

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

FABRÍCIO HIROIUKI ODA

**Variáveis ambientais predizem a estrutura da comunidade parasitária de
Moenkhausia forestii em ambientes semi-lóticos em uma planície
neotropical**

Maringá
2014

FABRÍCIO HIROIUKI ODA

**Variáveis ambientais predizem a estrutura da comunidade parasitária de
Moenkhausia forestii em ambientes semi-lóticos em uma planície
neotropical**

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 a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto
Coorientador: Prof. Dr. Juan Antonio Balbuena

Maringá
2014

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

O22v Oda, Fabricio Hiroiuki, 1981-
Variáveis ambientais predizem a estrutura da comunidade parasitária de *Moenkhausia forestii* em ambientes semi-lóticos em uma planície Neotropical / Fabricio Hiroiuki Oda. -- Maringá, 2014.
61 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.
Coorientador: Prof. Dr. Juan Antonio Balbuena.

1. Peixes Characiformes - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Ictiofauna de água doce - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Parasitismo de peixes de água doce. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.481785709816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

**Variáveis ambientais predizem a estrutura da comunidade parasitária de
Moenkhausia forestii em ambientes semi-lóticos em uma planície
neotropical**

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

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

Dr. Fábio Hideki Yamada
Universidade Estadual Paulista (UNESP)

Dr. Edson Fontes de Oliveira
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

Dra. Evanilde Benedito
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Dra. Marion Haruko Machado
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 14 de março de 2014.

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

*Dedico este trabalho a todos aqueles que
são essenciais em minha vida...
Minha amada família!*

AGRADECIMENTOS

Dentre todos os agradecimentos, primeiramente está aquele a Deus, sem o qual eu não teria o que agradecer nesta vida... então agradeço...

- Aos meus pais, Célio e Margarete, os quais não mediram esforços para que eu e meus irmãos, Thiago e Diego, pudéssemos ter o melhor no decorrer de nossas vidas! Resumo meu agradecimento com duas palavras: Amo vocês! Sou muito grato também a toda minha família (avós, tios, primos, cunhadas, padrinhos) que sempre me apoiaram nos momentos de dificuldade e vibraram com as conquistas!!!
- Ao Prof. Dr. Ricardo M. Takemoto pela amizade, ensinamentos, orientações e confiança ao aceitar um “sapólogo” no Laboratório de Ictioparasitologia. Oportunidade ímpar que proporcionou a realização de inúmeros trabalhos, e especialmente, conhecer a fundo o fantástico e complexo “mundo” dos parasitos.
- Ao Prof. Dr. Juan Antonio Balbuena pela cordialidade, hospitalidade e os ensinamentos quanto às análises de dados realizadas durante o estágio “sanduíche” no Laboratório de Zoologia Marinha da Universidade de Valência. “Muchas gracias”.
- Aos Prof.(es) Dr.(es) Edson Fontes de Oliveira, Evanilde Benedito, Fabio Hideki Yamada e Marion Haruko Machado pelas valiosas contribuições neste trabalho.
- Aos Prof.(es) Dr.(es) Francisco M. Royo “Paco”, Jesús Tomás, Francisco Javier Aznar Avendaño “Javi”, María Mercedes Fernández Martínez e Juan Antonio Raga Esteve “Toni Raga” pelo apoio e hospitalidade durante o estágio “sanduíche”.
- Aos Prof.(es) Dr.(es) José Luis Luque e Pitágoras Piana pelas críticas e sugestões no projeto preliminar desta tese.
- À amiga Sybelle Bellay pela paciência e apoio nas análises estatísticas, e pela amizade e mensagens de motivação: “Vamo que vamo”. Muita felicidade em sua vida!!!
- Ao amigo Rodrigo da Graça Jr. pela amizade, parcerias científicas, auxílio nas coletas e identificação dos parasitos. Muita felicidade e sucesso!!!
- À amiga e afilhada Letícia Karling pela amizade e momentos de descontração “antuenta bonita, rei da migueleza, dentre outros”. Muita felicidade a você, Igor e Téio no estágio “sanduíche” na gringolândia!!!
- À equipe do Laboratório de Ictioparasitologia pela amizade e convívio ao longo dos quatro anos que estou no laboratório. Felicidade e sucesso a todos!!! Aos prof.(es) Dr.(es) Gilberto C. Pavanelli e Ricardo M. Takemoto pela oportunidade concedida para que eu contribuísse com o livro “Parasitologia de peixes de água doce do Brasil”. Muito obrigado!!!
- À equipe do Laboratório de Zoologia Marinha do Instituto Cavanilles de Biodiversidade e Biología Evolutiva da Universidade de Valência pela hospitalidade, amizade e convívio ao longo dos cinco meses de estágio “sanduíche”. Mucha felicidad y éxito a todos!!
- Aos amigos pós-graduandos e pós-graduados do PEA, PGB e ECOEVOL, pela amizade, convívio, parcerias científicas, momentos de descontração, e que de alguma estiveram presentes ao longo desses anos... Adalgisa Cabral, Adelina Kühl, Alma Ramirez, Alexandrina Pujals, Angela Cortés, Ana Carolina Lacerda, Bia Almeida, Bruno

Sugayma, Camila Barbosa, Daniel A. dos Santos, Diego C. Alves, Dilermando P. Lima Jr, Fábio Yamada, Fábio Mise, Fagner de Souza, Fernando A. Pereira, Flávio Ragonha, Gisele Pinha, Guilherme O. Landgraf, Hugo Message, Igor P. Affonso, Jean Ortega, João Paulo Pagotto, Josiane Chiaramonte, Juliana Dias, Luiza Lopes, Letícia Araújo, Larissa Strictar-Pereira, Luciana S.F. Lima, Luciano Wolf, Natália Lacerda, Patrícia Gallo, Priscilla Gambale, Renata Campos, Rogério Hanisch, Vinicius Batista, entre outros que eu tenha esquecido de mencionar...

Aos “velhos” amigos que revi e aos novos que fiz durante o Doutorado “sanduíche”, pela amizade, apoio e momentos de descontração... Abril Rodríguez, Adriana Rivas, Ana Born, Anderson Clayton, André Pereira, Ariel T. Barrera, Carol Souto, Vania Foster, Cesc Domènech, Dirceu F. dos Santos, Édel Cunil, Cinzia Di Miele, Fabiana G. Barbosa, Geiziane Tessarolo, Geórgia Pena, Géraldine Hiller, Giovanni B. De Marinis, Laure-Anne Bancelin, Maria Iacobucci, Marie Lilli, Mayara Correia, Noelia Villanova, Jesús Hernandez, Ohiana Revuelta, Raúl M. Lozano, Odette M. Passos, Ricardo Carreño, Rodrigo P. Cavalcante, Solange Pertile, Suzilaine Rodrigues, Erika Naruzawa, Veronica Espinoza.

À Aldenir C. Oliveira e Jocemara C. dos Santos pela amizade e auxílio quanto aos trâmites burocráticos.

À equipe da secretaria do Nupélia pelo agendamento de veículos e barcos para a realização dos trabalhos de campo.

À Celso P. dos Santos “Celsão” e Valdenir F. de Souza “Seu Ni” pela amizade e inúmeras idas e vindas pelas estradas do estado do Paraná durante a coleta de material biológico.

À Sebastião Rodrigues “Tião” e seu filho Wilian, Alfredo S. da Silva, Valmir A. Teixeira “Gazo” pelo auxílio durante os trabalhos de campo.

À Jaime Luis L. Pereira pela colaboração durante a impressão das cópias desta tese.

À Fábio T. Mise, Fagner de Souza, Rodrigo da Graça Jr e Priscilla G. Gambale pelo auxílio nas coletas de peixes. Desculpem pelo frio que passaram em algumas coletas, mas faz parte da aventura!!!

À Dra. Mariana Ferrari Felismino pela amizade e correção do texto em inglês.

À Dra. Andréa Bialetzki e a Esp. Maria do Carmo Roberto pelo empréstimo dos equipamentos para mensuração de variáveis limnológicas durante os trabalhos de campo.

À Maria Salete Ribellato Arita e João Fábio Hildebrandt pela amizade e auxílio na pesquisa e empréstimos de livros da Biblioteca Setorial do Nupélia.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pelo apoio logístico durante os trabalhos de campo.

Ao Instituto Chico Mendes de Biodiversidade pela concessão da autorização de coleta e transporte nº 25882.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelas bolsas do Doutorado e do Doutorado Sanduíche no Exterior (Processo: BEX 13742/12-4).

Namu Myôhô Rengue Kyô

*“Quando a última árvore tiver caído,
...quando o último rio tiver secado,
...quando o último peixe for pescado,
...o homem vai entender que dinheiro não se come!”*
Provérbio indígena

Variáveis ambientais predizem a estrutura da comunidade parasitária de *Moenkhausia forestii* em ambientes semi-lóticos em uma planície neotropical

RESUMO

A biologia e a ecologia de peixes de pequeno porte são pouco estudadas no Brasil. Aspectos como o pequeno tamanho e o baixo valor comercial provavelmente são dois fatores que diminuem o interesse em estudos com esses organismos. No entanto, peixes de pequeno tamanho possuem um importante papel ecológico nos ecossistemas aquáticos, já que são fontes de alimentos para muitos grupos de animais. Eventos naturais e atividades antrópicas nos ambientes aquáticos tais como a construção de barragens, alteram o regime hidrológico dos corpos de água, afetando as condições biológicas dos peixes, e influenciando direta e indiretamente a comunidade parasitária. Por apresentar uma íntima relação com seus hospedeiros e o ambiente circundante, os parasitos são excelentes modelos para o estudo de diferentes padrões de organização em diferentes escalas. As características do hospedeiro, tais como a dieta, tamanho do corpo, vagilidade e comportamento reprodutivo, as quais podem ser afetadas pela variação das características dos ambientes aquáticos, também influenciam a estrutura das comunidades parasitárias. Além disso, no ciclo de vida dos parasitos, os peixes de pequeno tamanho podem atuar como hospedeiros intermediários e/ou paratênicos, já que servem de alimento para outras espécies de peixes e diversos grupos de animais, que são considerados hospedeiros definitivos. A planície de inundação do alto rio Paraná apresenta uma grande variedade de ambientes incluindo corpos de água lóticos, lênticos e semi-lóticos, várzeas, e outros tipos de habitat completamente cobertos por vegetação aquática. Essa diversidade de ambientes associada a presença de macrófitas aquáticas suportam altas abundâncias de indivíduos e de espécies de peixes, incluindo espécies sedentárias de pequeno tamanho. Cardumes dessas espécies são comumente encontrados em diferentes ambientes lênticos e semi-lóticos associados a bancos de macrófitas, o que pode resultar em diferenças na exposição aos parasitos. O estudo dos parasitos de peixes de pequeno porte possibilitará à compreensão dos mecanismos que afetam a interação parasito-hospedeiro, bem como, os fatores ambientais que dirigem a estruturação de suas comunidades parasitárias. A partir dessas informações, foram desenvolvidos dois estudos sobre a fauna parasitária do Tetra Olho-de-fogo, *Moenkhausia forestii* coletados em ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná: (i) efeito das variáveis abióticas sobre a estrutura da comunidade parasitária de um peixe de pequeno porte em uma planície de inundação neotropical, e a (ii) organização das infracomunidades parasitárias de um peixe de pequeno porte na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

Palavras-chave: Ictiofauna. Planície de inundação do alto rio Paraná. Variáveis bióticas e abióticas. Peixes de pequeno tamanho. Parasitos.

Environment variables predict the structure of parasite communities of *Moenkhausia forestii* in semilotic environments in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

The biology and ecology of small fishes are poorly studied in Brazil. Aspects such as the small size and low commercial value are probably two factors that decrease the interest in studying these organisms. However, small size fishes have an important ecological role in the aquatic ecosystems, because they are food source for many animal groups. Natural events and human activities in aquatic environments such as construction of dams, alter the hydrological regime of water bodies, which affect the biological condition of the fish, influencing directly and indirectly the parasite community. By presenting an intimate relationship with their hosts and the surrounding environment, the parasites are excellent models for the study of different organizational patterns at different scales. Host characteristics, such as diet, body size, vagility, and reproductive behavior, which can be affected by variations in the characteristics of aquatic environments, also influence the structure of parasite communities. In addition, in the life cycle of the parasites, the small size fish can act as intermediaries and/or parathenic hosts because they serve as food for fish and other species of various groups of animals, which are considered definitive hosts. The upper Paraná River floodplain presents a wide variety of environments including lotic, lentic and semilotic water bodies, swamps, and other types of habitat completely covered by aquatic vegetation. This diversity of environments associated with the presence of macrophytes support high abundances of individuals and species of fish, including sedentary species of small size. Shoals of these species are commonly found in lentic and semi-lotic environments associated with macrophyte, which may result in differences in exposure to parasites. The study of parasites of small size fishes will enable the understanding of the mechanisms that affect parasite-host interaction as well as the environmental factors that drive the structuring of their parasitic communities. From these informations two studies on the parasitic fauna of the red eye tetra *Moenkhausia forestii* collected in semilotic environments from upper Paraná River floodplain were developed: (i) the effect of abiotic variables on the parasite community structure of a small size fish in a Neotropical floodplain, and (ii) organization of parasitic infracommunities of a small size fish from Upper Paraná River floodplain, Brazil.

Keywords: Fish fauna. Upper Paraná River floodplain. Biotic and abiotic variables. Small size fishes. Parasites.

Tese elaborada (exceto idioma) para publicação científica nos periódicos:

Freshwater Biology.

Disponível em:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html)

e

Parasitology Research.

Disponível em:

<http://www.springer.com/biomed/medical+microbiology/journal/436>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
	REFERÊNCIAS	15
2	EFEITO DAS VARIÁVEIS ABIÓTICAS SOBRE A ESTRUTURA DA COMUNIDADE PARASITÁRIA DE UM PEIXE DE PEQUENO PORTE EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	17
	RESUMO	17
2.1	INTRODUÇÃO	18
2.2	MÉTODOS	20
2.2.1	Caracterização da área de estudo.....	20
2.2.2	Caracterização do hospedeiro.....	20
2.2.3	Desenho amostral.....	21
2.2.4	Coleta dos parasitos.....	26
2.2.5	Análise dos dados.....	26
2.3	RESULTADOS	28
2.3.1	Parâmetros parasitológicos e descrição da comunidade.....	28
2.3.2	Influência das variáveis ambientais.....	31
2.4	DISCUSSÃO	35
2.4.1	Parâmetros parasitológicos e descrição da comunidade.....	35
2.4.2	Influência das variáveis ambientais.....	37
2.4.3	Considerações finais.....	39
	REFERÊNCIAS	39
3	ORGANIZAÇÃO DAS INFRACOMUNIDADES PARASITÁRIAS DE UM PEIXE DE PEQUENO PORTE NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ, BRASIL	46
	RESUMO	46
3.1	INTRODUÇÃO	47
3.2	MÉTODOS	48
3.2.1	Amostragens e preparação dos parasitos.....	48
3.2.2	Análise dos dados.....	50
3.3	RESULTADOS	52
3.4	DISCUSSÃO	55
	REFERÊNCIAS	57

1 INTRODUÇÃO GERAL

A planície de inundação do alto rio Paraná apresenta uma elevada diversidade de espécies devido à elevada heterogeneidade de ambientes encontrados nesse ecossistema (Thomaz et al., 2004b). Esses ambientes incluem corpos de água lênticos, lóticos e semi-lóticos, várzeas, e outros tipos cobertos por vegetação aquática, assim como biótopos entre ambientes aquáticos e terrestres, e zonas ripárias (Roberto et al., 2009). As características abióticas (físicas e químicas) dos ambientes diferem entre si em resposta à oscilação do nível hidrométrico que influencia diretamente a profundidade e velocidade da água e o grau de conectividade, entre outras variáveis (Thomaz et al., 2007).

As características abióticas também são fortemente afetadas pela ação antrópica, sendo como a principal delas a construção de barragens para geração de energia elétrica (Hoeinghaus et al., 2009). Por exemplo, as mudanças nos ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná, causadas pela construção da usina hidrelétrica de Porto Primavera e a introdução de espécies exóticas, influenciaram negativamente a diversidade de parasitos e as condições nutricionais de *Salminus brasiliensis* (Karling et al., 2013).

As mudanças nas características abióticas dos ambientes, sejam naturais ou por ação antrópica, afetam a estrutura e a dinâmica de populações e comunidades na planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz et al., 2004b). Os peixes e seu ambiente são duas diferentes escalas ecológicas, as quais constituem os ambientes dos parasitos (Thomas et al., 2002). Assim, mudanças nas características abióticas dos ambientes da planície de inundação afetam as condições biológicas dos peixes, influenciando a interação parasito-hospedeiro (Pavanelli et al., 2004) (Figura 1).

As variáveis abióticas associadas à oscilação do nível hidrométrico na planície de inundação do alto rio Paraná agem direta e indiretamente sobre o ciclo de vida dos parasitos. No período de águas baixas, elevada densidade de peixes é encontrada em ambientes lênticos e semi-lóticos desse ecossistema, favorecendo a colonização por parasitos monoxenos (aqueles com um único hospedeiro). A elevada densidade de hospedeiros e o estresse causado pela variação térmica contribuem para que os monogenéticos encontrem facilidade para completarem seu ciclo de vida (Pavanelli et al., 2004) (Figura 2).

Em contraste, em espécies de parasitos heteroxenos (aqueles com múltiplos hospedeiros), os principais estímulos das infracomunidades de parasitos estão relacionados a variáveis bióticas, tais como a diversidade e abundância da comunidade de hospedeiros intermediários e paratênicos. As variáveis bióticas são afetadas pela variação das

características abióticas do ambiente aquático (Anderson & Sukhdeo, 2010), influenciando de forma distinta a interação parasito-hospedeiro, entre os níveis hidrométricos. Por exemplo, no ciclo de vida dos acantocéfalos, a elevada densidade de hospedeiros intermediários (microcrustáceos), encontrada no período de águas baixas contribui para o aumento na taxa de transmissão de larvas desse parasito pelo aumento no consumo de microcrustáceos infectados (Figura 3). Por outro lado, no ciclo de vida dos digenéticos, as elevadas temperaturas encontradas no período de águas altas influenciam a biologia populacional dos parasitos pela indução de mudanças sazonais na abundância e no comportamento dos hospedeiros intermediários (moluscos), longevidade e infectividade dos estágios larvais e na taxa de desenvolvimento dos estágios larvais e dos adultos (Dias et al., 2003) (Figura 4).

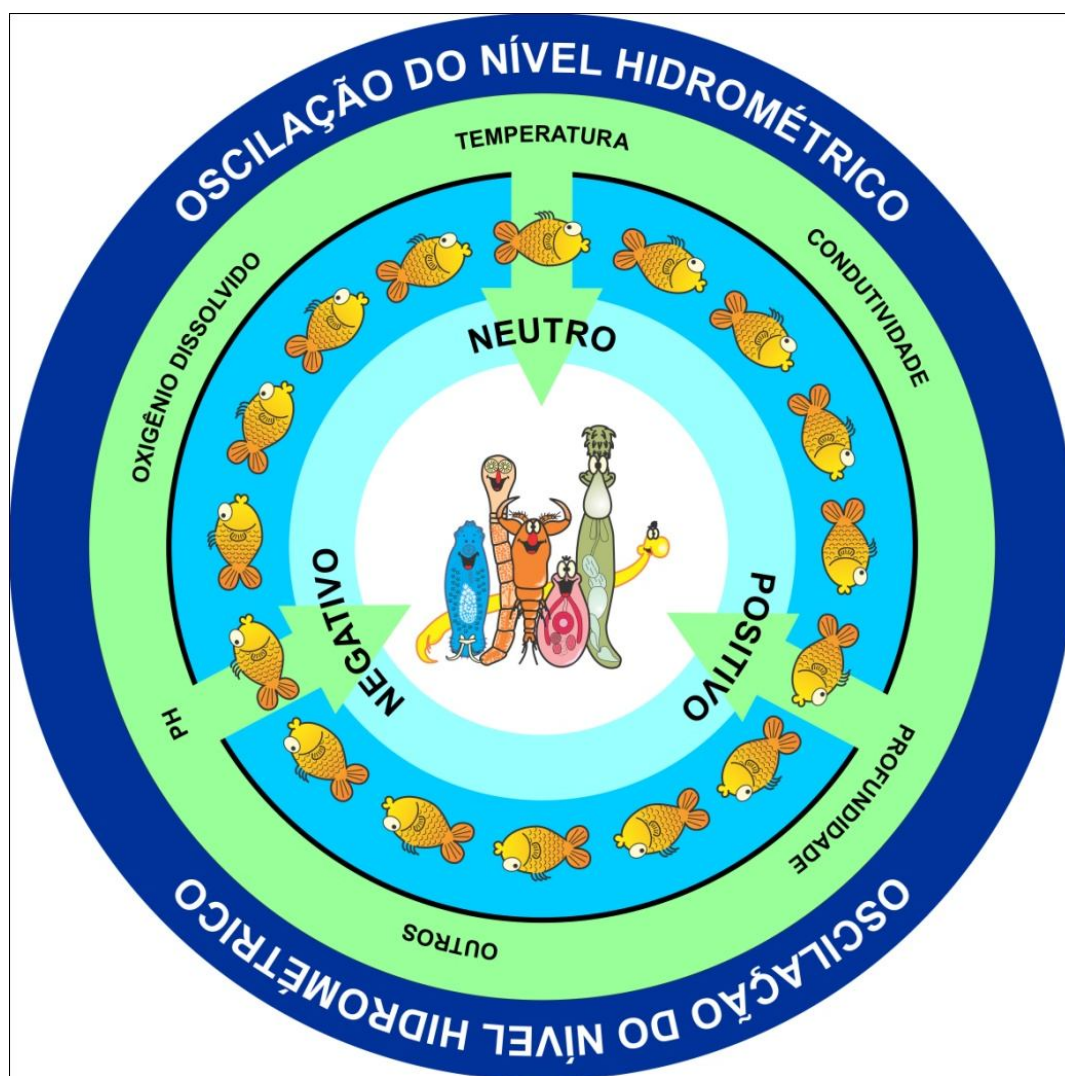


Figura 1. Diagrama das escalas ecológicas que constituem o ambiente dos parasitos, os quais respondem as mudanças nas características abióticas sejam naturais ou antrópicas (modificado de Holt & Miller, 2011).

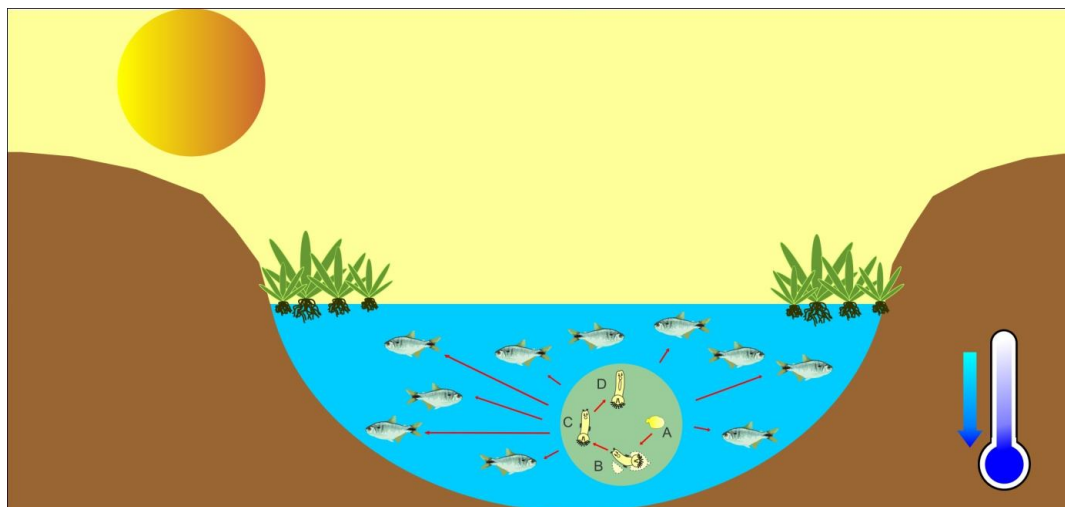


Figura 2. Ciclo de vida dos monogenéticos ovíparos: A) ovo, B) eclosão da larva, C) oncomiracídio, D) adulto presente nas brânquias dos peixes hospedeiros.

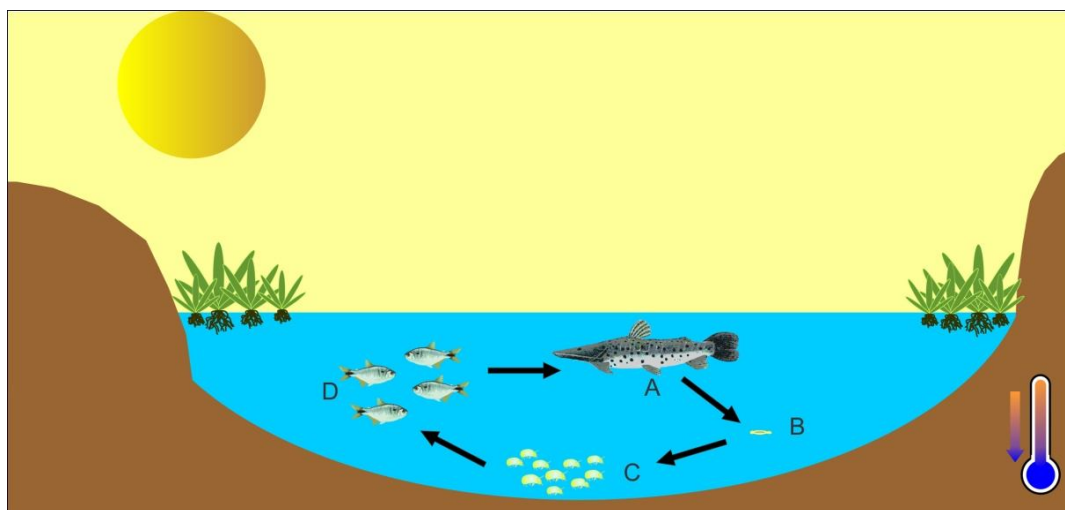


Figura 3. Ciclo de vida de acantocéfalo parasito de peixe: A) hospedeiro definitivo infectado com parasitos adultos (macho e fêmea), B) ovo com larva acântor eliminado junto com as fezes do hospedeiro definitivo, C) alta densidade de microcrustáceo hospedeiro intermediário infectado com larva acantela, D) peixe hospedeiro intermediário, paratênico, contendo larva cistacanto obtida por consumir o microcrustáceo infectado.

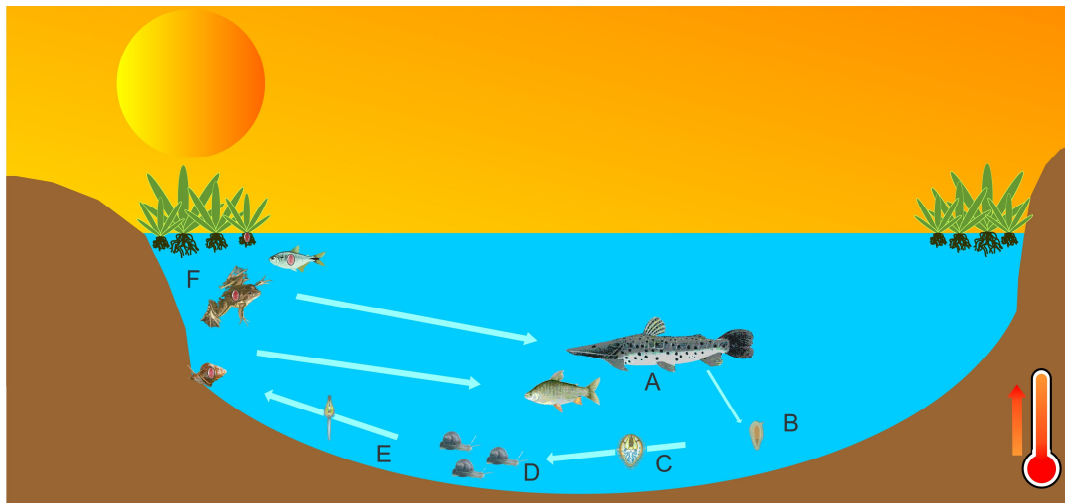


Figura 4. Ciclo de vida de digenético parasito de peixe: A) hospedeiro definitivo infectado com parasitos adultos, B) ovo contendo miracídio eliminado junto com as fezes do hospedeiro definitivo, C) o miracídio abandona o ovo e penetra ativamente no molusco, D) no molusco, o miracídio evolui para os estágios de esporocistos e rédias até a formação de cercárias, E) as cercárias abandonam ativamente o molusco e procuram um segundo hospedeiro intermediário, F) no segundo hospedeiro intermediário (ex. moluscos, peixes, adultos e girinos e anuros, etc) a cercária se escista formando as metacercárias, as quais esperam que sirvam de alimento para o hospedeiro definitivo para completar o ciclo.

Embora seja conhecido que as variáveis abióticas afetam as variáveis bióticas, e a interação entre ambas pode ser o agente real da estrutura da comunidade de parasitos, há pouco consenso sobre quais dessas variáveis seja a mais importante (Anderson & Sukhdeo, 2010). A estrutura da comunidade parasitária pode variar entre as populações de uma espécie de hospedeiro com a variação das características dos ambientes nos quais eles habitam. Assim, a relação dos parasitos com seus hospedeiros e o ambiente circundante é uma importante ferramenta para a compreensão da contribuição relativa das variáveis abióticas na estrutura das comunidades (Kadlec et al., 2003). Com isso, foram realizados dois estudos em cinco ambientes semi-lóticos da planície de inundação do alto rio Paraná com o objetivo de investigar o (i) efeito das variáveis abióticas sobre a estrutura da comunidade parasitária de um peixe de pequeno porte em uma planície de inundação neotropical, e a (ii) organização das infracomunidades parasitárias de um peixe de pequeno porte na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

REFERÊNCIAS

- Anderson, T. K.; Sukhdeo, M. V. K. Abiotic versus biotic hierarchies in the assembly of parasite populations. **Parasitology**, vol. 137, n. 4, p. 743-754, 2010.
- Dias, M. L. G. G.; Eiras, J. C.; Machado, M. H.; Souza, G. T. R.; Pavanelli, G. C. The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi 1814 (Digenea, Clinostomidae) at the floodplain of the high Paraná river, Brazil. **Parasitology Research**, vol. 89, n. 6, p. 506-508, 2003.
- Hoeinghaus, D. J.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Pelicice, F. M.; Okada, E. K.; Latini, J. D.; Kashiwaqui, E. A.; Winemiller, K.O. Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. **Conservation Biology**, vol. 23, n. 5, p. 1222-1231, 2009.
- Holt, E. A.; Miller, S. W. Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. **Nature Education Knowledge**, vol. 3, n. 10, p. 8, 2011.
- Kadlec, D.; Simková, A.; Jarkovský, J.; Gelnar, M. Parasite communities of freshwater fish under flood conditions. **Parasitology Research**, vol. 89, n. 4, p. 272-283, 2003.
- Karling, L. C.; Isaac, A.; Affonso, I. P.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. The impact of a dam on the helminth fauna and health of a neotropical fish species *Salminus brasiliensis* (Cuvier 1816) from the upper Paraná River, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 87, n. 2, p. 1-7, 2013.
- Pavanelli, G. C.; Machado, M. H.; Takemoto, R. M.; Guidelli, G. M.; Lizama, M. A. P. Helminth fauna of fishes: diversity and ecological aspects. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N.S. (Eds). **The upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation**. Leiden: Backhuis Publishers, 2004. p. 309-329.
- Roberto, M. C.; Santana, N. F.; Thomaz, S. M. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. **Brazilian Journal of Biology**, vol. 69, n. 2 (Suppl.), p. 717-725, 2009.
- Thomas, F.; Brown, S. P.; Sukhdeo, M.; Renaud, F. Understanding parasite strategies: a state-dependent approach? **Trends in Parasitology**, vol. 18, n. 9, p. 387-390, 2002.
- Thomaz, S. M.; Pagioro, T. A.; Bini, L.M., Roberto, M. C.; Rocha, R. R. A. Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Eds.). **The Upper Paraná River**

and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, 2004b, p. 75-102.

Thomaz, S. M.; Bini, L. M.; Bozelli, R. L. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. **Hydrobiologia**, vol. 579, n. 1, p. 1-13, 2007.

2 EFEITO DAS VARIÁVEIS ABIÓTICAS SOBRE A ESTRUTURA DA COMUNIDADE PARASITÁRIA DE UMA ESPÉCIE DE PEIXE DE PEQUENO PORTE EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

1. Variáveis abióticas ligadas ao ciclo hidrológico dos sistemas rio-planície de inundação são alguns aspectos que afetam a comunidade de parasitária de peixes. Neste estudo foi testada a hipótese de que as variáveis limnológicas associadas ao nível hidrométrico afetam a estrutura da comunidade de parasitária de *Moenkhausia forestii* na planície de inundação do alto rio Paraná.

2. Um total de 600 peixes foi coletado utilizando-se peneirão e rede de arrasto em cinco ambientes semi-lóticos entre junho de 2011 e abril de 2012. Em cada ambiente foram medidas as variáveis limnológicas: pH, condutividade, oxigênio dissolvido e temperatura da água. Análises multivariadas foram utilizadas para avaliar a contribuição relativa das variáveis limnológicas na distribuição da abundância das espécies de parasitos nas populações de *M. forestii*.

3. Dos 600 peixes examinados, 511 (85%) estavam parasitados ao menos por um táxon de parasito. Um total de 5939 parasitos representando 17 taxa foram encontrados parasitando *M. forestii*. Deste total, 4432 (74,6%) parasitos corresponderam a estágios larvais, enquanto outros 1507 (25,4%) parasitos ocorreram como adultos.

4. As análises indicaram efeito significativo das variáveis explanatórias nível hidrométrico e ambientes sobre a variação na abundância dos taxa de parasitos de *M. forestii*. A dinâmica das variáveis limnológicas foi influenciada pela oscilação do nível hidrométrico, sendo que 44% da explicação da variação na abundância das espécies de parasitos foi associada a temperatura.

5. A estrutura da comunidade parasitária de *M. forestii* é afetada pela dinâmica das variáveis limnológicas nos ambientes estudados, principalmente a temperatura, em resposta oscilação do nível hidrométrico. Assim, processos em escala regional (oscilação do nível hidrométrico) e local (dinâmica das variáveis limnológicas) devem ser considerados para explicar a estruturação das comunidades de parasitos de peixes.

Palavras-chave: bacia do alto rio Paraná, comunidades componentes, *Moenkhausia forestii*, nível hidrométrico.

2.1 INTRODUÇÃO

A dinâmica da interação parasito-hospedeiro é influenciada por fatores extrínsecos e intrínsecos, onde os processos interagem em duas escalas ecologicamente diferentes: o ecossistema circundante e o hospedeiro (Thomas *et al.*, 2002). O ecossistema circundante corresponde ao local onde vive o hospedeiro, e também seus parasitos (Cardon *et al.*, 2011). Fatores relacionados a história de vida do hospedeiro, tais como a dieta, tamanho do corpo, vagilidade e comportamento reprodutivo, podem influenciar os aspectos ecológicos da comunidade de parasitos (Poulin & Leung, 2011; Locke, Marcogliese & Valtonen, 2014). Parâmetros relacionados à comunidade de hospedeiros também influenciam aspectos ecológicos da comunidade parasitária. Vários estudos mostraram que a diversidade e abundância da comunidade de hospedeiros intermediários estão intimamente associadas a espécies de parasitos com complexos ciclos de vida (Herincher & Lafferty, 2005; Herincher *et al.*, 2007).

A variabilidade na diversidade e abundância de parasitos entre populações de uma espécie de hospedeiro é fortemente afetada por variáveis bióticas e abióticas (Karvonen *et al.*, 2013). Variáveis bióticas, tais como a vulnerabilidade à predação, amplitude da dieta, posição na cadeia trófica e a distribuição de hospedeiros infectados no ambiente influenciam os padrões de infecção por parasitos (Marcogliese & Cone, 1997; Takemoto *et al.*, 2005; Locke *et al.*, 2014). Por outro lado, variáveis abióticas afetam as variáveis bióticas, e a interação entre ambas de fato influencia a estrutura da comunidade de parasitos (Anderson & Sukhdeo, 2010). Variáveis abióticas da água ligadas ao ciclo hidrológico dos sistemas rio-planície de inundação, tais como a temperatura, pH, fluxo da água, oxigênio dissolvido, oscilação do nível hidrométrico, entre outras, são alguns aspectos que afetam a comunidade de parasitos (Marcogliese, 2001; Lizama, Takemoto & Pavanelli, 2006; Pavanelli *et al.*, 2004; Karvonen *et al.*, 2013).

Os sistemas rio-planície de inundação são ecossistemas complexos e frágeis, os quais ocupam grandes áreas, e apresentam alta diversidade de espécies devido a heterogeneidade de ambientes (Neiff, 2001). A estrutura e a dinâmica desses ecossistemas são mantidas principalmente pela oscilação do nível hidrométrico (Junk, Bayley & Sparks, 1989; Neiff, 1990). Nesses ecossistemas os ambientes são isolados uns dos outros e do rio principal durante o período de águas baixas. Por sua vez, as inundações conectam os ambientes, aumentando a similaridade dos processos ecológicos e das comunidades biológicas no período de águas altas (Thomaz *et al.*, 2007). A oscilação do nível

hidrométrico pode alterar as características dos ambientes, as quais afetam a dinâmica das populações de peixes, bem como suas condições biológicas, e assim podem influenciar a estrutura e composição da parasitofauna (Takemoto *et al.*, 2009). Na planície de inundação do alto rio Paraná, o conhecimento sobre os efeitos da oscilação do nível hidrométrico e outras variáveis limnológicas sobre a comunidade de parasitos é escasso. Os primeiros estudos que apontaram a importância destes fatores na estrutura da comunidade de parasitos são descritivos e não testaram com métodos estatísticos a predição de que variáveis limnológicas afetam a estrutura da comunidade de parasitos (Machado, Pavanelli & Takemoto, 1995; Pavanelli *et al.*, 2004; Lizama *et al.*, 2006).

Neste estudo foi investigada a contribuição relativa das variáveis limnológicas associadas ao nível hidrométrico na estrutura da comunidade de parasitos do Tetra olho-de-fogo, *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009, em ambientes semi-lóticos da planície de inundação do alto rio Paraná, um sistema tropical de grande importância na América do Sul (Hoeinghaus *et al.*, 2009). Cardumes desta espécie são comumente encontrados em ambientes lênticos e semi-lóticos associados a bancos de macrófitas, o que pode resultar em diferenças na exposição aos parasitos. O pequeno tamanho e o baixo valor comercial provavelmente são dois fatores que diminuem o interesse em estudos com peixes de pequeno porte (Shibatta & Bennemann, 2003), tornando limitado o conhecimento sobre aspectos ecológicos das comunidades de parasitos desses organismos (Eiras, Takemoto & Pavanelli, 2010). No entanto, o estudo parasitológico de peixes de pequeno tamanho é especialmente importante porque no ciclo de vida dos parasitos eles podem atuar como hospedeiros intermediários e/ou paratênicos, já que servem de alimento para outras espécies de peixes e diversos grupos de animais, que são considerados hospedeiros definitivos (Luque & Poulin, 2004).

Com isso, os objetivos deste estudo foram investigar (i) os níveis de infecção/infestação parasitária nas populações do hospedeiro na planície de inundação do alto rio Paraná, e (ii) a contribuição relativa das variáveis limnológicas associadas ao nível hidrométrico na variação da abundância da comunidade parasitária em seus ambientes semi-lóticos. Com base nessas informações foi testada a hipótese de que as variáveis limnológicas associadas ao nível hidrométrico afetam a estrutura da comunidade de parasitos de *M. forestii* na planície de inundação do alto rio Paraná. É esperado que as variáveis limnológicas (ex. pH, condutividade, oxigênio, temperatura) associadas a oscilação do nível hidrométrico nos ambientes estudados afetem a dinâmica das populações de *M. forestii*, influenciando a distribuição da abundância das espécies de

parasitos. De modo geral, as alterações nas variáveis limnológicas alteram os processos fisiológicos e comportamentais dos peixes, influenciando diretamente na distribuição espacial desses organismos. Conseqüentemente, a fauna parasitária associada às populações de hospedeiros é direta e indiretamente afetada pela dinâmica da ictiofauna.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Caracterização da área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná (PIARP) está localizada entre a foz dos rios Paranapanema e Ivinheima, incluindo o canal principal dos rios Paraná, Baía e Ivinheima, lagoas conectadas ou desconectadas nesses rios, canais secundários (Souza-Filho, 2009; Suzuki *et al.*, 2009). Originalmente, o sistema rio-planície de inundação do alto Paraná era de 480 km de extensão, entre os municípios de Três Lagoas, no estado de Mato Grosso do Sul, e Guaíra, no estado do Paraná. No entanto, metade desta área foi subtraída pelo enchimento do reservatório Sérgio Motta (conhecido por Porto Primavera) (Suzuki *et al.*, 2009). Atualmente, o sistema rio-planície de inundação do alto rio Paraná é de 230 km de extensão (entre o Sérgio Motta e o reservatório de Itaipu), e representa o último trecho lótico do rio Paraná exclusivamente dentro do território brasileiro (Souza-Filho, 2009).

Esse ecossistema único apresenta grande variedade de ambientes incluindo corpos de água lóticos, lênticos e semi-lóticos, várzeas, e outros tipos de ambientes completamente cobertos por vegetação aquática (Thomaz *et al.*, 2004a; Roberto, Santana & Thomaz, 2009). Essa diversidade de ambientes associada à presença de macrófitas aquáticas suporta altas abundâncias de indivíduos e de espécies, devido ao seu papel como substrato de desova, refúgio contra predadores, e disponibilidade de recursos alimentares (Agostinho, Gomes & Julio Jr, 2003). Esses ambientes são conhecidos por abrigar alta riqueza de espécies de peixes, incluindo espécies sedentárias de pequeno tamanho, como *M. forestii* (Bulla *et al.*, 2011).

2.2.2 Caracterização do hospedeiro

Moenkhausia forestii (Fig. 1), conhecida popularmente como Tetra olho-de-fogo, pertence à Família Characidae, um grupo dominante entre os peixes de água doce da

América do Sul (Britski, Silimon & Lopes, 1999). A espécie habita afluentes do rio Paraguai (estado de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), do rio Baía (alto rio Paraná em Bataiporã, Mato Grosso do Sul) e rio Paraná (em Porto Rico, estado do Paraná) (Benine, Mariguela & Olivera, 2009). Os indivíduos podem alcançar um comprimento padrão máximo de 36,4 mm e são encontrados em áreas com extensa vegetação submergente e emergente. São ágeis nadadores e ocupam da região limnética (meia água) a superfície para coletar itens alimentares (Casatti, Langeani & Castro, 2001).



Fig. 1 *Moenkhausia forestii* holótipo, MZUSP 97827, sexo indeterminado. Localidade tipo: Cáceres, rio Sepotuba, estado de Mato Grosso, Brasil. Comprimento padrão: 24,0 – 36,4 mm (Benine *et al.*, 2009).

2.2.3 Desenho amostral

Foram selecionados cinco ambientes semi-lóticos denominados “ressacos”: Pau Véio (PV; 22°44’57” S, 53°15’35” O), Leopoldo (LP; 22°45’36” S, 53°16’26” O), Santa Rosa (SR; 22°46’22” S, 53°18’20” O), Manézinho (MN; 22°46’46” S, 53°21’01” O) e Bilé (BL; 22°46’16” S, 53°17’20” O) (Fig. 2). Esses ambientes têm conexão permanente com o rio Paraná (Fig. 3a-e), e são caracterizados pela baixa velocidade da água, geralmente inferior àquela da calha do rio. Os ressacos possuem sua dinâmica temporal relacionada às alterações do nível hidrométrico do rio Paraná, onde o sentido da corrente de água pode se inverter diariamente (regulação do fluxo a montante pela Usina Hidrelétrica de Porto Primavera), e principalmente no período de águas altas (Thomaz *et al.*, 2004b).

Para identificar a contribuição relativa das variáveis limnológicas na estrutura da comunidade de parasitos de *M. forestii*, o desenho amostral foi baseado na oscilação sazonal do nível hidrométrico nos ambientes semi-lóticos amostrados. Foram realizadas coletas bimestrais nos cinco ressacos entre junho de 2011 e abril de 2012, totalizando seis coletas. Assim, as realizadas em junho, agosto e outubro, compreenderam o período de águas baixas (nível hidrométrico médio = 2,76 m \pm 0,04), enquanto que dezembro, fevereiro e abril, compreenderam o período de águas altas (nível hidrométrico médio = 3,09 m \pm 0,06). Os valores de nível hidrométrico diferiram significativamente entre os períodos de águas baixas e altas ($H = 50,93$; $p < 0,0001$) (Tabela 1; Fig. 4). Em cada ambiente foram medidas as seguintes variáveis limnológicas: pH, condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), oxigênio dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) (Tabela 2) utilizando os seguintes equipamentos: Phmetro portátil Digimed DM-2P, Condutímetro portátil Digimed DM-3P e Oxímetro portátil YSI 550A. Os valores de nível hidrométrico foram obtidos no banco de dados do PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – Sítio 6; <http://www.peld.uem.br/>).

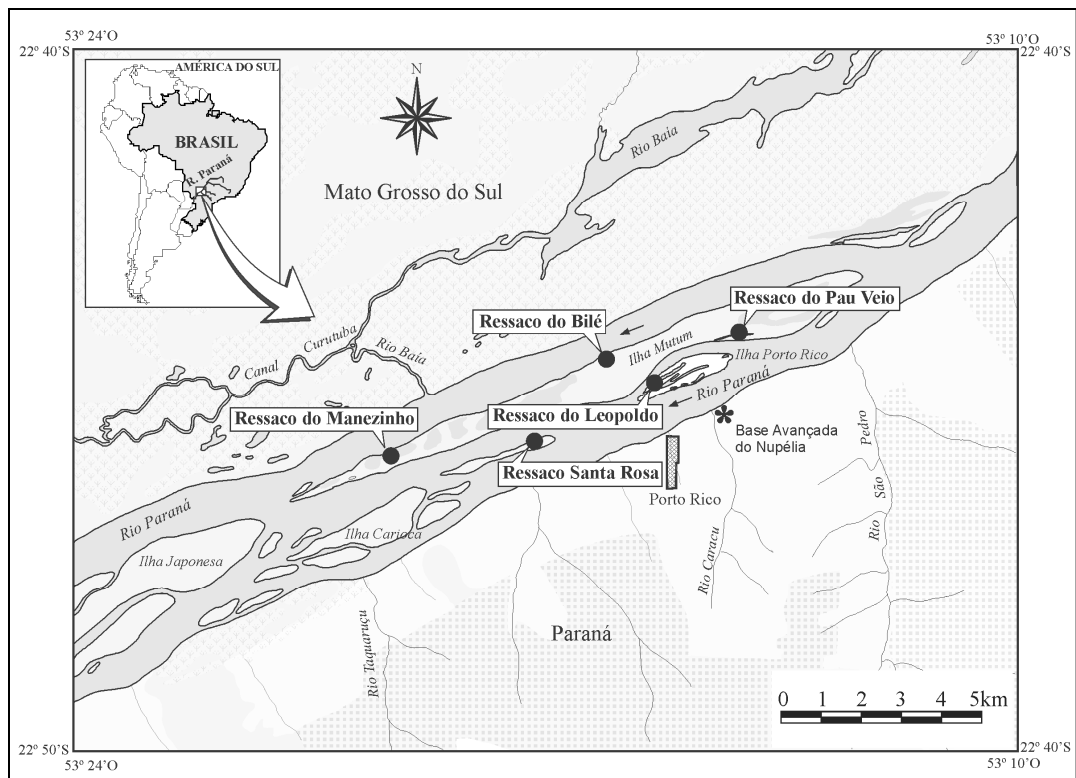


Fig. 2 Mapa do rio Paraná e sua planície de inundação. Os círculos pretos indicam a localização dos cinco ambientes amostrados.



Fig. 3 Visão geral dos ambientes semi-lóticos (ressacos) amostrados na planície de inundação do alto rio Paraná entre os estados do Paraná e Mato Grosso do Sul. Ressacos: A) Pau Véio, B) Leopoldo, C) Santa Rosa, D) Manézinho, E) Bilé.

Tabela 1 Comparações dos meses de coleta com base nos períodos de águas baixas e altas pelo método de Dunn. Em negrito: comparações dos meses com diferença significativa entre os níveis hidrométricos.

Comparações	Diferença	Q	p
Jun/11 x Ago/11	não	0,0683	ns
Jun/11 x Out/11	não	0,9418	ns
Jun/11 x Dez/11	sim	4,5582	< 0,05
Jun/11 x Fev/12	sim	3,0574	< 0,05
Jun/11 x Abr/12	sim	3,3069	< 0,05
Ago/11 x Out/11	não	1,0185	ns
Ago/11 x Dez/11	sim	4,5272	< 0,05
Ago/11 x Fev/12	sim	3,0142	< 0,05
Ago/11 x Abr/12	sim	3,2656	< 0,05
Out/11 x Dez/11	sim	5,5457	< 0,05
Out/11 x Fev/12	sim	4,0156	< 0,05
Out/11 x Abr/12	sim	4,2758	< 0,05
Dez/11 x Fev/12	não	1,4369	ns
Dez/11 x Abr/12	não	1,2243	ns
Fev/12 x Abr/12	não	0,2214	ns

Q = distribuição de probabilidade, p = probabilidade, ns = não significativo

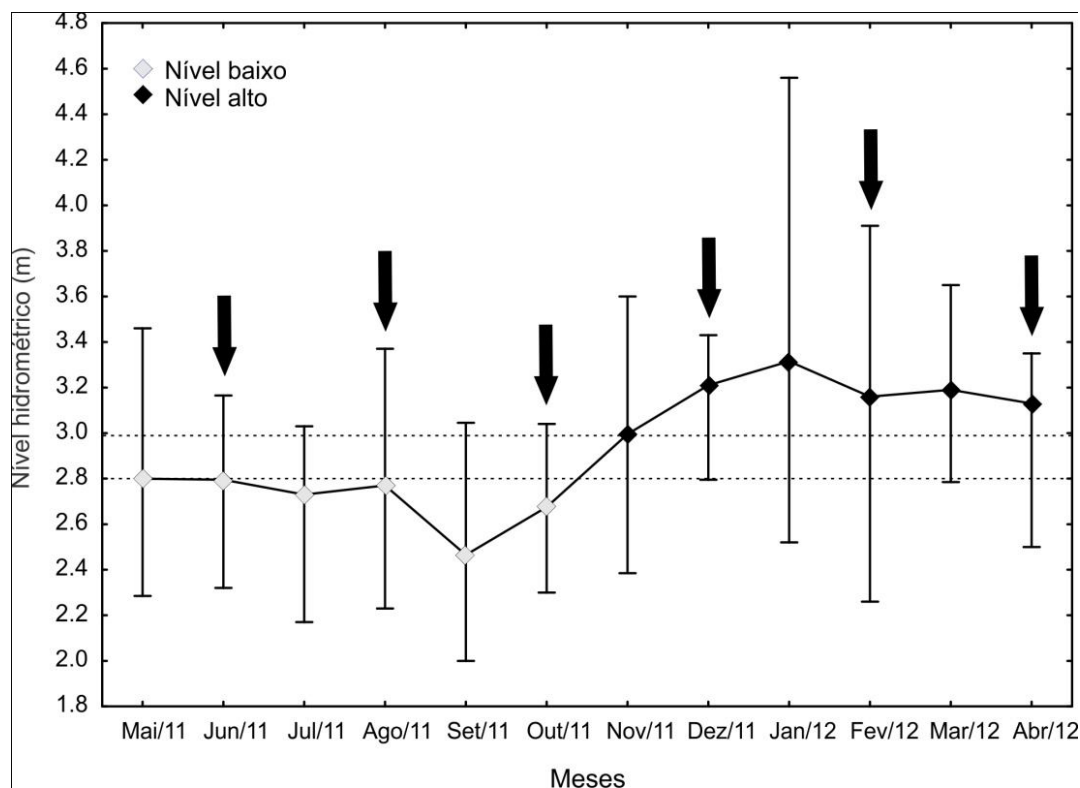


Fig. 4 Oscilação do nível hidrométrico durante o período de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná. As setas pretas indicam os meses de coleta no período de águas baixas (junho, agosto e outubro de 2011) e no período de águas altas (dezembro de 2011, fevereiro e abril de 2012). Linhas pontilhadas: diferença entre o nível hidrométrico dos períodos de águas baixas e altas.

Tabela 2 Variáveis limnológicas registradas em cinco ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná entre junho de 2011 e abril de 2012. Ambientes: PV = Pau Véio, LP = Leopoldo, SR = Santa Rosa, MN = Manézinho, BL = Bilé. Variáveis limnológicas: PH = pH, TP = temperatura, CD = condutividade, OX = oxigênio.

Nível hidrométrico	Mês de amostragem	Ambientes	Variáveis limnológicas			
			PH	TP (°C)	CD ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	OX ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)
Águas baixas	Jun / 2011	PV	6,72	17,4	53,0	6,04
		LP	6,47	18,9	56,3	6,33
		SR	6,59	24,4	65,0	5,36
		MN	6,78	22,1	57,7	7,15
		BL	6,60	23,1	64,1	6,88
	Ago / 2011	PV	5,54	16,1	52,5	7,31
		LP	5,55	14,9	55,9	7,78
		SR	5,72	14,7	72,9	3,78
		MN	6,74	22,5	57,1	5,71
		BL	5,74	15,5	55,7	7,06
	Out / 2011	PV	6,21	25,9	57,0	4,33
		LP	6,15	26,3	56,2	4,73
		SR	6,10	25,1	58,8	2,73
		MN	6,40	24,9	56,4	5,75
		BL	6,25	25,7	54,6	4,83
Águas altas	Dez / 2011	PV	6,53	29,5	62,3	5,25
		LP	6,53	28,4	56,8	4,36
		SR	6,52	26,4	69,0	5,50
		MN	6,76	27,2	56,1	5,80
		BL	6,42	28,3	56,6	4,66
	Fev / 2012	PV	6,88	31,8	91,6	5,31
		LP	6,60	31,8	74,7	8,37
		SR	7,83	29,5	57,5	6,10
		MN	7,33	30,9	65,0	5,35
		BL	6,90	33,1	87,0	3,00
Abr / 2012	PV	6,40	32,2	56,0	3,80	
	LP	6,39	31,2	52,5	5,02	
	SR	6,44	30,4	54,3	4,35	
	MN	6,41	32,6	54,2	5,95	
	BL	6,22	32,2	52,6	3,70	

Indivíduos de *Moenkhausia forestii* foram capturados em bancos de macrófitas na região litorânea dos ressacos utilizando-se peneirão (1,5 x 1 m; malha de nylon de 0,5 mm; Fig. 5) e rede de arrasto (5 m de comprimento; malha de 0,5 cm; Fig. 5) (Nakatani *et al.*, 2001). Os peixes foram acondicionados em sacos plásticos com água do ambiente e transportados ao Laboratório de Ictiopatologia da Universidade Estadual de Maringá, os quais foram mantidos em aquários.



Fig. 5 Métodos de amostragem utilizados para a coleta de espécimes de *Moenkhausia forestii* em cinco ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná entre junho de 2011 e abril de 2012. Métodos de amostragem: A) peneirão, B) rede de arrasto.

2.2.4 Coleta dos parasitos

Todos os peixes coletados foram necropsiados sob um microscópio estereoscópico e os potenciais sítios de infestação/infecção foram examinados: brânquias, superfície externa do corpo, nadadeiras, olhos, cavidade interna do corpo, músculos, gônadas, fígado, rins e aparelho digestivo. As larvas de cestóides não foram quantificadas devido ao elevado número de indivíduos. Os parasitos encontrados foram preparados de acordo com Eiras, Takemoto & Pavanelli (2006).

2.2.5 Análise dos dados

Para cada taxa de parasito a prevalência (número de hospedeiros infectados com um ou mais indivíduos de uma particular espécie de parasito dividido pelo número de hospedeiros examinados), abundância (número de indivíduos de determinado parasito em/sobre um único hospedeiro, independentemente se o hospedeiro está ou não infectado) e abundância média (número total de indivíduos de uma particular espécie de parasito em uma amostra de uma particular espécie de hospedeiro dividido pelo número total de hospedeiros examinados) foram calculados de acordo com Bush *et al.* (1997).

Métodos multivariados de particionamento da variação têm sido usados em diferentes estudos de comunidades (Borcard, Legendre & Drapeau, 1992; Anderson & Gribble, 1998; Peres-Neto *et al.*, 2006; Míguez-Lozano *et al.*, 2012). Esta abordagem permite a quantificação da influência das principais classes de variáveis (ambiental, espacial, bióticos, ou a

combinação destes) sobre a estrutura da comunidade, mas raramente tem sido aplicada a parasitos (Calvete *et al.*, 2012; Míguez-Lozano *et al.*, 2012), embora sejam excelentes modelos para o estudo de diferentes padrões de organização em diferentes escalas.

As análises multivariadas foram conduzidas com base nas infracomunidades (todos os indivíduos de todas as espécies de helmintos parasitos presentes em cada peixe), e comunidades componentes (todos os indivíduos de todas as espécies de helmintos parasitos presentes na amostra de peixes de uma estação de amostragem) (Bush *et al.*, 1997). A análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) foi aplicada usando dados de abundância transformados a raiz-quarta e baseada no índice de similaridade de Bray-Curtis para obter a ordenação da abundância dos parasitos de acordo com os fatores nível hidrométrico e ambientes. A análise de similaridade (ANOSIM) 2 way foi usada para determinar a significância de eventual padrão de agrupamento obtido pela NMDS (Clarke, 1993). Em seguida, a análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) foi aplicada para identificar os taxa de parasitos que mais contribuíram para a dissimilaridade média entre os fatores nível hidrométrico e ambientes (Clarke & Gorley, 2006).

A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) baseada no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis foi usada para determinar a resposta da variação da abundância dos parasitos aos fatores nível hidrométrico e ambientes. Para obter uma visão no tamanho relativo dos componentes de variação explicada por cada fator no modelo final da PERMANOVA, as distâncias entre os centróides dos cinco ambientes associados ao nível hidrométrico foram calculados e visualizados pela análise de componentes principais (PCA) (Anderson *et al.*, 2008). Essas análises multivariadas foram realizadas incluindo apenas os taxa de parasitos com prevalência maior que 10% (dois monogênicos, uma larva de digenético, uma larva de acantocéfalo). Esses taxa representaram 97,3% do total de parasitos coletados.

A NMDS foi aplicada para obter a ordenação das variáveis limnológicas com base nos fatores nível hidrométrico e ambientes. Em seguida, a PERMANOVA baseada na medida de Distância Euclidiana foi usada para determinar a resposta das variáveis limnológicas aos fatores nível hidrométrico e ambientes. Os valores das análises multivariadas foram obtidos pelos software PRIMER versão 6 (Clarke & Gorley, 2006) e PERMANOVA+ for PRIMER (Anderson *et al.*, 2008).

A contribuição relativa das variáveis limnológicas para explicar a variação da abundância da comunidade de parasitos, foi determinada por meio de uma análise de redundância canônica (RDA) com base em 999 permutações, utilizando o software Varcan

versão 1.0 (Peres-Neto *et al.*, 2006), e seguindo os procedimentos descritos por Legendre & Legendre (1998). A RDA permite particionar a variação explicada de uma matriz de dados de espécies entre duas fontes de variação (ambiental e espacial), já que processos espaciais podem influenciar tanto a distribuição das espécies, quanto os fatores ambientais de forma semelhante, gerando uma aparente relação espécie-ambiente (Legendre, 1993). Por meio da aplicação do particionamento da variação, é possível estimar a contribuição única de variáveis ambientais para a distribuição dos taxa independentemente de influências espaciais (Perez-Neto *et al.*, 2006). Assim, o software determina a contribuição para cada matriz de variável explanatória separadamente e para todas as variáveis explanatórias juntas como uma matriz regressora. Este último representa um teste de relacionamento global entre todas as matrizes de variáveis explanatórias e a matriz de variável resposta (Perez-Neto *et al.*, 2006).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Parâmetros parasitológicos e descrição da comunidade

Um total de 600 peixes foi examinado, e destes, 379 (63%) indivíduos foram coletados no período de águas baixas e 221 (37%) no período de águas altas (Tabela 3). Dos 600 peixes examinados, 511 (85%) estavam parasitados ao menos por um táxon de parasito. Dezesete taxa foram encontradas parasitando *M. forestii*. Estes parasitos incluíram quatro taxa de Monogenea, cinco taxa de Digenea, dois taxa de Cestoda, quatro taxa de Nematoda, um táxon de Acanthocephala, e um de Crustacea (Tabela 3).

Onze dos 17 taxa ocorreram como adultos, enquanto seis foram larvas. Sete taxa parasitaram as brânquias dos peixes, seis taxa infectaram o mesentério e outros quatro taxa ocorreram no intestino. Um total de 5939 parasitos foi coletado nos indivíduos de *M. forestii*. Deste total, 4432 (74,6%) parasitos corresponderam a estágios larvais, enquanto outros 1507 (25,4%) parasitos ocorreram como adultos (1478 ecto- e 29 endoparasitos). A larva mais abundante foi a do digenético *Ascocotyle* sp. com 87% do total de indivíduos em estágio larval. O monogenético *Jainus hexops* foi o mais abundante com 83% do total de parasitos adultos (Tabela 3).

A prevalência e a abundância dos taxa de parasitos variaram entre os ambientes (Tabela 3). Todos os taxa de monogenéticos foram predominantes no período de águas baixas, com maiores valores de prevalência e abundância de *J. hexops*. *Quadrigyryrus* sp. ocorreu em

ambos os períodos, com maiores valores de prevalência e abundância no período de águas baixas. *Ascocotyle* sp. também ocorreu em ambos os períodos, com maiores valores de prevalência e abundância na águas altas. Digenea gen. sp (larva) e *Contracaecum* sp. larva tipo 1 apresentaram distribuição homogênea dos valores de prevalência e abundância entre os períodos de águas baixas e altas. Nove taxa foram pouco representativos quanto a prevalência e abundância (Tabela 3).

Tabela 3 Parasitos de *Moenkhausia forestii* registrados em cinco ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná entre junho de 2011 e abril de 2012. Números entre parênteses representam a quantidade de peixes analisados. Para cada táxon de parasito foram calculados a prevalência (%), abundância [N] e abundância média \pm DP. Ambientes: PV = Pau Véio, LP = Leopoldo, SR = Santa Rosa, MN = Manézinho, BL = Bilé. Nível hidrométrico: AB = águas baixas, AA = água altas. Ni = número total de indivíduos por táxon.

Taxa de parasitos	Sítios de infestação/infecção	PV (54)		LP (57)		SR (90)		MN (150)		BL (249)		Ni
		AB (39)	AA (15)	AB (51)	AA (6)	AB (90)	AA (00)	AB (53)	AA (97)	AB (146)	AA (103)	
Monogenea												
<i>Jainus hexops</i>	Brânquias	48,7 % [127] 3,26 \pm 4,06	-	47,1 % [216] 4,23 \pm 8,55	-	14,4 % [100] 1,11 \pm 5,32	-	-	28,9 % [143] 1,47 \pm 4,22	13,7 % [660] 4,52 \pm 22,24	1,97 % [4] 0,04 \pm 0,31	1250
<i>Characitecium costaricensis</i>	Brânquias	28,2 % [67] 1,72 \pm 4,59	-	29,4 % [49] 0,96 \pm 2,78	-	8,89 % [45] 0,50 \pm 1,86	-	-	4,12 % [10] 0,10 \pm 0,65	9,59 % [40] 0,27 \pm 1,10	-	211
Monogenea gen. sp.	Brânquias	10,26 % [11] 0,28 \pm 0,89	-	-	-	1,11 % [1] 0,01 \pm 0,10	-	-	-	2,05 % [4] 0,03 \pm 0,20	-	16
Gyrodactylidae gen. sp.	Brânquias	-	-	-	-	-	-	-	-	0,68 % [1] 0,01 \pm 0,08	-	1
Digenea												
<i>Ascocotyle</i> sp. ^L	Brânquias	20,5 % [20] 0,51 \pm 1,33	53,3 % [65] 4,33 \pm 6,47	13,7 % [35] 0,69 \pm 2,39	83,3 % [29] 4,83 \pm 4,46	63,3 % [405] 4,50 \pm 7,52	-	5,7 % [3] 0,06 \pm 0,23	82,5 % [1147] 11,8 \pm 15,16	65,1 % [763] 5,23 \pm 9,25	86,4 % [132] 12,8 \pm 14,61	3787
Digenea gen. sp. ^L	Brânquias	-	6,67 % [1] 0,07 \pm 0,26	5,88 % [4] 0,08 \pm 0,34	-	6,67 % [19] 0,21 \pm 1,09	-	5,66 % [6] 0,11 \pm 0,47	9,28 % [12] 0,12 \pm 0,44	6,16 % [13] 0,09 \pm 0,39	5,82 % [11] 0,11 \pm 0,48	66
<i>Creptotrematina</i> sp.	Intestino	-	-	-	-	3,33 % [4] 0,04 \pm 0,26	-	-	-	-	-	4
Digenea gen. sp.	Mesentério	-	-	-	-	1,11 % [1] 0,01 \pm 0,10	-	-	-	-	-	1
Didymozoidae gen. sp.	Mesentério	-	-	-	-	-	-	1,89 % [2] 0,04 \pm 0,27	-	-	-	2
Cestoda												
Proteocephalidea 1 ^L	Mesentério	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Proteocephalidea 2 ^L	Mesentério	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nematoda												
<i>Contracaecum</i> sp. ^{L1}	Mesentério	5,13 % [2] 0,05 \pm 0,22	6,67 % [1] 0,07 \pm 0,26	7,84 % [4] 0,08 \pm 0,27	-	1,11 % [1] 0,01 \pm 0,10	-	13,2 % [8] 0,15 \pm 0,41	8,25 % [9] 0,09 \pm 0,32	6,85 % [10] 0,07 \pm 0,25	9,71 % [16] 0,15 \pm 0,56	51
<i>Spyroxyx</i> sp.	Intestino	-	-	-	-	-	-	-	2,06 % [3] 0,03 \pm 0,23	-	2,91 % [4] 0,04 \pm 0,24	7
<i>Brevimulticaecum</i> sp.	Intestino	-	-	-	-	-	-	-	-	0,68 % [8] 0,05 \pm 0,66	0,97 % [1] 0,01 \pm 0,10	9
Nematoda gen. sp.	Intestino	-	-	-	-	2,22 % [2] 0,02 \pm 0,15	-	-	-	3,0 % [3] 0,02 \pm 0,25	-	5
Acanthocephala												
<i>Quadrigyrus</i> sp. ^L	Mesentério	47,5 % [27] 0,69 \pm 0,92	13,3 % [2] 0,13 \pm 0,35	45,1 % [57] 1,12 \pm 1,76	50,0 % [4] 0,67 \pm 0,82	54,4 % [101] 1,12 \pm 1,73	-	47,2 % [34] 0,45 \pm 0,92	38,1 % [49] 0,50 \pm 0,72	59,6 % [195] 1,33 \pm 1,60	28,1 % [59] 0,57 \pm 1,25	528
Crustacea												
Copepode gen. sp.	Brânquias	-	-	1,96 % [1] 0,02 \pm 0,14	-	-	-	-	-	-	-	1
Total de indivíduos		254	69	366	33	679	-	53	1373	1697	227	
Total de taxa		6	4	7	2	10	-	5	7	10	7	

^L = larva, ^{L1} = larva do tipo 1 de Moravec, Kohn e Fernandes (1993)

2.3.2 Influência das variáveis ambientais

Foi observado que a abundância dos quatro taxa de parasitos com mais de 10% de prevalência (*J. hexops*, *C. costaricensis*, *Ascocotyle* sp., *Quadrigyrus* sp.) foi influenciada pela oscilação do nível hidrométrico nos ambientes (Fig. 6). Este resultado é confirmado pela ANOSIM onde foi observada diferença significativa entre os períodos de águas baixas e altas ($R = 0,199$; $p < 0,001$) e entre os ambientes ($R = 0,135$; $p < 0,001$). *Ascocotyle* sp. (56%), *Quadrigyrus* sp. (30%) e *J. hexops* (11%) foram as espécies que mais contribuíram para a diferença da variação da abundância entre os níveis hidrométricos e os ambientes amostrados (Fig. 6).

Baixa heterogeneidade foi observada entre as infracomunidades de parasitos, com apenas 27% do total de variação sendo atribuída a diferenças na abundância das espécies de parasitos entre os hospedeiros (Tabela 4). Observou-se efeito significativo das variáveis explanatórias: nível hidrométrico, ambientes, e juntas contribuíram com 43% da variação explicada (Tabela 4). Os centróides da análise de componentes principais (PCA) indicaram que a oscilação do nível hidrométrico afetou de maneira distinta a dispersão das infracomunidades nos ambientes com a formação de dois agrupamentos. O primeiro compreendeu as infracomunidades dos ambientes LP, PV, MN no período de águas baixas. O segundo agrupamento diferiu do primeiro, sendo constituído pelas infracomunidades dos ambientes (BL, LP, MN, PV) no período de águas altas, e pelas infracomunidades de dois ambientes (BL, SR) no período de águas baixas (Fig. 7).

Por meio da NMDS foi observado que a dinâmica das variáveis limnológicas foi influenciada pela oscilação do nível hidrométrico (Fig. 8). Este resultado é confirmado pela PERMANOVA que revelou valor significativo apenas para os componentes de variação do fator nível hidrométrico (Tabela 5). Considerando as variáveis limnológicas, o maior percentual de explicação da variação na abundância das espécies de parasitos foi associada a temperatura (44%), seguida pela condutividade (16%), pH (5%) e O_2 dissolvido (1%).

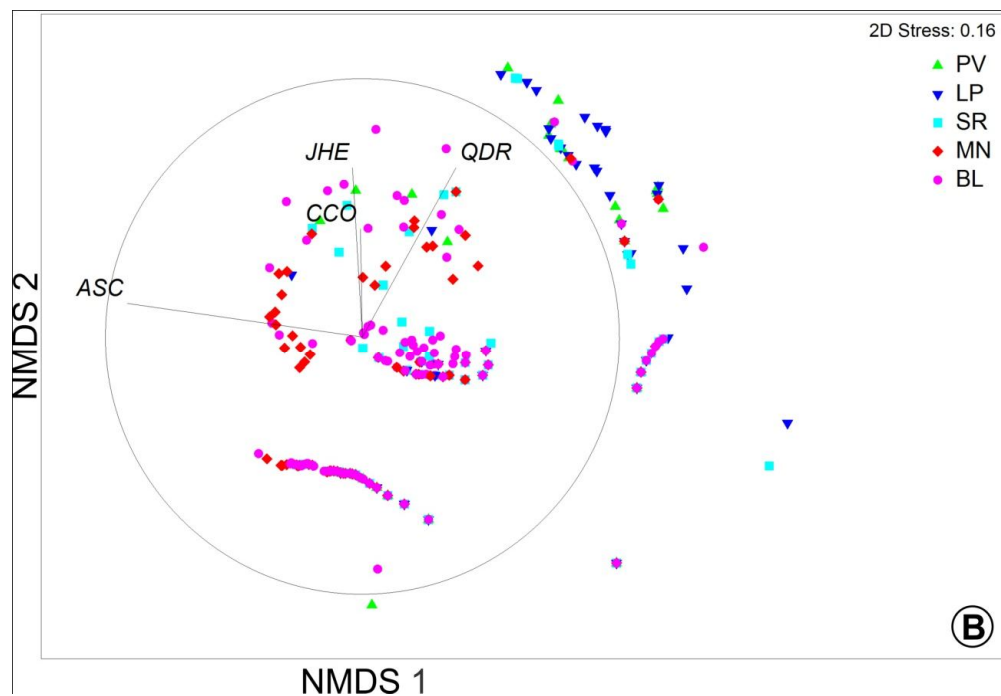
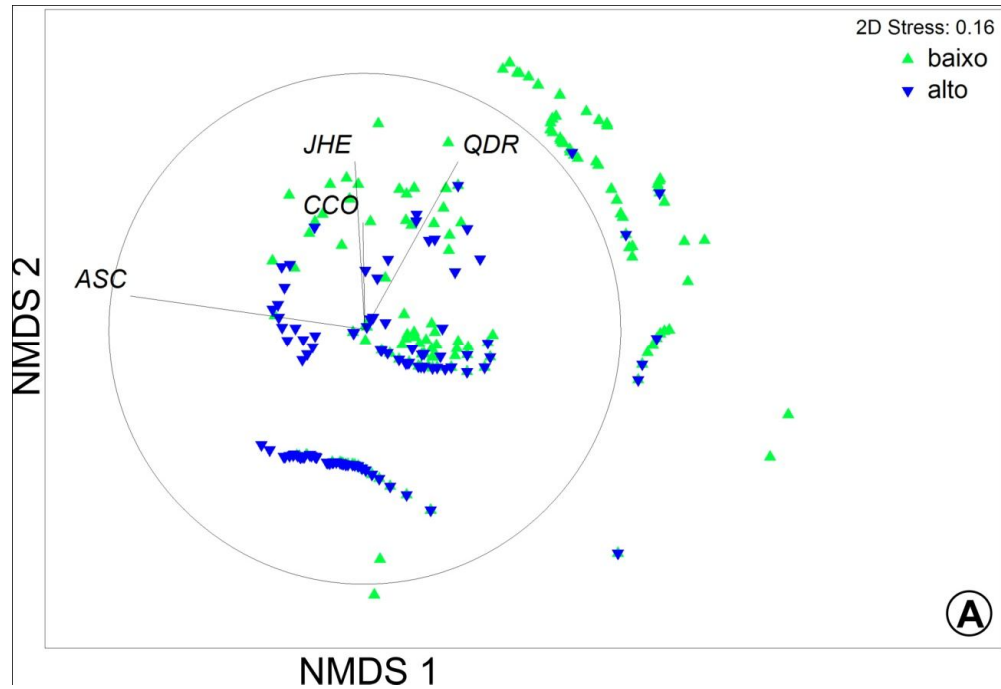


Fig. 6 Análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS) da abundância dos quatro taxa de parasitos de *Moenkhausia forestii* com mais de 10% de prevalência com base nos fatores A) nível hidrométrico e B) ambientes. Os vetores dentro do círculo representam a correlação de Spearman das abundâncias das espécies de parasitos com os eixos da NMDS. Taxa: JHE = *Jainus hexops*, CCO = *Characitecium costaricensis*, ASC = *Ascocotyle* sp., QDR = *Quadrigyrus* sp. Ambientes: PV = Pau Véio, LP = Leopoldo, SR = Santa Rosa, MN = Manézinho, BL = Bilé.

Tabela 4 Fatores que explicam a variação na abundância de quatro taxa de parasitos de *Moenkhausia forestii* na planície de inundação do alto rio Paraná, reveladas pela análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) baseada no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis da matriz de abundância transformada a raiz-quarta. p = probabilidade. Em negrito: valor significativo ($p < 0,05$).

Efeitos	PERMANOVA		
	Pseudo- <i>F</i>	Componentes de variação (%)	p
Nível hidrométrico (NH)	45,1	18,3	0,001
Ambientes (AM)	12,7	10,0	0,001
NH x AM	13,2	14,4	0,001
Resíduo	-	27,3	-

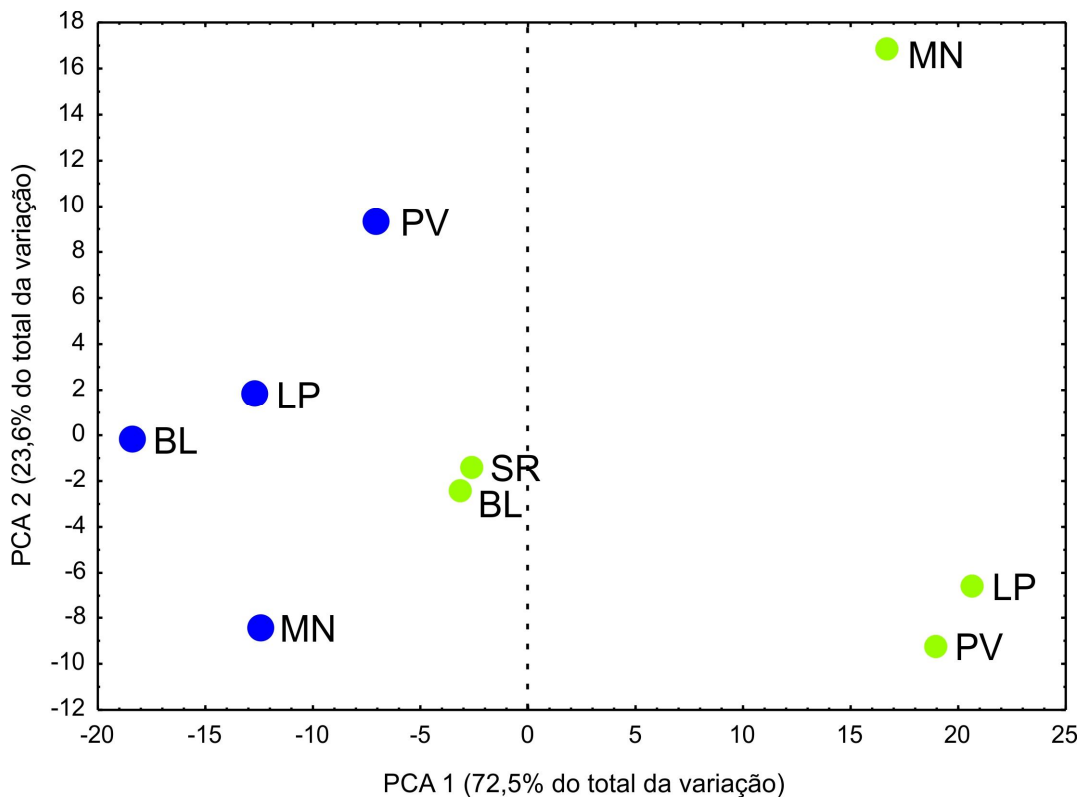


Fig. 7 Análise de componentes principais dos centróides definidas dos dados de abundância das quatro espécies de parasitos de *Moenkhausia forestii* com prevalência maior que 10%. Nível hidrométrico: círculos azuis = águas altas, círculos verdes = águas baixas. Ambientes: PV = Pau Véio, LP = Leopoldo, SR = Santa Rosa, MN = Manézinho, BL = Bilé.

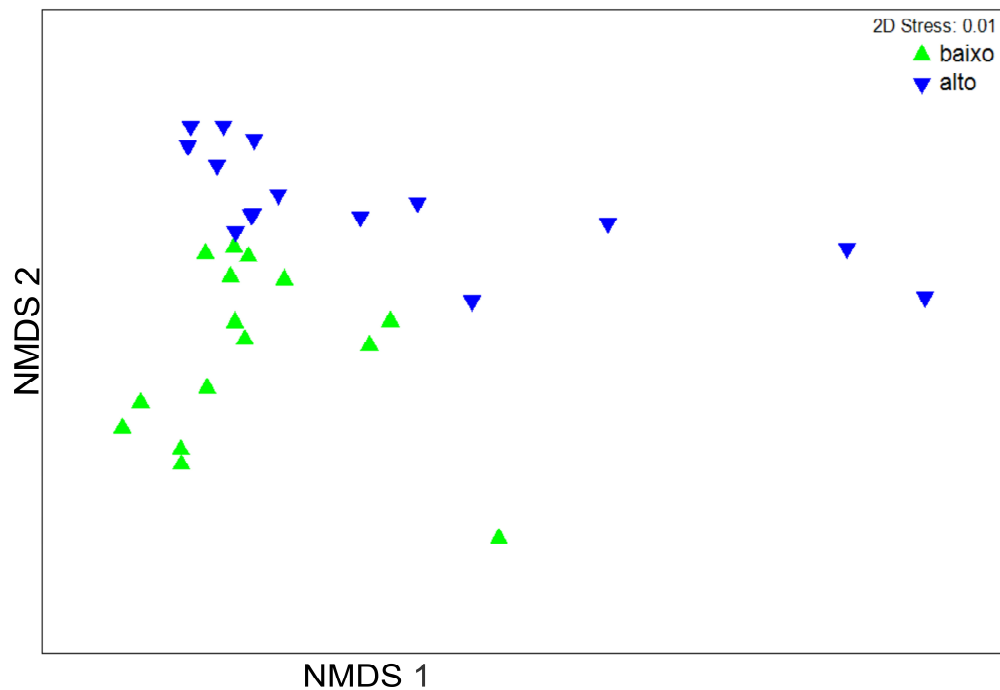


Fig. 8 Análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) com base na influência do nível hidrométrico sobre a dinâmica das variáveis limnológicas registradas em cinco ambientes semi-lóticos da planície de inundação do alto rio Paraná entre junho 2011 e abril de 2012.

Tabela 5 Influência do nível hidrométrico sobre a dinâmica das variáveis limnológicas em cinco ambientes semi-lóticos da planície de inundação do alto rio Paraná, reveladas pela análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) com base na medida de Distância Euclidiana. p = probabilidade. Em negrito: valor significativo ($p < 0,05$).

Efeitos	PERMANOVA		
	Pseudo- <i>F</i>	Componentes de variação (%)	p
Nível hidrométrico (NH)	6,8	6,8	0,006
Ambientes (AM)	0,3	3,7	0,937
NH x AM	0,8	2,6	0,563
Resíduo	-	10,9	-

2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 Parâmetros parasitológicos e descrição da comunidade

A fauna parasitária de peixes de pequeno porte é pouco estudada na PIARP. Para as espécies de *Moenkhausia* encontradas nesse ecossistema, é conhecida somente a ocorrência de digenéticos e copépodes em *M. intermedia* e do monogenético, *J. hexops* em *M. sanctaefilomenae* (Takemoto *et al.*, 2009).

A dieta de *M. forestii* é composta por uma ampla variedade de itens alimentares, principalmente invertebrados (Hahn, Fugi & Andrian, 2004; Tófoli *et al.*, 2010), os quais podem servir como hospedeiro intermediário. Em contraste, esse pequeno peixe serve de alimento para outras espécies de peixes e diversos grupos de animais na PIARP (Hahn *et al.*, 2004). Em uma meta-análise de estudos sobre endoparasitos de peixes marinhos e dulcícolas, Poulin & Leung (2011) evidenciaram que o comprimento do corpo é o melhor preditor da proporção de parasitos que ocorrem como estágios larvais em peixes, mas que o nível trófico explica, em partes, essa proporção. Em um estudo recente, Locke *et al.* (2014) encontraram que a vulnerabilidade à predação e a amplitude da dieta predizem a proporção de larvas e adultos de parasitos em peixes marinhos e dulcícolas. A alta diversidade de predadores (alta vulnerabilidade a predação) reflete a adaptação convergente de parasitos ancestrais em utilizar como hospedeiros intermediários espécies vulneráveis a predação como *M. forestii* (Luque & Poulin 2004; Benesh, Chubb & Parker, 2011). Peixes de pequeno tamanho com alta vulnerabilidade à predação, tendem a apresentar maior proporção de parasitos em estágio larval do que indivíduos adultos (Poulin & Leung, 2011). Entretanto, a igual proporção do número de espécies de parasitos como larvas e adultos encontradas em *M. forestii* pode ser porque a diversidade de presas infectadas consumidas por este hospedeiro afeta a diversidade absoluta de ambos os grupos, os quais são transmitidos troficamente para este hospedeiro (Locke *et al.*, 2014). Assim, *M. forestii* pode ser considerada hospedeiro intermediário para algumas espécies de endoparasitos, enquanto que para outras espécies, hospedeiro definitivo.

Os altos valores de prevalência e abundância de monogenéticos em *M. forestii* no período de águas baixas podem ser atribuídos a dois fatores não mutuamente exclusivos e associados a fisiologia e distribuição do hospedeiro no ambiente: 1) o

comprometimento das respostas imunes devido a variação ambiental, e 2) a alta densidade de indivíduos. Peixes que buscam refúgio e alimento nos ambientes lênticos e semi-lênticos da PIARP estão sujeitos a flutuações sazonais e diárias nas características limnológicas da água devido ao ciclo hidrológico, e também pela regulação do fluxo a montante pela UHE Porto Primavera (Agostinho *et al.*, 2000; Okada *et al.*, 2003). Essas flutuações geram um grande estresse, comprometendo as respostas imunes dos hospedeiros (Mackenzie *et al.*, 1995). A maior densidade de hospedeiros nas águas baixas, associada ao ciclo direto dos monogenéticos, favorecem o aumento da infestação desses parasitos, os quais encontram facilidade para completar seus ciclos de vida (Pavanelli, Eiras & Takemoto, 2008).

Espécies de endoparasitos requerem ao menos um hospedeiro intermediário invertebrado, sendo que os peixes podem atuar como segundo hospedeiro intermediário ou paratênico em seus ciclos de vida (Pavanelli *et al.*, 2004). Digenéticos tipicamente requerem moluscos e juvenis de insetos aquáticos, enquanto acantocéfalos, nematóides e cestóides geralmente usam crustáceos como hospedeiros intermediários (Hernandez, Bunnell & Sukhdeo, 2007). A infecção do hospedeiro por larvas de endoparasitos envolveria duas vias de transmissão, a ativa e a passiva. Na via ativa, a transmissão ocorre por penetração ativa das larvas através da pele do hospedeiro, como no caso de digenéticos que utilizam os peixes como segundo hospedeiro intermediário. Na via passiva, a transmissão ocorre por predação do primeiro hospedeiro intermediário pelos peixes, os quais são necessários para a conclusão bem sucedida do ciclo de vida de cada parasito (Hernandez *et al.*, 2007). Anderson & Sukhdeo (2010) demonstraram que a presença de três espécies de endoparasitos que ocorrem no killifish, *Fundulus heteroclitus*, é resultado de uma diversa comunidade de invertebratos bentônicos que habitam esse ecossistema aquático. A maior riqueza de endoparasitos registrados em *M. forestii* pode ser um reflexo da diversidade de invertebrados benthônicos e zooplânctônicos encontrados na PIARP (Takeda & Fujita, 2004; Lansac-Tôha *et al.*, 2009), os quais podem servir como primeiro hospedeiro intermediário das espécies de endoparasitos (Pavanelli *et al.*, 2004).

Os maiores índices parasitários de *Ascocotyle* sp. nas águas altas parece refletir o efeito da sazonalidade das variáveis limnológicas sobre a dinâmica populacional deste digenético e seus hospedeiros intermediários. Estudos têm demonstrado que a temperatura influencia a biologia populacional dos trematódeos pela indução de

mudanças sazonais na abundância e no comportamento dos hospedeiros, longevidade e infectividade dos estágios larvais e na taxa de desenvolvimento dos estágios larvais e dos adultos (Dias *et al.*, 2003). Em estudo realizado em três ambientes lênticos na PIARP, Souza *et al.* (2008) encontraram correlação significativa entre a temperatura da água e a abundância de moluscos, sugerindo que a infecção de moluscos jovens por miracídios ocorre nos meses de altas temperaturas (novembro a fevereiro) os quais correspondem ao período de águas altas nesse ecossistema. Assim, a alta infestação de *M. forestii* por *Ascocotyle* sp. pode ser um reflexo da alta intensidade de infecção desse hospedeiro por cercárias durante o período de águas altas, ou também, o acúmulo de metacercárias ao longo da vida dos peixes (Kohn *et al.*, 2013). Em contraste, a alta prevalência e abundância de larvas de *Quadrigyrus* sp. pode estar relacionada a alta densidade do primeiro hospedeiro intermediário (microcrustáceos) encontrada durante o período de águas baixas (Choueri, Bonecker & Dias, 2005). A dinâmica populacional de microcrustáceos em ambientes da PIARP é resultado das variações ambientais e também indicam a disponibilidade desses organismos como recurso alimentar para os níveis tróficos superiores, como invertebrados e vertebrados (Esteves, 1998). A alta densidade desses microcrustáceos nas águas baixas pode favorecer a transmissão das larvas acantela (estádio larval de Acanthocephala) por aumentar a predação de indivíduos infectados por hospedeiros intermediários apropriados, ou hospedeiros paratênicos, como é o caso de *M. forestii* (Santos, Machado & Santos, 2013).

2.4.2 Influência das variáveis ambientais

Vários estudos tem demonstrado que a oscilação sazonal do nível hidrométrico é a principal força que dirige a dinâmica das variáveis abióticas e os processos bióticos na PIARP (Agostinho *et al.*, 2000; Thomaz *et al.*, 2004b, 2007). De modo geral, ela influencia diretamente a profundidade e velocidade da água, o grau de conectividade e o efeito dos tributários locais, os quais regulam os processos físicos, químicos e biológicos (Thomaz *et al.*, 2004b, 2007). Claramente, a oscilação do nível hidrométrico é direta e indiretamente associada a variação dos parâmetros parasitológicos das infracomunidades e comunidades componentes, já que ela afeta a ocorrência e a distribuição dos hospedeiros nos ambientes. Estudos prévios realizados na PIARP obtiveram diferentes resultados quanto a influência do nível hidrométrico e variáveis

limnológicas sobre a comunidade de parasitos. Pavanelli *et al.* (2004) observaram padrão temporal na prevalência de ectoparasitos no período de seca (águas baixas) e baixas temperaturas. Machado *et al.* (1995) encontraram altos valores de intensidade média de algumas espécies de endoparasitos de *Pseudoplatystoma corruscans* e *Schizodon borelli* no período de águas altas. Lizama *et al.* (2006) estudaram a influência dos padrões sazonais e ambientais sobre os parasitos de *Prochilodus lineatus*, e encontraram correlação positiva entre o nível hidrométrico e a abundância do digenético, *Tylodelphis* sp.

Os resultados confirmaram que a oscilação do nível hidrométrico afetou a variação da abundância dos quatro taxa de parasitos nos ambientes amostrados. O padrão observado reflete a influência de processos locais e regionais na estruturação das comunidades biológicas na PIARP (Agostinho *et al.*, 2000; Thomaz *et al.*, 2007). Em outras palavras, a diminuição do nível hidrométrico reduz a conectividade entre os ambientes com características hidrológicas distintas (ex. variáveis abióticas), e como resultado de processos locais (ex. influência de tributários nas variáveis abióticas locais) que agem em diferentes intensidades, as populações de peixes tendem a ser menos similares entre os ambientes (Rodríguez & Lewis Jr., 1994). Por outro lado, o aumento do nível hidrométrico aumenta a conectividade entre os ambientes com características hidrológicas distintas e, como resultado, as populações de peixes tendem a ser mais similares entre os ambientes (Rodríguez & Lewis Jr., 1994). Assim, devido a íntima relação dos parasitos com seus hospedeiros, a comunidade parasitária de *M. forestii* tendeu a apresentar o mesmo padrão de estruturação observada para outras comunidades biológicas da PIARP.

A variação sazonal da temperatura afeta a dinâmica populacional das espécies de parasitos, influenciando diretamente as taxas de estabelecimento e desenvolvimento, a liberação dos estágios larvais, e a transmissão entre hospedeiros (Koskivaara, Valtonen & Prost, 1991; Wharton, 1999; Karvonen *et al.*, 2013). Além disso, variações térmicas tornam os peixes mais susceptíveis a infestação/infecção por parasitos (Pavanelli *et al.* 2004). Embora a maior porcentagem de explicação da variação da abundância tenha sido associada a temperatura, esta variável não pode ser considerada a explicação completa, porque outras variáveis limnológicas analisadas neste estudo (pH, O₂ dissolvido e condutividade), também contribuíram para o percentual de explicação. Todas essas variáveis podem afetar a dinâmica parasito-hospedeiro.

A presença ou ausência de parasitos em populações de hospedeiros é o resultado de um complexo de variáveis, algumas bióticas e outras abióticas, as quais podem afetar negativa ou positivamente a diversidade e abundância dos parasitos (Anderson & Sukhdeo, 2010). Por exemplo, o pH contribuiu para o declínio de espécies de digenéticos em locais mais acidificados como constatado por (Marcogliese & Cone, 1996), porque caramujos utilizados como hospedeiro intermediários são susceptíveis a acidez. O aumento da condutividade pode impedir o aumento da infestação de *Ichthyophthirius multifiliis*, enquanto que a redução de oxigênio dissolvido na água, associado com a adição de fertilizante orgânico, favorece a reprodução de *Trichodina* (Garcia *et al.*, 2009).

2.4.3 Considerações finais

A oscilação do nível hidrométrico é a principal força que afeta os processos abióticos, e a estrutura e dinâmica das comunidades bióticas na PIARP. A hipótese deste estudo foi confirmada pelos resultados, os quais revelaram que a estrutura da comunidade parasitária é afetada pela dinâmica das variáveis limnológicas nos ambientes estudados, em resposta oscilação do nível hidrométrico. De modo geral, as variáveis limnológicas, principalmente a temperatura, afetam os processos biológicos e a distribuição de hospedeiros nos ambientes, influenciando a abundância das espécies de parasitos de *M. forestii*. Assim, processos em escala regional (oscilação do nível hidrométrico) e local (dinâmica das variáveis limnológicas) devem ser considerados para explicar a estruturação das comunidades de parasitos de peixes. Neste contexto, é importante enfatizar a necessidade de estudos futuros em longo prazo que considerem diferentes ambientes da PIARP, a fim de verificar se o padrão observado neste estudo se mantém em outras espécies hospedeiras entre os níveis hidrométricos.

REFERÊNCIAS

- Anderson M.J. & Gribble N.A. (1998) Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Austral Ecology*, **23**, 158-167.

- Anderson T.K. & Sukhdeo M.V.K. (2010) Abiotic versus biotic hierarchies in the assembly of parasite populations. *Parasitology*, **137**, 743-754.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Minte-Vera, C.V. & Winemiller K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Biodiversity in Wetlands: assessment, function and conservation (Eds Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A.), pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.
- Agostinho A.A., Gomes L.C. & Julio Jr. H.F. (2003) Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In: *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas* (Eds Thomaz S.M. & Bini L.M.), pp. 261-279. EDUEM, Maringá.
- Benesh D.P., Chubb J.C. & Parker G.A. (2011) Exploitation of the same trophic link favors convergence of larval life-history strategies in complex life cycle helminths. *Evolution*, **65**, 2286-2299.
- Benine R.C., Mariguela T.C. & Oliveira C. (2009) New species of *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) with comments on the *Moenkhausia oligolepis* species complex. *Neotropical Ichthyology*, **7**, 161-168.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Britski H.A., Silimon K.Z. & Lopes B.S. (1999) *Peixes do Pantanal: Manual de identificação*. Embrapa, Brasília.
- Bulla C.K., Gomes L.C., Miranda L.E. & Agostinho A.A. (2011) The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 403-409.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. & Shostak A.W. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. *Journal of Parasitology*, **83**, 575-583.
- Calvete C., Calavia R., Ferrer L.M., Ramos J.J., Lacasta D. & Uriarte J. (2012) Management and environmental factors related to benzimidazole resistance in sheep nematodes in northeast Spain. *Veterinary Parasitology*, **184**, 193-203.
- Cardon M., Loot G., Grenouillet G. & Blanchet S. (2011) Host characteristics and environmental factors differentially drive the burden and pathogenicity of an ectoparasite: a multilevel causal analysis. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 657-667
- Casatti L., Langeani F. & Castro R.M.C. (2001) Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná. *Biota Neotropica*, **1**, 1-15.

- Choueri R.B., Bonecker C.C. & Dias J.D. 2005. Spatial and temporal density variation of microcrustacean assemblages in different systems of the upper Paraná River floodplain (PR/MS-Brazil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **27**, 243-250.
- Clarke K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**, 117-143.
- Clarke K.R. & Gorley R.N. (2006) *PRIMER v6: User manual/tutorial*. PRIMER-E, United Kingdom, Plymouth.
- Dias M.L.G.G., Eiras J.C., Machado M.H., Souza G.T.R. & Pavanelli G.C. (2003) The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi 1814 (Digenea, Clinostomidae) at the floodplain of the high Paraná river, Brazil. *Parasitology Research*, **89**, 506-508.
- Eiras, J.C., Takemoto R.M. & Pavanelli G.C. (2006) Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes. 2ªed., EDUEM, Maringá.
- Eiras J.C., Takemoto R.M. & Pavanelli G.C. (2010) *Diversidade dos parasitas de peixes de água doce do Brasil*. 1ªed., Clichetec, Maringá.
- Esteves F.A. (1998) Fundamentos de Limnologia. Interciência/FINEP, Rio de Janeiro.
- Garcia F., Fujimoto R.Y., Martins M.L., & Moraes, F.R. (2009) Protozoan parasites of *Xiphophorus* spp. (Poeciliidae) and their relation with water characteristics. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, **61**, 156-162.
- Hahn N.S., Fugi R., Andrian I.F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: *The Upper Paraná River and its Floodplain* (Eds Thomaz, S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.
- Hechinger R.F. & Lafferty K.D. (2005) Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B272**, 1059-1066.
- Hechinger R.F., Lafferty K.D., Huspeni T.C., Brooks A.J. & Kuris A.M. (2007) Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia*, **151**, 82-92.
- Hernandez A.D., Bunnell J.F. & Sukhdeo M.V.K. (2007) Composition and diversity patterns in metazoan parasite communities and anthropogenic disturbance in stream ecosystems. *Parasitology*, **134**, 91-102.
- Hoeinghaus D.J., Agostinho A.A., Gomes L.C., Pelicice F.M., Okada E.K., Latini J.D., Kashiwaqui E.A. & Winemiller K.O. (2009) Effects of river impoundment on

- ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conservation Biology*, **23**, 1222-1231.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110-127.
- Karvonen A., Kristjánsson B.K., Skúlason S., Lanki M., Rellstab C. & Jokela J. (2013) Water temperature, not fish morph, determines parasite infections of sympatric Icelandic threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology and Evolution*, **3**, 1507-1517.
- Kohn A., Cohen S.C., Justo M.C.N. & Fernandes B.M.M. (2013). Digenea. In: *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil* (Orgs Pavanelli G.C, Takemoto R.M. & Eiras J.C.), pp. 301-316. EDUEM, Maringá.
- Koskivaara M., Valtonen E.T. & Prost M. (1991) Seasonal occurrence of gyrodactylid monogeneans on the roach (*Rutilus rutilus*) and variation between four lakes of differing water quality in Finland. *Aqua Fenica*, **21**, 47-55.
- Lansac-Tôha FA., Bonecker C.C., Velho L.F.M., Simões N.R., Dias J.D., Alves G.M. & Takahashi E.M. (2009) Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology*, **69**(Suppl.), 539-549.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. 2nd English ed. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Lizama M.A.P., Takemoto R.M. & Pavanelli G.C. (2006) Influence of the seasonal and environmental patterns and host reproduction on the metazoan parasites of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Prochilodontidae) of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**, 611-622.
- Locke S.A., Marcogliese D.J. & Valtonen E.T. (2014) Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. *Oecologia*, **174**, 253-262.
- Luque J.L. & Poulin R (2004) Use of fish as intermediate hosts by helminth parasites: a comparative analysis. *Acta Parasitologica*, **49**, 353-361.

- Machado M.H., Pavanelli G.C. & Takemoto R.M. (1995) Influence of the type of environment and the hidrological level variation in the endoparasitic infrapopulations of *Pseudoplatystoma corruscans* and *Schizodon borelli* (Osteichthyes) of the high river Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **12**, 961-976.
- Mackenzie K., Willians H.H., Willians B., Mcvicar A.H. & Siddal R. (1995) Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Advances in Parasitology*, **35**, 85-144.
- Marcogliese D.J. (2001) Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 1331-1352.
- Marcogliese D.J. & Cone D.K. (1996) On the distribution and abundance of eel parasites in Nova Scotia: influences of pH. *Journal of Parasitology*, **82**, 389-399.
- Marcogliese D.J. & Cone D.K. (1997) Food webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 320-325.
- Míguez-Lozano R., Pardo-Carranza T.V., Blasco-Costa I. & Balbuena J.A. (2012) Spatial structure of helminth communities in the Golden Grey Mullet, *Liza aurata* (Actinopterygii: Mugilidae), from the Western Mediterranean. *Journal of Parasitology*, **98**, 904-912
- Nakatani K., Agostinho A.A, Baumgartner G., Bialezki A., Sanches P.V., Makrakis M.C., Pavanelli C.S. (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá.
- Neiff J.J. (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Parana. *Interciencia*, **15**, 424-441.
- Neiff J.J. (2001) Diversity in some tropical wetland systems of South América. In: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* (Eds Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A.), pp. 157-186. Backhuys Publishers, Leiden.
- Okada K.O., Agostinho A.A., Petrere Jr. M. & Penczak T. (2003) Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **3**, 97-110.
- Pavanelli G.C., Machado M.H., Takemoto R.M., Guidelli G.M., Lizama M.A.P. (2004) Helminth fauna of fishes: diversity and ecological aspects. In: *The upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 309-329. Backhuis Publishers, Leiden.

- Pavanelli G.C., Eiras J.C. & Takemoto R.M. (2008) *Doenças de peixes: profilaxia, diagnóstico e tratamento*. 3ªed. EDUEM, Maringá.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Drays S. & Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614-2625.
- Poulin R. & Leung T.L.F. (2011) Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *Journal of Helminthology*, **85**, 228-233.
- Roberto, M.C., Santana, N.F. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69(Suppl.)**, 717-725.
- Rodríguez, M.A. & Lewis Jr., W.M. (1994) Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, **99**, 166-180.
- Santos C.P., Machado P.M. & Santos E.G.N. (2013). Acanthocephala. In: *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil* (Orgs Pavanelli G.C, Takemoto R.M. & Eiras J.C.), pp. 353-370. EDUEM, Maringá.
- Shibatta O.A. & Bennemann S.T. (2003) Plasticidade alimentar em *Rivulus pictus* Costa (Osteichthyes, Cyprinodontiformes, Rivulidae) de uma pequena lagoa em Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **20**, 615-618.
- Souza G.T.R., Machado M.H., Dias M.L.G.G., Yamada F.H., Pagotto, J.P. & Pavanelli G.C. (2008) Composição e sazonalidade dos moluscos do alto rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como primeiros hospedeiros intermediários de digenéticos. *Acta Scientiarum. Biological Science*, **30**, 309-314.
- Souza Filho E.E. (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69(Suppl.)**, 707-716.
- Suzuki H.I., Agostinho A.A., Bailly D., Gimenes M.F., Júlio Jr. H.F. & Gomes L.C. (2009) Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory species in the upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Brazilian Journal of Biology*, **69(Suppl.)**, 649-660.
- Takeda A.M. & Fujita D.S. (2004) Benthic Invertebrates. In: *The upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 191-208. Backhuis Publishers, Leiden.

- Takemoto, R.M., Pavanelli, G.C., Lizama M.A.P., Luque, J.L. & Poulin, R. (2005) Host density as a major determinant of endoparasite species richness in fishes of floodplain of the upper Parana River, Brazil. *Journal of Helminthology*, **79**, 75-84.
- Takemoto, R.M., Pavanelli G.C., Lizama M.A.P., Lacerda A.C.F., Yamada F.H., Moreira L.H.A., Ceschini T.L. & Bellay S. (2009) Diversity of parasites off from the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **69(Suppl.)**, 691-705.
- Thomas F., Brown S.P., Sukhdeo M. & Renaud F. (2002) Understanding parasite strategies: a state-dependent approach? *Trends in Parasitology*, **18**, 387-390.
- Thomaz S.M., Bini L.M., Pagioro T.A., Murphy K.J., Santos A.M. & Souza D.C. (2004a) Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 331-352. Backhuys Publishers, Leiden.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. & Rocha R.R.A. (2004b) Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 75-102. Backhuys Publishers, Leiden.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Tófoli R.M., Hahn N.S., Alves G.Z. & Novakowski G.C. (2010) Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho Neotropical do Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, **100**, 201-206.
- Wharton D.A. (1999) Parasites and low temperature. *Parasitology*, **119**, S7-S17.

3 ORGANIZAÇÃO DAS INFRACOMUNIDADES PARASITÁRIAS DE UM PEIXE DE PEQUENO PORTE NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ, BRASIL

Resumo

Neste estudo foi investigada a estrutura das infracomunidades parasitárias do Tetra olho-de-fogo, *Moenkhausia forestii* coletados em ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná. Foi investigada a influência da oscilação do nível hidrométrico sobre os parâmetros parasitológicos das infrapopulações. A estrutura das infracomunidades foi descrita utilizando cinco descritores: abundância média, equitabilidade média, riqueza média, diversidade média, e dominância de Simpson. Em seguida, a organização das infracomunidades foi examinada utilizando modelos nulos por meio do índice de coocorrência C-Score. Os resultados mostraram que a dinâmica das infrapopulações responde em diferentes vias a oscilação do nível hidrométrico. Foi observada a ocorrência de espécies com maior prevalência e abundância no período de águas baixas (*Jainus hexops*, *Quadrigyrus* sp.), enquanto que outras foram mais prevalentes e abundantes no período de águas altas (*Ascocotyle* sp.). A abundância média das espécies de parasitos diferiu entre os períodos de água baixas e altas, com maior dominância de *Ascocotyle* sp. em ambos os níveis hidrométricos. A estrutura da comunidade parasitária apresentou um padrão de segregação de espécies, o qual pode estar relacionado a baixa riqueza e abundância da maioria das espécies de parasitos que resulta na ausência de saturação do nicho ecológico.

Palavras chave: estrutura da comunidade, modelos nulos, *Moenkhausia forestii*, parasitos

3.1 INTRODUÇÃO

Estudos sobre a dinâmica e estrutura das comunidades parasitárias possibilitam a compreensão dos mecanismos que moldam as interações parasito-hospedeiro (Luque et al. 2013). Nesse contexto, a comunidade parasitária pode ser avaliada utilizando dois diferentes aspectos. O primeiro é a diversidade de espécies, composta por dois componentes: a riqueza (número de espécies) e a equitabilidade (uniformidade na distribuição da abundância relativa entre as espécies) (Magurran 1988; Pianka 1994). Ambos os componentes são considerados em índices de heterogeneidade utilizados em estudos sobre a diversidade parasitária (Hernandez et al. 2007). O segundo aspecto é o uso de modelos nulos, método que permite verificar os possíveis padrões reais de coocorrência, aninhamento ou agregação espacial das espécies de parasitos (Poulin 1996; Morand et al. 1999; Gotelli e Rohde 2002).

De modo geral, a estrutura da comunidade parasitária pode variar ao longo do tempo e do espaço, resultante da variação de características do hospedeiro, relações filogenéticas e características abióticas do ambiente (Poulin 2006, 2007; Locke et al. 2013). Variações sazonais nas características ambientais podem promover alterações na organização das comunidades de parasitos, estas decorrentes diretamente da ação de fatores abióticos, assim como das alterações biológicas que tais variações promovem sobre as espécies hospedeiras (Pavanelli et al. 2004). No ambiente aquático, essas variações podem favorecer o parasitismo quando contribuem para o aumento da susceptibilidade do hospedeiro e o potencial de infecção dos parasitos ou por aumentar a abundância de hospedeiros intermediários (Lafferty e Kuris 1999). Em contraste, estes fatores também podem desfavorecer o parasitismo por reduzir as populações de espécies hospedeiras parasitadas (Marcogliese e Cone 1996).

Características do hospedeiro, tais como a dieta, tamanho do corpo, vagilidade e comportamento reprodutivo (Poulin e Leung 2011; Locke et al. 2014), as quais podem ser afetadas pela variação das características abióticas do ambiente aquático (Kennedy 1993; Kennedy e Bush 1994) também podem influenciar na estrutura das comunidades parasitárias. A associação desses fatores bióticos e abióticos afeta, em diferentes caminhos, a composição, abundância, riqueza, e a prevalência das infracomunidades (Poulin 2006). Em estudo recente, Shimatzu et al. (2013) mostraram que a mudança temporal na abundância de espécies de peixes de estuário, relacionada ao uso de recursos, é o principal fator que sustenta a coexistência das espécies de peixes. Esses autores também detectaram que a variação sazonal na riqueza e equitabilidade da ictiofauna esteve ligada a disponibilidade de recursos. Por apresentar uma íntima relação com seus hospedeiros e o ambiente circundante, os parasitos de

peixes também podem contribuir para a compreensão sobre o efeito da variação das condições ambientais sobre a estrutura das comunidades (Kadlec et al. 2003).

Nos últimos anos houve um aumento no número de estudos ecológicos de parasitos de peixes de água doce no Brasil (Pavanelli et al. 2013). Entretanto, os poucos estudos relativos a variação temporal abordam somente as flutuações da prevalência e/ou abundância de algumas infrapopulações, influenciadas pela oscilação sazonal do nível hidrométrico (Machado et al. 1995; Lizama et al. 2006; Neves et al. 2013). Esta oscilação influencia a dinâmica das populações de peixes, bem como as suas condições biológicas, e desse modo, afeta a estrutura da parasitofauna (Pavanelli et al. 2004). Altos valores de infestação por espécies de monogenéticos podem ser encontrados no período de águas baixas devido à concentração de parasitos e hospedeiros, aumentando a probabilidade de infestação (Madanire-Moyo et al. 2011). Entretanto, os valores de infecção por endoparasitos podem aumentar ou diminuir conforme a variação na abundância de hospedeiros intermediários em ambos os níveis hidrométricos (Dias et al. 2003).

Neste estudo foi investigada a estrutura da comunidade de parasitos do Tetra olho-de-fogo, *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela e Oliveira (2009) coletados em ambientes semi-lóticos na planície de inundação do alto rio Paraná, com o objetivo de testar a seguinte hipótese: A estrutura da comunidade parasitária tem um padrão de organização espaço-temporal que difere daquele encontrado ao acaso. Este padrão é esperado em consequência da variação das características do ambiente e dos hospedeiros, influenciadas pela oscilação do nível hidrométrico, as quais podem gerar interações positivas (ex. facilitação) ou negativas (ex. competição) entre as espécies de parasitos.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Amostragens e preparação dos parasitos

O desenho amostral foi baseado na oscilação sazonal do nível hidrométrico, com seis coletas bimestrais realizadas entre junho de 2011 e abril de 2012. As coletas dos meses de junho, agosto e outubro de 2011 compreenderam o período de águas baixas, enquanto que dezembro, fevereiro e abril de 2012 compreenderam o período de águas altas (ver artigo 1) (Fig. 1). Os valores de nível hidrométrico foram obtidos no banco de dados do PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – Sítio 6; <http://www.peld.uem.br/>).

As coletas foram feitas em cinco ambientes semi-lóticos denominados ‘ressacos’: Pau Véio (PV; 22°44’57” S, 53°15’35” O), Leopoldo (LP; 22°45’36” S, 53°16’26” O), Santa Rosa (SR; 22°46’22” S, 53°18’20” O), Manézinho (MN; 22°46’46” S, 53°21’01” O) e Bilé (BL; 22°46’16” S, 53°17’20” O) (Fig. 2).

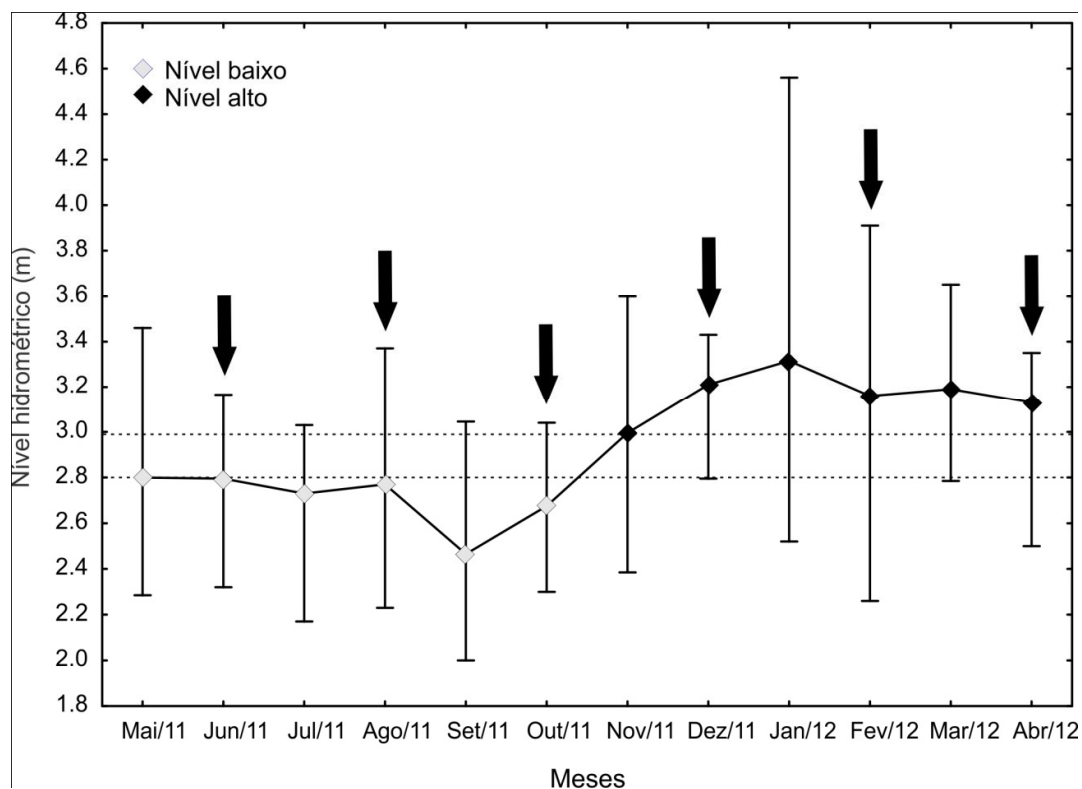


Fig 1 Oscilação do nível hidrométrico durante o período de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná. As setas pretas indicam os meses de coleta no período de águas baixas (junho, agosto e outubro de 2011) e no período de águas altas (dezembro 2011, fevereiro e abril de 2012). Linhas pontilhadas: diferença entre o nível hidrométrico dos períodos de águas baixas e altas

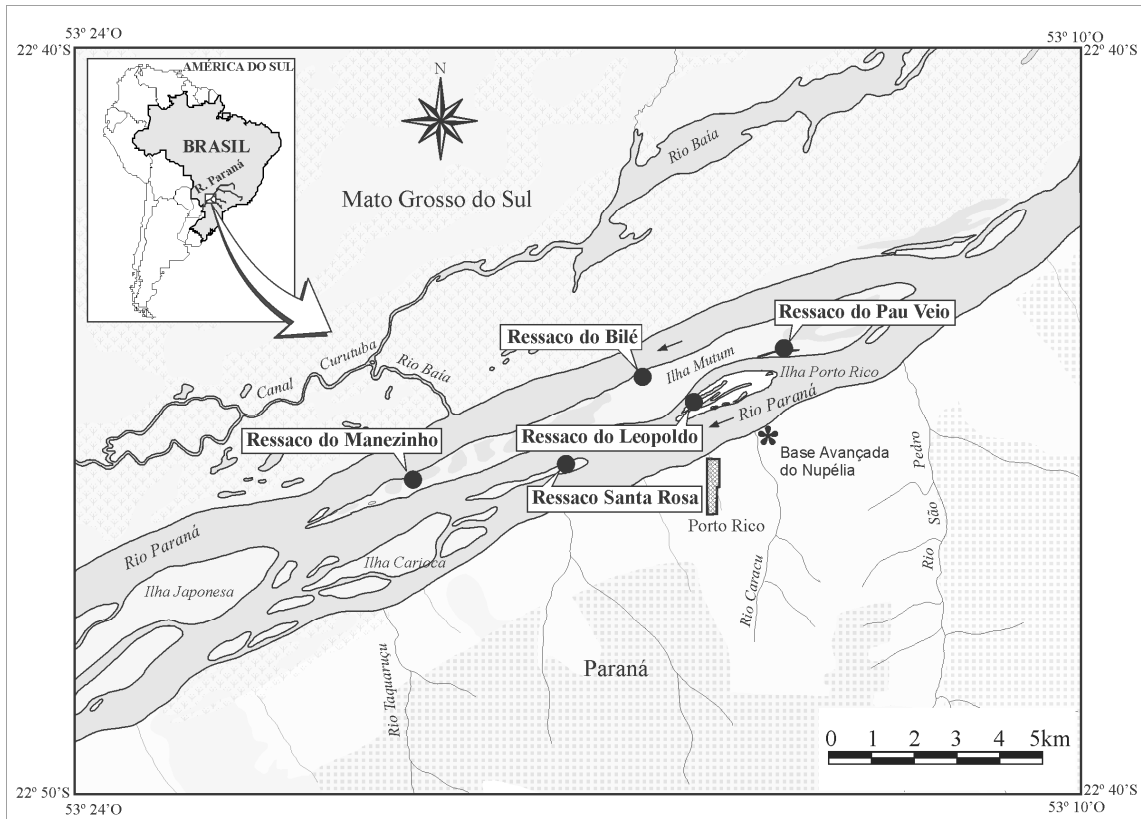


Fig. 2 Mapa do rio Paraná e sua planície de inundação. Os círculos pretos indicam a localização dos cinco ambientes amostrados (ressacos)

Seiscentos espécimes de *M. forestii* foram coletados nos ‘ressacos’, utilizando-se peneirão (1,5 x 1 m; malha de nylon de 0,5 mm) e rede de arrasto (5 m de comprimento; malha de 0,5 cm) (Nakatani et al. 2001). Deste total, 379 peixes foram coletados no período de águas baixas e 221 na águas altas. Todos os peixes coletados foram necropsiados sob microscópio estereoscópico e os potenciais sítios de infestação/infecção foram examinados: brânquias, superfície externa do corpo, nadadeiras, olhos, cavidade interna do corpo, músculos, fígado, gônadas, rins e aparelho digestivo. As larvas de cestóides não foram quantificadas devido ao elevado número de indivíduos. Os parasitos encontrados foram preparados e montados de acordo com Eiras et al. (2006).

3.2.2 Análise dos dados

Para avaliar a influência da oscilação do nível hidrométrico sobre a estrutura da comunidade parasitária, os hospedeiros foram agrupados de acordo com os períodos de águas baixas e águas altas. Os parâmetros parasitológicos (prevalência, abundância e abundância

média) das infrapopulações foram calculados de acordo com Bush et al. (1997). Além disso, cinco descritores com base na estrutura das infracomunidades foram calculados: (1) abundância média, (2) riqueza média, (3) diversidade média, a qual representa a média da diversidade das infracomunidades em cada peixe, e calculada pelo índice de Brillouin, (4) a equitabilidade média, a qual representa a média da equitabilidade de espécies em cada peixe, e (5) a dominância de Simpson. O teste não-paramétrico Mann-Whitney (U) foi utilizado para determinar quais descritores das infracomunidades apresentaram diferenças significativas entre os níveis hidrométricos (águas baixas e águas altas). Esta análise foi realizada utilizando o software Statistica, versão 8.0 (Stat Soft, Inc. 2007).

A estrutura da comunidade parasitária foi avaliada por meio de modelos nulos, considerando os níveis hidrométricos (águas baixas e águas altas, em conjunto e separados) e os ambientes (ressacos). A hipótese foi testada a partir de matrizes de presença e ausência de espécies de parasitos utilizando o índice de coocorrência C-Score (Stone e Roberts 1990). O índice C-Score é calculado com a fórmula:

$$\text{C-Score} = \frac{\sum UC}{R \binom{R-1}{2}}$$

onde R é o número total de espécies de parasitos na matriz.

O índice aponta um padrão de estruturação das infracomunidades de parasitos quando o valor C-Score observado é significativamente diferente do valor médio esperado ao acaso. Assim, o padrão segregado é observado quando a não coocorrência de pares de espécies é maior do que o esperado ao caso (C-Score observado > esperado). Enquanto que o padrão agregado é evidenciado quando a não coocorrência de pares de espécies é menor do que o esperado ao caso (C-Score observado < esperado) (Krasnov et al. 2006). Foi selecionado o algoritmo fixo-fixo (Gotelli 2000), o qual preserva a prevalência de cada espécie e a riqueza de espécies para cada infracomunidade. Para cada matriz de presença-ausência, foram criadas 30000 matrizes aleatórias por remanejamento dos elementos de cada linha da matriz utilizando o software Ecosim versão 7.72 (Gotelli e Entsminger 2005).

3.3 RESULTADOS

A comunidade parasitária de *M. forestii* foi composta em sua maioria por espécies com baixos valores de prevalência e abundância (Tabela 1). No período de águas baixas, valores mais elevados de prevalência foram observados para *Quadrigyrus* sp., *Ascocotyle* sp., *Jainus hexops* e *Characithecium costaricensis*, juntas, representaram 96,5% do total de parasitos (Tabela 1). No período de águas altas, valores mais elevados de prevalência foram observados para *Ascocotyle* sp., *Quadrigyrus* sp. e *J. hexops*, as quais juntas, representaram 97,8% dos indivíduos registrados (Tabela 1).

Os valores de três dos cinco descritores das infracomunidades tenderam a ser mais elevados no período de águas baixas, exceto a abundância e riqueza média (Tabela 2). A riqueza média de espécies de parasitos foi ligeiramente maior em peixes coletados no período de águas altas, e não diferiu significativamente entre os níveis hidrométricos. A abundância média de parasitos foi maior em peixes coletados no período de águas altas, e diferiu significativamente entre os níveis hidrométricos ($Z(U) = 43,79$; $p < 0,05$). Os índices de equitabilidade e diversidade apresentaram padrão similar, com valores um pouco maiores no período de águas baixas. Não houve diferença significativa para ambos os casos. A dominância de Simpson foi maior no período de águas baixas, e diferiu significativamente entre os níveis hidrométricos ($Z(U) = 4,30$; $p < 0,001$). O digenético *Ascocotyle* sp. foi dominante em ambos os níveis hidrométricos, porém, com maior proporção no período de águas altas (Tabela 2, Fig. 3).

A hipótese de organização aleatória das infracomunidades de parasitos de *M. forestii* foi rejeitada pelo índice de coocorrência C-Score, o qual apontou um padrão geral de segregação espaço-temporal de espécies (Tabela 3). Ao considerar todas as infracomunidades, o padrão de segregação entre as espécies se mostrou de acordo com os resultados das demais análises, relacionado especialmente com a organização das espécies no período de águas baixas, com destaque para as infracomunidades dos ambientes SR e BL. Nestes locais foram encontradas espécies restritas (SR: *Creptotrematina* sp., Digenea gen. sp.; BL: Gyrodactylidae gen. sp., *Brevimulticaecum* sp.) que contribuíram com o padrão segregado de não coocorrência observado nestes ambientes.

Tabela 1 Sítios de infestação/infecção (SI/I), prevalência (P), abundância (A), e abundância média (AM) dos parasitos de *Moenkhausia forestii* coletados entre junho de 2011 e abril de 2012 na planície de inundação do alto rio Paraná. DP = desvio padrão. Em negrito: prevalência maior que 10%

Taxa de parasitos	SI/I	Nível hidrométrico					
		Águas baixas			Águas altas		
		P(%)	A	AM ± DP	P(%)	A	AM ± DP
Monogenea							
<i>Jainus hexops</i>	Brânquias	20,32	1103	2,91 ± 14,53	13,57	147	0,60 ± 2,88
<i>Characitecium costaricensis</i>	Brânquias	12,66	201	0,53 ± 2,16	1,81	10	0,04 ± 0,43
Monogenea gen. sp.	Brânquias	2,11	16	0,04 ± 0,32	-	-	-
Gyrodactylidae gen. sp.	Brânquias	0,26	1	0,003 ± 0,05	-	-	-
Digenea							
<i>Ascocotyle</i> sp. (larva)	Brânquias	44,85	1226	3,23 ± 7,21	82,80	2561	11,59 ± 14,42
Digenea gen. sp. (larva)	Brânquias	5,54	42	0,11 ± 0,62	7,24	24	0,11 ± 0,44
<i>Creptotrematina</i> sp.	Intestino	0,79	4	0,01 ± 0,13	-	-	-
Digenea gen. sp.	Mesentério	0,26	1	0,003 ± 0,05	-	-	-
Didymozoidae gen. sp.	Mesentério	0,26	2	0,005 ± 0,10	-	-	-
Cestoda							
Proteocephalidea 1 (larva)	Mesentério	-	-	-	-	-	-
Proteocephalidea 2 (larva)	Mesentério	-	-	-	-	-	-
Nematoda							
<i>Contraecaecum</i> sp. (larva tipo 1) *	Mesentério	6,33	25	0,07 ± 0,26	8,60	26	0,12 ± 0,44
<i>Spyroxys</i> sp.	Intestino	-	-	-	2,26	7	0,03 ± 0,22
<i>Brevimulticaecum</i> sp.	Intestino	0,26	8	0,02 ± 0,41	0,45	1	0,004 ± 0,07
Nematoda gen. sp.	Intestino	0,79	5	0,01 ± 0,17	-	-	-
Acanthocephala							
<i>Quadrigyrus</i> sp. (larva)	Mesentério	53,30	414	1,09 ± 1,54	32,13	114	0,51 ± 0,99
Crustacea							
Copepode gen. sp.	Brânquias	0,26	1	0,03 ± 0,05	-	-	-

* Larva tipo I de Moravec, Kohn e Fernandes (1993)

Tabela 2 Atributos das infracomunidades de parasitos de *Moenkhausia forestii* coletados entre junho de 2011 e abril de 2012 na planície de inundação do alto rio Paraná. *Larvas de cestóides não foram consideradas nas análises quantitativas. Z(U) = valores do teste Mann-Whitney. p = nível de significância. Em negrito: valores significativos (p < 0,05)

Descritores	Nível hidrométrico		Z(U)	p	Total
	Águas baixas	Águas altas			
Nº de peixes examinados	379	221	-	-	600
Abundância total (N)	3049	2890	-	-	5939
Riqueza total (S)	14	8	-	-	17*
Ectoparasitos	5	2	-	-	5
Endoparasitos (adultos)	5	2	-	-	6
Endoparasitos (larva)	4	4	-	-	4
Riqueza média ± DP (amplitude)	1,47 ± 1,06 (1 – 6)	1,49 ± 0,85 (1 – 4)	0,36	0,55	-
Abundância média ± DP (amplitude)	8,04 ± 17,14 (1 – 228)	13,08 ± 14,57 (1 – 91)	43,80	< 0,05	-
Equitabilidade média ± DP	0,34 ± 0,41	0,30 ± 0,37	0,76	0,38	-
Dominância de Simpson	0,36 ± 0,32	0,22 ± 0,29	4,30	< 0,001	-
Diversidade média ± DP	0,21 ± 0,27	0,17 ± 0,22	0,00048	0,94	-
Espécie dominante	<i>Ascocotyle</i> sp. (40%)	<i>Ascocotyle</i> sp. (89%)	-	-	-

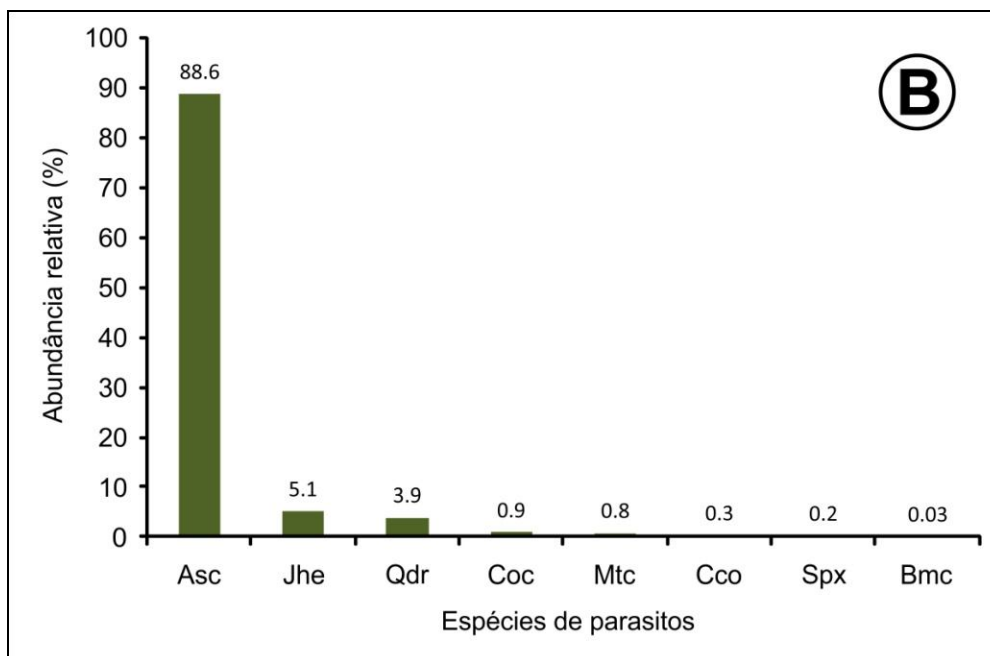
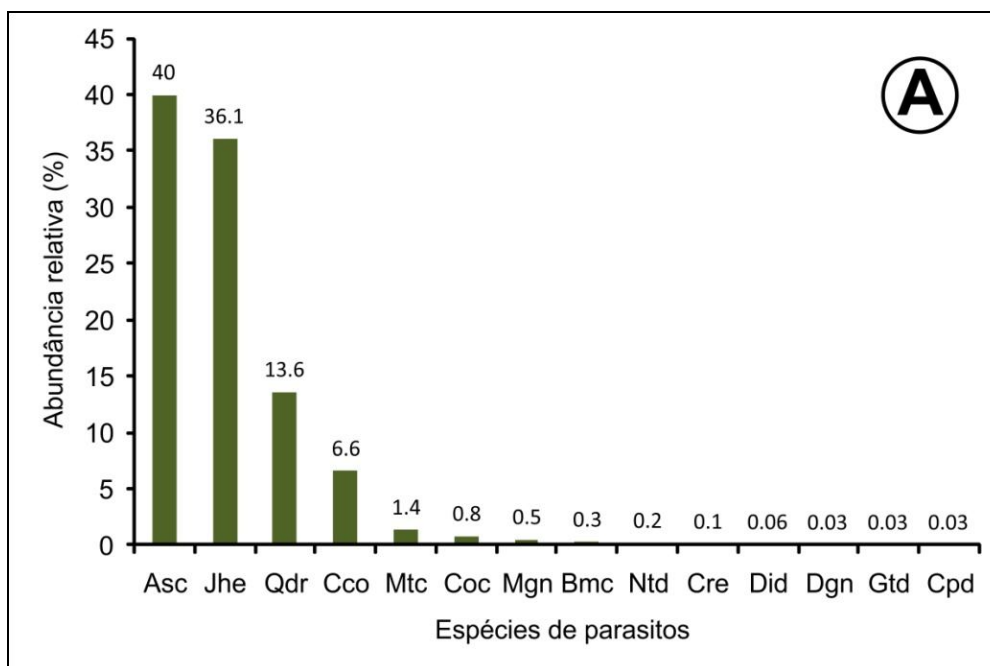


Fig 3 Abundância relativa das espécies de parasitos de *Moenkhausia forestii* coletados entre junho de 2011 e abril de 2012 na planície de inundação do alto rio Paraná. Nível hidrométrico: A) período de águas baixas, B) período de águas altas. Espécies de parasitos: Jhe = *Jainus hexops*, Cco = *Characitecium costaricensis*, Mgn = Monogenea gen. sp., Gtd = Gyrodactylidae gen. sp., Asc = *Ascocotyle* sp. (larva), Mtc = Digenea gen. sp. (larva), Cre = *Creptotrematina* sp., Dgn = Digenea gen. sp., Did = Didymozoidae gen. sp., Coc = *Contracaecum* sp. (larva tipo 1), Spx = *Spyroxys* sp., BMC = *Brevimulticaecum* sp., Ntd = Nematoda gen. sp., Qdr = *Quadrigyrus* sp. (larva), Cpd = Copepode gen. sp.

Tabela 3 Valores observados e médias dos valores esperados ao acaso do índice C-Score aplicado para infracomunidades de parasitos de *Moenkhausia forestii* coletados entre junho de 2011 e abril de 2012 na planície de inundação do alto rio Paraná. Ambientes: PV = Pau Véio, LP = Leopoldo, SR = Santa Rosa, MN = Manézinho, BL = Bilé

Parâmetros	N	S	C-Score			
			Obs	Esp	DP	P
Padrão global	600	15	1070,97	992,25	97,79	< 0,0001
Águas baixas	379	14	523,56	480,60	30,90	< 0,0001
Águas altas	221	8	285,35	283,78	62,97	0,39
Ambientes amostrados (águas baixas)						
PV	39	6	33,06	32,23	1,03	0,19
LP	51	7	42,00	40,98	0,80	0,13
SR	90	10	55,60	48,75	2,28	< 0,003
MN	53	5	14,00	13,09	1,59	0,23
BL	146	10	108,64	102,98	9,74	< 0,05

N = número de hospedeiros analisados; S = riqueza; Obs = valor observado; Esp = valor esperado; DP = desvio padrão; P = probabilidade que o número observado de pares de espécies que não coocorrem seja igual ou maior do que o número simulado de pares de espécies que não coocorrem, assumindo que a hipótese nula de uma estrutura randômica das infracomunidades. Em negrito: valor significativo

3.4 DISCUSSÃO

A variabilidade dos descritores das infracomunidades é um evidente reflexo da variação espaço-temporal de processos e fatores locais que afetam em diferentes vias os taxa de parasitos (Poulin e Valtonen 2002). A comunidade parasitária de *M. forestii* exibiu variação em sua estrutura associada à oscilação do nível hidrométrico. Processos como a variação da temperatura e outros fatores abióticos, a abundância de hospedeiros intermediários e características relacionadas ao hospedeiro definitivo tem sido apontados por influenciar a variação na estrutura da comunidade parasitária (Kennedy 1978; Marcogliese e Cone 1991; Hamilton e Poulin 2001; Valtonen et al. 2001). Em partes isso pode ser observado com a ocorrência de espécies com maior prevalência e abundância no período de águas baixas (*J. hexops*, *Quadrigyrus* sp.), enquanto que outras foram mais prevalentes e abundantes no período de águas altas (*Ascocotyle* sp.).

Espécies sedentárias de pequeno porte, como *M. forestii* vivem em ambientes lânticos e semi-lóticos da PIARP (Okada et al. 2003) e isso favorece a colonização por ectoparasitos. Estes encontram facilidade para completarem seu ciclo de vida, favorecidos pela susceptibilidade e maior densidade de hospedeiros devido a variação termal e baixo nível hidrométrico, respectivamente (Pavanelli et al. 2004). As variações temporais da abundância

de microcrustáceos, com altas densidades de Cladocera no período de águas baixas e de Copepoda nas águas altas (Lansac-Tôha et al. 2004), pode ser um indício da dinâmica temporal da prevalência e abundância de *Quadrigyrus* sp. Não há estudos sobre a dieta de *M. forestii*, mas a dieta de espécies simpátricas de *Moenkhausia* na PIARP tem como itens alimentares, Cladocera e Copepoda (Hahn et al. 2004; Loureiro-Crippa et al. 2009), os quais são os primeiros hospedeiros intermediários de acantela (estádio larval de Acanthocephala). Sem relações diretas com a dieta, os maiores valores de prevalência e abundância de *Ascocotyle* sp. nas águas altas indica o período de maior infecção dos hospedeiros por larvas deste digenético, a qual pode refletir a maior abundância do primeiro hospedeiro intermediário favorecido por altas temperaturas (Pavanelli et al. 2004; Souza et al. 2008).

Os baixos valores de riqueza média observados nas infracomunidades de ambos os níveis hidrométricos, pode ser um indicativo da falta de associação entre as espécies de parasitos no período de águas baixas, resultado que pode estar relacionado ao nicho ecológico não-saturado (Poulin e Guégan 2000; Bagge et al. 2005). Por outro lado, a diferença significativa dos valores de abundância média pode ser explicada pela elevada abundância de *Ascocotyle* sp. entre os níveis hidrométricos. Esta elevada abundância associada ao baixo número de parasitos das outras espécies contribuiu para a menor equitabilidade e dominância de Simpson observada no período de águas altas.

De acordo com Poulin et al. (2008), fortes interações servem para minimizar as diferenças relativas entre as espécies de parasitos, provavelmente por meio de mecanismos de resposta, dos quais a abundância de uma espécie é influenciada por outras. Enquanto que na ausência de fortes interações pode ser possível para algumas espécies alcançar o domínio numérico por meio de suas altas taxas de recrutamento. Assim, a menor equitabilidade decorrente da elevada dominância de *Ascocotyle* sp. no período de águas altas pode ser um reflexo de suas altas taxas de recrutamento, enquanto que a maior equitabilidade no período de água baixa pode estar relacionado com uma possível interação entre as espécies. Adicionalmente, a mudança temporal na abundância de espécies tem sido apontada como o principal fator que mantém a diversidade de espécies (Shimatzu et al. 2013).

No geral, os baixos valores de diversidade média observados em ambos os níveis hidrométricos pode ser um reflexo da baixa riqueza e equitabilidade média, os quais são afetados por processos (ex. alterações nas variáveis limnológicas, mudanças na comunidade de hospedeiros intermediários e/ou definitivos) que moldam a estrutura da comunidade parasitária (Loot et al. 2007). Este resultado é corroborado pelo padrão estruturado das infracomunidades verificado pela análise de modelos nulos considerando separadamente os

níveis hidrométricos e ambientes (ressacos). Estudos sobre parasitos marinhos indicam interações não-aleatórias em comunidades componentes (Gotelli e Rohde 2002; Bellay et al. 2011). Este mesmo padrão também foi observado em ectoparasitos branquiais de *Serrasalmus marginatus* da PIARP (Bellay et al. 2012).

O padrão geral segregado determinado pelas infracomunidades do período de águas baixas pode ser consequência da baixa riqueza e abundância da maioria das espécies de parasitos que resulta na ausência de saturação do nicho ecológico (Mouillot et al. 2003; Poulin 2004). Esse padrão pode ser reflexo de processos locais (ex. influência de tributários locais sobre a dinâmica das características físicas e químicas do rio, re-suspensão de sedimentos que afeta o corpo de água, e diferentes sucessões ecológicas) que aumentam a heterogeneidade ambiental durante o período de águas baixas afetando as comunidades bióticas na PIARP (Thomaz et al. 2007). Conseqüentemente, as comunidades parasitárias seguem diferentes vias de organização, como resultado de diferenças na estrutura e distribuição das comunidades de hospedeiros intermediários e/ou definitivos nos ambientes, o que explica o padrão de organização observado para as infracomunidades dos ambientes SR e BL.

Os resultados deste estudo demonstram que as características dos ambientes aquáticos associados especialmente a oscilação do nível hidrométrico na PIARP afetam a diversidade e a organização da comunidade parasitária de *M. forestii*, principalmente no período de águas baixas. O padrão segregado de organização das espécies de parasitos minimiza a competição pelo uso de recursos, permitindo assim, a coexistência de múltiplas espécies em populações de um mesmo hospedeiro. Neste contexto, é importante enfatizar a necessidade de estudos futuros em longo prazo que considerem espécies hospedeiras mais abundantes na PIARP, a fim de avaliar os padrões de organização, e até mesmo para verificar se há um padrão geral para assembléia de peixes da região.

REFERÊNCIAS

- Bagge AM, Sasal P, Valtonen ET, Karvonen A (2005) Infracommunity level aggregation in the monogean communities of crucian carp (*Carassius carassius*). Parasitology 131:367-372. doi:10.1017/S0031182005007626
- Bellay S, Lima Jr DP, Takemoto RM, Luque JL (2011) A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? Parasitology 138:1945-1952. doi: 10.1017/S0031182011001314

- Bellay S, Takemoto RM, Oliveira EF (2012) Is the community of fish gill parasites structured in a Neotropical floodplain? *Acta Parasitol* 57:53-60. doi: 10.2478/s11686-012-0011-z
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. *J Parasitol* 83:575-583
- Dias MLGG, Eiras JC, Machado MH, Souza GTR, Pavanelli GC (2003) The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi 1814 (Digenea, Clinostomidae) at the floodplain of the high Paraná river, Brazil. *Parasitol Res* 89:506-508
- Eiras JC, Takemoto RM, Pavanelli GC (2006) Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes. 2nd edn. EDUEM, Maringá
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2
- Gotelli NJ, Rohde K (2002) Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecol Lett* 5:86-94. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00288.x
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2005) EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7.72. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm> Accessed 20 February 2014
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The Upper Paraná River and its Floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 247-269.
- Hamilton WJ, Poulin R (2001) Parasitism, water temperature and life history characteristics of the freshwater fish *Gobiomorphus brevisceps* Stokell (Eleotridae). *Ecol Freshw Fish* 10:105-110. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100205.x
- Hernandez AD, Bunnell JF, Sukhdeo MVK (2007) Composition and diversity patterns in metazoan parasite communities and anthropogenic disturbance in stream ecosystems. *Parasitology* 134:91-102. doi:10.1017/S0031182006001247
- Kadlec D, Simková A, Jarkovský J, Gelnar M. (2003) Parasite communities of freshwater fish under flood conditions. *Parasitol Res* 89:272-283. doi: 10.1007/s00436-002-0740-2
- Kennedy CR 1978. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. *J. Fish Biol* 13:255-263. doi: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb03433.x
- Kennedy CR (1993) The dynamics of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in a small stream: long-term changes in richness and structure. *Parasitology* 107:71-78. doi: 10.1017/S0031182000079427
- Kennedy CR, Bush AO (1994) The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* 109:187-96. doi:10.1017/S0031182000076290

- Krasnov BR, Stanko M, Morand S (2006) Are ectoparasite communities structured ? Species co-occurrence, temporal variation and null models. *J Anim Ecol* 75:1330-1339. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01156.x
- Lafferty KD, Kuris AM (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnol Oceanogr* 44:925-31. doi:10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0925
- Lansac-Tôha FA, Bonecker CC, Velho LFM (2004) Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz SM, Agostinho AA, NS. (eds) *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 145-190.
- Lizama MAP, Takemoto RM, Pavanelli GC (2006) Influence of the seasonal and environmental patterns and host reproduction on the metazoan parasites of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Prochilodontidae) of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz Arch Biol Tech* 49:611-622.
- Locke SA, McLaughlin JD, Marcogliese DJ (2013) Predicting the similarity of parasite communities in freshwater fishes using the phylogeny, ecology and proximity of hosts. *Oikos* 122:73-83. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20211.x
- Locke SA, Marcogliese DJ, Valtonen ET (2014) Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. *Oecologia* 174:253-262. doi: 10.1007/s00442-013-2757-x
- Loot G, Reyjol Y, Poulet N, Simkova A, Blanchet S, Lek S (2007) Effects of small weirs on fish parasite communities. *Parasitol Res.* 101:1265-1276. doi: 10.1007/s00436-007-0632-6
- Loureiro-Crippa VE, Hahn, NS, Fugi R (2009) Food resource used by small-sized fish in macrophyte patches in ponds of the upper Paraná river floodplain. *Acta Sci Biol Sci* 31:119-125. doi: 10.4025/actascibiolsci.v31i2.3266
- Luque JL, Lacerda AC, Lizama MAP, Takemoto RM, Bellay S (2013) Aspectos ecológicos. In: Pavanelli GC, Takemoto RM, Eiras JC (orgs) *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil*, 1st edn. EDUEM, Maringá, pp. 67-84.
- Machado MH, Pavanelli GC, Takemoto RM (1995) Influence of the type of environment and the hidrological level variation in the endoparasitic infrapopulations of *Pseudoplatystoma corruscans* and *Schizodon borelli* (Osteichthyes) of the high river Paraná. *Rev Bras Zool* 12:961-976. doi: 10.1590/S0101-81751995000400023
- Madanire-Moyo GN, Matla MM, Olivier PA, Luus-Powell WJ (2011) Population dynamics and spatial distribution of monogeneans on the gills of *Oreochromis mossambicus*

- (Peters, 1852) from two lakes of the Limpopo River System, South Africa. *J Helminthol* 85:146-152. doi:10.1017/S0022149X10000301
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey
- Marcogliese DJ, Cone DK (1991) Important of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. *Can J Zool* 69: 2962-2967.
- Marcogliese DJ, Cone DK (1996) On the distribution and abundance of eel parasites in Nova Scotia: influences of pH. *J Parasitol* 82:389-399.
- Morand S, Poulin R, Rohde K, Hayward C (1999) Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *Int J Parasitol* 29:663-672. doi: 10.1016/S0020-7519(99)00029-6
- Mouillot D, George-Nascimento M, Poulin R (2003) How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis. *J Anim Ecol* 72:757-764. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00749.x
- Nakatani K, Agostinho AA, Baumgartner G, Bialecki A, Sanches PV, Makrakis MC, Pavanelli CS (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá.
- Neves L, Pereira FB, Tavares-Dias M, Luque JL (2013) Seasonal Influence on the Parasite Fauna of a Wild Population of *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae) From Brazilian Amazon. *J Parasitol* 99:718-721.
- Okada KO, Agostinho AA, Petrere Jr. M, Penczak T (2003) Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrol Hydrobiol* 3:97-110.
- Pavanelli GC, Machado MH, Takemoto RM, Guidelli GM, Lizama MAP (2004) Helminth fauna of fishes: diversity and ecological aspects. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuis Publishers, Leiden, pp. 309-329
- Pavanelli, GC, Karling LC, Takemoto RM, Ueda BH (2013) Estado da arte dos parasitos de peixes de água doce do Brasil. In: Pavanelli GC, Takemoto RM, Eiras JC (orgs) *Parasitologia - Peixes de água doce do Brasil*, 1st edn. EDUEM, Maringá, pp. 11-15
- Pianka ER (1994) *Evolutionary Ecology*, 5th edn. Harper Collins, New York
- Poulin R (1996) Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia* 105:545-551. doi: 10.1007/BF00330018

- Poulin R (2004) Parasites and the neutral theory of biodiversity. *Ecography* 27:119-123. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03695.x
- Poulin R (2006) Variation in infection parameters among populations within parasite species: intrinsic properties versus local factors. *Int J Parasitol* 36:877-885. doi:10.1016/j.ijpara.2006.02.021
- Poulin R (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*, 2nd edn. University Press, Princeton
- Poulin R, Guégan JF (2000) Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *Int J Parasitol* 30:1147-1152
- Poulin R, Valtonen ET (2002) The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. *Int J Parasitol* 32:1235-1243
- Poulin R, Leung TLF (2011) Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *J Helminthol* 85:228-233. doi:10.1017/S0022149X10000696
- Poulin R, Luque JL, Guilhaumon F, Mouillot D (2008) Species abundance distributions and numerical dominance in gastrointestinal helminth communities of fish hosts. *J Helminthol* 82:193-202. doi:10.1017/S0022149X08982626
- Shimadzu H, Dornelas M, Henderson PA, Magurran AE (2013) Diversity is maintained by seasonal variation in species abundance. *BMC Biology* 11:98:2-9. 10.1186/1741-7007-11-98
- Souza GTR, Machado MH, Dias MLGG, Yamada FH, Pagotto JP, Pavanelli GC (2008) Composição e sazonalidade dos moluscos do alto rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como primeiros hospedeiros intermediários de digenéticos. *Acta Sci Biol Sci* 30:309-314. doi: 10.4025/actascibiolsoci.v30i3.5018
- StatSoft, Inc (2007) STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. <http://www.statsoft.com>. Accessed 20 February 2014
- Stone L, Roberts A (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79. doi: 10.1007/BF00317345
- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13. doi: 10.1007/s10750-006-0285-y
- Valtonen ET, Pulkkinen K, Poulin R, Julkunen M (2001) The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology* 122:471-481. doi: 10.1017/S0031182001007491