. Durante a formação desses empreendimentos existe uma substituição de fauna reofílica (de ambiente lótico) pela limnofílica (de ambiente lêntico), resultando na mudança da composição de espécies de

zooplâncton, zoobentos e peixes, e conseqüentemente, refletindo na mudança drástica da fauna parasitária (MORLEY, 2007).

Nos anos iniciais de formação do reservatório muitas vezes ocorre uma redução acentuada na diversidade e na prevalência de parasitos de peixes com ciclo de vida monoxênico devido à baixa densidade da população hospedeira e a ruptura das oportunidades de transmissão. A partir do terceiro ano de formação, o habitat começa a estabilizar e as populações de parasitos aumentam gradualmente, sendo estas condições ecológicas fundamentais para a reestruturação de fauna e flora. A partir deste período sob condições favoráveis, os parasitos com ciclos de vida monoxênicos se estabelecem dentro de 2-3 anos. Parasitos com ciclos de vida heteroxênico levam mais tempo, dependendo do tempo que leva para estabilizar a população de hospedeiros intermediários (IZYUMOVA, 1987). Os espécimes de *C. kelberi* e *C. piquiti* foram todos capturados em reservatórios com diferentes idades que variaram de 1 a 51 anos. Por exemplo, as comunidades de parasitos de *C. piquiti* de dois reservatórios muito próximos geograficamente (334 Km) mas com anos de formação diferentes (São Salvador em 2009 e Lajeado em 2002) possuíam alta dissimilaridade (88,07%). Devido a este fato é provável que, independente da distância geográfica, a similaridade entre as comunidades de parasitos desses hospedeiros sejam influenciados e estruturados por fatores extrínsecos relacionados aos anos iniciais de formação do reservatório.

Estudos anteriores utilizando a medida da distância geográfica não distinguiram diferenças significativas de similaridade na composição de espécies entre os ecossistemas, tratando esses locais como idênticos na probabilidade de serem colonizados por novas espécies (KENNEDY, 1978; HARTVIGSEN; KENNEDY, 1993). A distância geográfica entre os ambientes pode mascarar os efeitos de outras variáveis e, ao longo do tempo, tornam-se os melhores preditores da similaridade de espécies de parasitos entre as populações de peixes. O fato de não considerarmos que cada entidade ou indivíduo hospedeiro apresenta estrutura e características ecológicas particulares (i.e. tamanho corporal, sexo, fator de condição relativo, comportamento, etc.), pode estar implícito e serem mais importantes que a distância geográfica nestes estudos.

Existem vários fatores que promovem a dissimilaridade entre a composição das comunidades de parasitos dos diferentes ambientes, e estas às vezes podem ser mais fortes do que proximidade geográfica, que promove a similaridade (KENNEDY; HARTVIGSEN; HALVORSEN, 1991; HARTVIGSEN; KENNEDY, 1993). Isto significa que, ecossistemas aquáticos mais distantes geograficamente geralmente tenham peixes com uma comunidade

componente de parasitos mais dissimilar, mas não necessariamente que peixes de ambientes mais próximos tenham comunidades componentes mais similares (POULIN; MORAND, 1999).

Os processos de introduções colaboram para a homogeneidade entre as comunidades (NAKAOKA; ITO; YAMAMOTO; OKUDA; NODA, 2006). Poulin e Morand (1999) ressaltam a preocupação com as introduções de espécies em certos ecossistemas aquáticos que contribuem e alteram a similaridade da composição de espécies de parasitos entres os ambientes. Desta forma, qualquer estudo biogeográfico dos parasitos deve levar em consideração a origem da população hospedeira. Se a população hospedeira é nativa ou introduzida pode substituir outros fatores biogeográficos comumente utilizados para avaliar a similaridade da comunidade parasitária (LAFFERTY; TORCHIN; KURIS, 2010).

Referências

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE, F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá, EDUEM, 2007. 501 p.

CLARKE, K.R.; GORLEY, R.N. Software PRIMER v5. PRIMER-E: Plymouth, United Kingdom, 2001.

EIRAS, J.C.; TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C. **Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes**. 2ª ed., Maringá: EDUEM, 2006. 199 p

ESCH, G.W.; KENNEDY, C.R.; BUSH, A.O.; AHO, J.M. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. **Parasitology**, v. 96, p. 519–32, 1988.

GASTON, K.J. **The structure and dynamics of geographic ranges**. Oxford University Press, Oxford, 2003. 266 p.

GUÉGAN, J.F., MORAND, S.; POULIN, R. Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In: THOMAS, F.; RENAULD, F.; GUÉGAN, J.F. (Ed.). **Parasitism and ecosystems**. Oxford University Press, Oxford. 2005. p. 22–42.

HARTVIGSEN, R.; KENNEDY, C.R. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. **Journal of Fish Biology**, v. 43, p. 603–615, 1993.

HENGEVELD, R. **Dynamic Biogeography**. Cambridge University Press, Cambridge, 1990. 263 p.

HUBBELL, S.P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton. 2001. 448 p.

IZYUMOVA, N.A. **Parasitic fauna of reservoir fishes of the USSR and its evolution.** New Delhi: Oxonian Press, 1987. 325 p.

JAKOBSEN, J. Parasite communities of two three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations: effects of a local-scale host introduction? 2011. 48f., il. Master thesis – Department of Arctic And Marine Biology, Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, University of Tromsø – uit.no, 2011.

KENNEDY C.R.; BUSH, A.O. The relationship between pattern and scale in parasite communities - a stranger in a strange land. **Parasitology**, v. 109, p. 187–196, 1994.

KENNEDY, C. R. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. **Journal of Fish Biology**, v. 13, p. 255–263, 1978.

KENNEDY, C.R.; HARTVIGSEN, R.; HALVORSEN, O. The importance of fish stocking in the dissemination of parasites throughout a group of reservoirs. **Journal of Fish Biology**, v. 38, p. 541–552, 1991.

KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G.I.; KHOKHLOVA, I.S.; POULIN, R. Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera): the influence of phylogeny and local environmental conditions. **Ecography**, v. 27, p. 787–97, 2004.

KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; KHOKHLOVA, I.S.; VINARSKI, M.V.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; POULIN, R. Geographical patterns of abundance: testing expectations of the “abundance optimum” model in two taxa of ectoparasitic arthropods. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 2187–2194, 2008.

KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I.S.; POULIN, R. Spatial variation in species diversity and composition of flea assemblages in small mammalian hosts: geographic distance or faunal similarity? **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 633–44, 2005.

KRITSKY, D.C.; THATCHER, V.E.; BOEGER, W.A. Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae). **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 53, p. 1–37, 1986.

KRITSKY, D.C.; THATCHER, V.E.; BOEGER, W.A. Neotropical Monogenea. 15. Dactylogyrids from the gills of Brazilian Cichlidae with proposal of *Sciadicleithrum* gen. n. (Dactylogyridae). **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 56, p. 128–140, 1989.

KULLANDER, S.O.; FERREIRA, E.J.G. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). **Ichthyological Exploration Freshwaters**, v. 17, n. 4, p. 289–398, 2006.

LACERDA, A.C.F. **Endoparasitos de tucunaré (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina (*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e invadidas: testando a hipótese do escape do inimigo**. Maringá, 2011. 53f., il. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2011.

LAFFERTY, K.D.; KURIS, A.M. How environmental stress affects the impact of parasites. **Limnology and Oceanography**, v. 44, p. 925–931, 1999.

LAFFERTY, K.D.; KURIS, A.M. Parasitism and environmental disturbances. In: THOMAS, F, GUEGAN, J.F.; RENAUD, F. (Ed.). **Parasitism and ecosystems**. Oxford: Oxford University Press, 2005, p 113–123.

LAFFERTY, K.D.; TORCHIN, M.E.; KURIS, A.M. The geography of host and parasite invasions. In: MORAND, S.; KRASNOV, B.R. (Ed.). **The biogeography of host-parasite interactions**. Oxford University Press Inc., New York, 2010. 288p.

MAGURRAN, A.E. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton, Princeton University, 1988. 179 p.

MCCUNE, B.; MEFFORD, M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.0, Glenden Beach, Oregon, U.S.A., 1999.

MORAVEC, F. **Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region**. Academy of Sciences of the Czech Republic, Praha, 1998. 464 p.

MORLEY, N.J. Anthropogenic effects of reservoir construction on the parasite fauna of aquatic wildlife. **Ecohealth**, v.4, p. 374–383, 2007.

MORLEY, N.J.; LEWIS, J.W. Anthropogenic pressure on a molluscan-trematode community over a long-term period in the Basingstoke canal, UK, and its implications for ecosystem health. **EcoHealth**, v. 3, p. 269–280, 2006.

NAKAOKA, M.; ITO, N.; YAMAMOTO, T.; OKUDA, T.; NODA, T. Similarity of rocky intertidal assemblages along the Pacific coast of Japan: effects of spatial scales and geographic distance. **Ecological Research**, v. 21, p. 425–435, 2006.

NEKOLA, J.C.; WHITE, P.S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, v. 26, p. 867–878, 1999.

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

PIETROCK, M.; MARCOGLIESE, D.J. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. **Trends in Parasitology**, v. 19, p. 293–99, 2003.

POULIN, R. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, p. 341–358, 1997.

POULIN, R. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 1609–1615, 2003.

POULIN, R.; MORAND, S. Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host population. **Parasitology**, v. 119, p. 369–374, 1999.

ROBERTS, M.G.; DOBSON, A.P.; ARNEBERG, P.; DE LEO, G.A.; KRECEK, R.C.; MANFREDI, M.T.; LANFRANCHI, P.; ZAFFARONI, E. Parasite community ecology and biodiversity. In: HUDSON, P.J.; RIZZOLI, A.; GRENFELL, B.T.; HEESTERBEEK, H.; DOBSON, A.P. (Ed.). **The ecology of wildlife diseases**. Oxford, Oxford University Press, 2002. p. 63–82

ROSIM, D.F. **Biodiversidade das comunidades parasitárias em populações de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes, Erythrinidae) provenientes de quatro regiões hidrográficas do Brasil**. Seropédica, 2010. 174f., il. Tese (Doutorado em Ciências Veterinárias) – Departamento de Parasitologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2010.

SOININEN, J.; MCDONALD, R.; HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**, v. 30, p. 3–12, 2007.

TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C.; LIZAMA, M.A.P.; LUQUE, J.L.; POULIN, R. Host population density as the major determinant of endoparasite species richness in floodplain fishes of the upper Paraná River, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 79, p. 75–84, 2005.

TAVARES, L.; LUQUE, J.L. Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish species from Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 94, p. 985–989, 2008.

THATCHER, V.E. **Amazon fish parasites**. Sofia-Moscow: Pensoft, 2006. 508 p.

TIMI, J.T.; LANFRANCHI, A.L.; LUQUE, J.L. Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasiliensis* in the southwestern Atlantic: Infracommunities as a tool to detect geographical patterns. **International Journal for Parasitology**, v. 40, p. 243–254, 2010.

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

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As invasões biológicas têm aumentado nos últimos anos representando ameaça à biodiversidade mundial em diversos ecossistemas, além de causar diversos prejuízos financeiros significativos. Os impactos relacionados a essas invasões são: redução da diversidade genética, perda de função e processos do sistema, desestruturação de habitat e aumento do risco de declínio e extinção de espécies, tendo como resultado a homogeneização biótica do ambiente. O estudo das comunidades parasitárias de *C. kelberi* e *C. piquiti* de diferentes ecossistemas aquáticos brasileiros constatou que o evento de introduções destes peixes nestes ambientes é o principal fator modulador e estruturador das respectivas comunidades parasitárias. Desta forma, todo e qualquer estudo biogeográfico dos parasitos deve levar em consideração a origem da população hospedeira. Se a população hospedeira é nativa ou introduzida pode substituir outros fatores biogeográficos comumente utilizados para avaliar a similaridade da comunidade parasitária.