

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

ELOIZA MUNIZ CAPPARROS

**Análise evolutiva e ecológica da relação parasita-hospedeiro em
Monogenea (Platyhelminthes) parasitas de peixes**

Maringá
2015

ELOIZA MUNIZ CAPPARROS

**Análise evolutiva e ecológica da relação parasita-hospedeiro em
Monogenea (Platyhelminthes) parasitas de peixes**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas, da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia das Interações Orgânicas.

Área de concentração: Biologia das Interações Orgânicas
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Maringá
2015

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

C247a Capparros, Eloiza Muniz, 1991-
Análise evolutiva e ecológica da relação parasita-hospedeiro em Monogenea (Platyhelminthes) parasitas de peixes / Eloiza Muniz Capparros. -- Maringá, 2015.
77 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.

1. Monogenea (Platyhelminthes) - Relação parasito-hospedeiro - Planícies de inundação - Brasil. 2. Parasitismo de peixes de água doce -- Ecologia e evolução. 3. Ictioparasitologia - Cienciometria. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

CDD 23. ed. -592.44178570981
NBR/CIP - 12899 AACR/2

ELOIZA MUNIZ CAPPARROS

**Análise evolutiva e ecológica da relação parasita-hospedeiro em
Monogenea (Platyhelminthes) parasitas de peixes**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia das Interações Orgânicas pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

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

Prof.^a Dr.^a Marion Haruko Machado
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 27 de fevereiro de 2015.

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

AGRADECIMENTOS

Registro aqui meus sinceros agradecimentos a todos que, de forma direta ou indireta contribuíram para a minha jornada até aqui.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Ricardo M. Takemoto, por confiar nas minhas ideias, pela paciência e pela disponibilidade durante esses dois anos.

Ao Prof. Dr. Daniel R. Brooks, pela longa conversa esclarecedora e pelas ideias, ainda na elaboração do projeto de Mestrado.

Aos professores da minha banca: Prof.^a Dr.^a Marion Haruko Machado, porque me introduziu ao universo da parasitologia, ainda nos primeiros anos de graduação; ao Prof. Dr. José Luis Fernando Luque Alejos, pela prontidão e pelas contribuições até agora e a ambos por aceitarem fazer parte da minha banca.

Aos meus companheiros e amigos do Laboratório de Ictioparasitologia do Nupélia, pelo ombro, pelos puxões de orelha e por todas as risadas juntos. Meus sinceros agradecimentos aos meus “companheiros de trupe” Guilherme Pomaro Casali e Michelle Kalinka Carniel. Agradeço também à Letícia Cucolo Karling, ao Dr. Antonio Mataresio Antonucci e à Thamy Ribeiro, por todas as contribuições e pela revisão da minha dissertação.

À coordenadora da Biblioteca Setorial do Nupélia Sra. Maria Salete Ribelatto Arita e ao bibliotecário Sr. João Fábio Hildebrandt, por todos os livros e artigos tão necessários.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da Bolsa de Mestrado.

Aos meus pais, Regina Muniz e Nivaldo Lourenço Capparros, pelo apoio e amor incondicional.

Ao Bruno Cezar Betiati, por toda ajuda na Cienciometria, pelo amor, pelo apoio, paciência e companheirismo durante todos esses anos.

Aos meus amigos de longa data, por toda amizade e torcida.

A todos meus sinceros agradecimentos.

“Aqui, no entanto, nós não olhamos para trás por muito tempo.
Nós continuamos seguindo em frente, abrindo novas portas e fazendo coisas novas,
Porque somos curiosos...
E a curiosidade continua nos conduzindo por novos caminhos.”
(Walt Disney)

Análise evolutiva e ecológica da relação parasita-hospedeiro em Monogenea (Platyhelminthes) parasitas de peixes

RESUMO

Monogenéticos são majoritariamente ectoparasitas, encontrados principalmente em peixes e com ciclo de vida monoxênico, considerados altamente específicos em relação aos seus hospedeiros. Entretanto, algumas espécies desse grupo podem parasitar mais de uma espécie de hospedeiro, sem sofrer alterações em sua morfologia ou sua fisiologia. Foi realizada uma análise das relações ecológicas e evolutivas estabelecidas entre monogenéticos e seus respectivos hospedeiros, por meio de um levantamento sobre o estado da arte da parasitologia evolutiva em peixes de água doce e a investigação das relações ecológicas e evolutivas. Foram consideradas, aqui, quatro espécies de peixes, todas pertencentes à subfamília Tetragonopterinae (Characiformes: Characidae), popularmente conhecidos como lambaris: *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia dichroua*, *M. forestii* e *M. aff. intermedia*. Os parasitas encontrados em duas espécies diferentes foram analisados, registrados e descritos. Dentre os monogenéticos encontrados; foram identificadas três novas espécies de *Jainus* (Ancyrocephalinae: Dactylogyridae), uma nova espécie de *Gyrodactylus* sp. (Gyrodactylidae) e foi registrada uma nova ocorrência de *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae). Foram analisadas as relações que cada espécie de parasita estabelece com seus hospedeiros; as espécies de *Jainus* apresentaram alta especificidade quanto aos hospedeiros; *Gyrodactylus* sp. e *A. anacanthocotyle* também são específicas, mas apresentam maior plasticidade fenotípica ou capacidade de adaptação a um novo hospedeiro, ainda que filogeneticamente próximo ao hospedeiro original.

Palavras-chave: Lambaris. Ajuste Ecológico. Ictioparasitologia. Monogenéticos. Hospedeiros. Parasitas.

Evolutionary and ecological analysis of the host-parasite relationship in Monogenea (Platyhelminthes) fish parasites

ABSTRACT

Monogenetic are mostly ectoparasites found mainly in fish and with monoxenic life cycle. They are considered highly specific to their hosts. However, some species can parasitize more than one host species, without morphology or physiology modification. To analyze ecological and evolutionary relationships established between monogenetic and their hosts, this study was divided into two parts: first, consists in a study on the state of the art about evolutionary parasitology in freshwater fish; second is an ecological and evolutionary study of the relationships between parasites and hosts. Were considered here four fish species, all belonging to the subfamily Tetragonopterinae (Characiformes: Characidae): *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia dichroua*, *M. forestii* and *M. aff. intermedia*. The parasites found in two different species were analyzed, recorded and reported. Among those found Monogenetic, it is proposed three new species of *Jainus* (Ancyrocephalinae: Dactylogyridae), a new species of *Gyrodactylus* sp. (Gyrodactylidae) and a new recorded of *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae). Thus, the relationships that each species of parasite establishes with their hosts were analyzed; *Jainus* species are highly specific as to the host; *Gyrodactylus* spp. and *A. anacanthocotyle* are also specific but greater ecological fitting or adaptability to a new host, although phylogenetically close to the original host.

Keywords: Fish. Ecological Fitting. Evolution. Monogenoidea. Hosts. Parasites.

Dissertação elaborada e formatada conforme
as normas das publicações científicas:
Neotropical Helminthology, *Zootaxa* e
Comparative Parasitology.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO.....	12
REFERÊNCIAS.....	14
2 PARASITOLOGIA EVOLUTIVA EM PEIXES DE ÁGUA DOCE - UMA ABORDAGEM CIENCIOMÉTRICA.....	16
RESUMO.....	16
ABSTRACT.....	16
2.1 INTRODUÇÃO.....	16
2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
2.3 RESULTADOS.....	19
2.4 DISCUSSÃO.....	26
REFERÊNCIAS.....	29
3 TRÊS NOVAS ESPÉCIES DE <i>Jainus</i> (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE: ANCYROCEPHALINAE) PARASITAS DE <i>Moenkhausia</i> spp. (CHARACIDAE: TETRAGONOPTERINAE) DA REGIÃO NEOTROPICAL.....	31
RESUMO.....	31
ABSTRACT.....	31
3.1 INTRODUÇÃO.....	32
3.2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	32
3.3 RESULTADOS.....	33
3.3.1 <i>Jainus</i> Mizelle, Kritsky & Crane, 1968.....	33
3.3.2 <i>Jainus</i> sp. n. 1.....	35
3.3.3 <i>Jainus</i> sp. n. 2.....	37
3.3.4 <i>Jainus</i> sp. n. 3.....	41
3.4 Chave de identificação para o gênero <i>Jainus</i>	44
REFERÊNCIAS.....	46

4 NOVA ESPÉCIE DE *Gyrodactylus* (MONOGENEA: GYRODACTYLIDAE) E REGISTRO DE OCORRÊNCIA DE *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky & Fritts, 1970 EM TETRAGONOPTERINAE (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) DA REGIÃO NEOTROPICAL 48

RESUMO 48

ABSTRACT 48

4.1 INTRODUÇÃO 48

4.2 MATERIAIS E MÉTODOS 50

4.3 RESULTADOS 50

4.3.1 *Gyrodactylus* sp. n. 50

4.3.2 *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky & Fritts, 1970 52

REFERÊNCIAS 56

5 ANÁLISE EVOLUTIVA E ECOLÓGICA DA RELAÇÃO PARASITA-HOSPEDEIRO EM MONOGENEA (PLATYHELMINTHES) PARASITAS DE TETRAGONOPTERINAE (CHARACIDAE: CHARACIFORMES) 58

RESUMO 58

ABSTRACT 58

5.1 INTRODUÇÃO 59

5.2 METODOLOGIA 63

5.2.1 Coleta dos hospedeiros 63

5.2.2 Coleta e identificação dos parasitas 64

5.2.3 Análise da interação parasita-hospedeiro 64

5.3 RESULTADOS 65

5.4 DISCUSSÃO 68

REFERÊNCIAS 74

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS 77

1 INTRODUÇÃO

Parasitas são organismos que vivem em associação com seus hospedeiros, dos quais retiram os recursos necessários à sua sobrevivência, relação que prejudica o organismo hospedeiro (EIRAS, 1994). Os ciclos de vida dos parasitas envolvem diversas interações com seus hospedeiros, as quais envolvem diferentes conjuntos de fatores, tais como o tipo de recurso ofertado e o sistema imune do hospedeiro. Todos esses fatores afetam cada estágio de vida do parasita. Assim, o equilíbrio entre as populações de parasitas e de hospedeiros é influenciado tanto pela patogenicidade do parasita quanto pela imuno-resposta e outras defesas do hospedeiro (RICKLEFS, 2011).

Os peixes são, dentre os vertebrados, o grupo mais parasitado. Isso se deve a sua longa existência na Terra e ao tempo evolutivo de adaptação aos patógenos. Além disso, a transmissão e a dispersão de parasitas são facilitadas pelo ambiente aquático (MALTA, 1984). Nesse sentido, nota-se que a fauna parasitária de peixes é bastante biodiversa, incluindo protozoários, monogenéticos, digenéticos, cestoides, nematoides, acantocéfalos, hirudíneos, crustáceos e moluscos (EIRAS; TAKEMOTO; PAVANELLI, 2010).

A classe Monogenea inclui ectoparasitos que se encontram nas brânquias, narinas, estômago, bexiga urinária e superfície do corpo de hospedeiros aquáticos (peixes, répteis e anfíbios) (EIRAS; TAKEMOTO; PAVANELLI, 2000). Todos os Monogenea são hermafroditas, com ciclo de vida monoxênico e simples (EIRAS; TAKEMOTO; PAVANELLI, 2010; THATCHER, 2006). Nos peixes, esses parasitas atacam superficialmente o epitélio branquial, induzindo excessiva produção de muco; o que reduz a capacidade respiratória do hospedeiro e o torna bastante sensível às alterações repentinas de oxigênio dissolvido no meio (CONROY; CONROY, 2004). Atualmente, monogenéticos e peixes são utilizados como modelos para estudos referentes à relação parasita-hospedeiro, em que são abordados aspectos como ecologia, evolução, patologia, sistemática e taxonomia (PAVANELLI; TAKEMOTO; EIRAS, 2013).

Nos ambientes dulcícolas do Brasil estão descritas mais de 300 espécies de monogenéticos, pertencentes principalmente a duas famílias, Dactylogyridae e Gyrodactylidae (PAVANELLI; TAKEMOTO; EIRAS, 2013). Os dactilogirídeos são ovíparos e quase sempre são encontrados em brânquias, podendo se alojar também nas cavidades nasais e raramente em outras regiões do corpo. Já os girodactilídeos são majoritariamente vivíparos, podendo apresentar hiperviviparidade; parasitam principalmente a superfície corpórea de seus hospedeiros (PAVANELLI; TAKEMOTO; EIRAS, 2013).

No que diz respeito aos aspectos evolutivos, a relação parasita-hospedeiro tem sido abordada a partir de um princípio de coevolução (HOBERG; BROOKS, 2008). Por um lado, parasitas são selecionados de acordo com a dificuldade de sobrevivência proporcionada pelo hospedeiro; por outro lado, hospedeiros são selecionados de modo a serem gradativamente mais resistentes aos parasitas (MARTENS; SCHÖN, 2000).

Entretanto, os hospedeiros diferem entre si quanto às infecções parasitárias em nível individual, entre populações ou entre espécies (MORAND; KRASNOV; POULIN, 2006). Em alguns casos os padrões coevolutivos não são a regra nas infecções parasitárias, de modo que parasitas e hospedeiros podem divergir quanto à história evolutiva. Assim, parasitas podem infectar novos hospedeiros sem sofrer alterações morfológicas ou fisiológicas (HOBERG; BROOKS, 2008).

Dentre os peixes de água doce da América do Sul, a subfamília Tetragonopterinae (Characidae: Characiformes) é a que apresenta maior número de gêneros e espécies, além de ser um dos grupos mais comuns em riachos (BRITSKI; SILIMON; LOPES, 1999). Porém, Tetragonopterinae representa um aglomerado polifilético, pois parte da sistemática desta subfamília ainda não foi totalmente esclarecida (BRITSKI; SILIMON; LOPES, 1999; MENEZES, 1992).

Os tetragonopteríneos que ocorrem no Brasil são as espécies dos gêneros *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Deuterodon*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon* e *Moenkhausia* (GODOY, 1975; BUCKUP, 1999). Popularmente conhecidos como lambaris, a maioria das espécies desse grupo apresenta hábitos alimentares onívoros e forrageamento ativo (BRITSKI; SATO; ROSA, 1998). Sua ocorrência se estende desde a fronteira dos Estados Unidos com o México até a Argentina (BRITSKI, 1972). Embora não constem na lista de peixes amplamente cultivados no Brasil, o consumo de lambaris por populações ribeirinhas e até mesmo o consumo comercial é constante no cotidiano de muitos brasileiros (DESORDI; REIS; KAVALCO; PAZZA, 2011).

Considerando o contexto apresentado, objetiva-se contribuir com os conhecimentos a respeito de parasitologia evolutiva, com enfoque em Tetragonopterinae (Characiformes: Characidae) e Monogenea. Assim, apresentam-se quatro partes, sendo que a primeira se trata de um levantamento cienciométrico dos dados sobre ictioparasitologia evolutiva; a segunda e a terceira são descrições de quatro novas espécies e registro de ocorrência de uma quinta espécie, todas de monogenéticos; e a última parte se trata de uma análise da relação parasita-hospedeiro, considerando os parasitas apresentados e seus respectivos hospedeiros.

REFERÊNCIAS

- BRITSKI, H. A. **Peixes de água doce do Estado de São Paulo**: sistemática. São Paulo: USP, Faculdade de Saúde Pública; Instituto de Pesca, 1972.
- BRITSKI, H. A.; SATO, Y.; ROSA, A. B. S. **Manual de identificação de peixes da região de Três Marias**: (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco). Brasília: CODEVASF, 1998.
- BRITSKI, H. A.; SILIMON, K. Z. S.; LOPES, B. S. **Peixes do Pantanal**: manual de identificação. Brasília, DF: Embrapa. Serviço de Produção de Informação, SPI, 1999.
- BUCKUP, P. A. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. In: CARAMACHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P.R. (Ed.). **Ecologia de peixes de riachos**. Rio de Janeiro: Computer & Publish Editoração, 1999.
- CONROY, G.; CONROY, D. A. Patologia de tilápias: uma resenha geral. In: RANZANI-PAIVA, M.J.T. et al. (Ed.). **Sanidade de organismos aquáticos**. São Paulo, Livraria Varela, 2004.
- DESORDI, R.; REIS, D. G. S.; KAVALCO, K. F.; PAZZA, R. Variabilidade morfológica e estruturação populacional de lambaris do grupo *Astyanax* aff. *bimaculatus* (Teleostei, Characiformes). In: **Evolução e Conservação da Biodiversidade**. ISSN: 2236-3866, 2011.
- EIRAS, J.C. **Elementos de Ictioparasitologia**. Fundação Eng. António de Almeida. Porto, Portugal, 1994.
- EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes**. Editora da Universidade Estadual de Maringá: Maringá. 2000.
- EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Diversidade dos parasitas de peixes de água doce do Brasil**. Clichetec. Maringá, 2010.
- GODOY, M. P. **Peixes do Brasil**, subordem Characoidei, bacia do rio Mogi Guassu. Piracicaba: Franciscana, 1975.
- HOBERG, E.P.; BROOKS, D.R. A Macroevolutionary Mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. **Journal of Biogeography**, 35, 1533-1550, 2008.
- MALTA, J. C. O. Os peixes de um lago de várzea da Amazônia Central (Lago Janauacá, Rio Solimões) e suas relações com os crustáceos ectoparasitos (Branchiura, Argulidae). **Acta Amazonica**, 14, 355-372, 1984.
- MARTENS, K.; SCHÖN, I. Parasites, predators and the Red Queen. **Trends in Ecology and Evolution**, 15, 392–393, 2000.

MENEZES, N. A. Sistemática de peixes. *In*: AGOSTINHO, A. A.; BENEDITO-CECÍLIO, E. **Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil**. Maringá, EDUEM, 1992.

MORAND, S.; KRASNOV, B.; POULIN, R. **Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management**, Springer-Verlag, Tokyo, 2006.

PAVANELLI, G.C.; TAKEMOTO, R.M.; EIRAS, J.C. **Parasitologia de Peixes de Água Doce do Brasil**. Editora da Universidade Estadual de Maringá: Maringá, 2013.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 9 ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2011.

THATCHER, V.E. **Amazon Fish Parasites**. Aquatic Biodiversity in Latin America, Pensoft, Sofia-Moscow, vol.1, 2006.

2 PARASITOLOGIA EVOLUTIVA EM PEIXES DE ÁGUA DOCE – UMA ABORDAGEM CIENCIOMÉTRICA

RESUMO

O estado da arte da parasitologia evolutiva em peixes de água doce é apresentado, a partir de publicações feitas entre 1970 a 2014, com dados do mundo todo. Para isso, as seguintes bases de dados foram consultadas: BioOne, Periódicos da CAPES, SciELO e ScienceDirect. A busca foi realizada em dezembro de 2014 e foram encontrados 91 artigos no total. Houve aumento no número de trabalhos publicados; os países que se destacaram no número de publicações foram México, Estados Unidos e Brasil. Os estudos sobre evolução permeiam outros assuntos e os grupos de peixes mais estudados são aqueles com maior valor comercial. *Journal of Parasitology* foi o periódico com maior número de artigos publicados nessa área, o que refletiu no fator de impacto geral dos periódicos. Com esses resultados, é possível inferir que estudos relacionados à ictioparasitologia evolutiva ainda são raros e precisam ser encorajados e sempre que possível relacionados com estudos gerais de ictioparasitologia, pois grande parte da biodiversidade destes organismos são pouco ou nada conhecidos.

Palavras-chave: Ictioparasitologia; Estado de arte; Base de Dados; Cienciometria; Evolução parasitária.

ABSTRACT

This study presents the state of the researches in evolutionary parasitology with freshwater fishes, from scientific papers published until 2014. For this, BioOne, the CAPES periodical portal, SciELO and ScienceDirect databases were consulted. The search was conducted in December 2014 and were found 91 articles in total. There was an increase in the number of papers published worldwide. Mexico, the United States and Brazil were remarkable. Studies of evolution pervade other subjects; most studied hosts groups are those with higher commercial value. *Journal of Parasitology* was the journal with the largest number of articles published in this area, which reflected the general impact factor. Studies related to evolutionary ictioparasitology are still rare and need to be encouraged as well as studies in ictioparasitology in general, since much of the biodiversity of these organisms is still unknown.

Keywords: Ictioparasitology; Journal; Database; Scientometric study; Freshwater.

2.1 INTRODUÇÃO

A Ictioparasitologia é a ciência que têm como objetivos auxiliar o entendimento das interações entre os hospedeiros (peixes) e seus parasitas, incluindo mecanismos de ação e sobrevivência (Sousa & Filho, 1985). Dentre as principais abordagens utilizadas na ictioparasitologia estão os estudos referentes à distribuição dos parasitas, estudos de

patogenicidade e as relações evolutivas entre parasitas e hospedeiros (Sousa & Filho, 1985).

A parasitologia evolutiva aborda esse relacionamento em níveis intra e interespecíficos, tanto para parasitas, quanto para hospedeiros. Em nível intraespecífico, o foco baseia-se nas adaptações que os parasitos apresentam, nos mecanismos de resistência contra as defesas do hospedeiro. Em nível interespecífico, o foco está na origem do parasitismo, cladogênese dos táxons de parasitas e co-especiação de parasitas e as respectivas espécies de hospedeiros (Flegr, 2006).

Nas últimas décadas houve um aumento significativo dos estudos relacionados aos parasitas e outros organismos potencialmente patogênicos de organismos aquáticos, principalmente daqueles hospedeiros interessantes para a criação comercial, devido ao aumento significativo da aquicultura no Brasil e no mundo (Luque, 2004). Considerando o contexto dos organismos comerciais, a piscicultura de água doce tem notória expressão, pois os organismos são mais facilmente manejados, quando comparados aos de água salgada. Além disso, a facilidade de obtenção de água doce é maior, sendo que a comercialização de espécimes de água salgada fica restrita a regiões litorâneas. Sendo assim, há a necessidade de um rigoroso controle de parasitas, daí a importância dos estudos nessa área (Eiras, 1994).

Após o advento de técnicas de biologia molecular, tais como o sequenciamento de DNA, houve também aumento nos estudos que permeiam a taxonomia, a sistemática, a biologia da conservação, a ecologia e a evolução (Bueno-Silva, 2012).

Nesse contexto, objetiva-se apresentar, em um panorama geral, o estado da arte da parasitologia evolutiva em peixes de água doce no mundo, indicando os países com maior número de artigos publicados sobre o tema, o crescimento no número de publicações com o passar dos anos, os principais grupos de parasitas e hospedeiros estudados.

Espera-se observar uma relação entre os grupos de hospedeiros estudados e sua importância comercial; espera-se também que os países da América do Norte e Europa apresentem um número maior de trabalhos publicados, pois nesses continentes há maior concentração de grupos de estudo em Ictioparasitologia, Ecologia e Evolução.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

Os artigos utilizados foram obtidos a partir das bases de dados BioOne (<http://www.bioone.org/>), SciELO (Scientific Eletronic Library Online; <http://www.scielo.org/php/index.php>), ScienceDirect (<http://www.sciencedirect.com/>) e também pelo Portal Periódicos da CAPES (<http://www.periodicos.capes.gov.br/>), que redireciona a busca para as bases de dados. A busca foi realizada em dezembro de 2014.

As palavras-chave utilizadas na busca, em cada banco de dados, foram: fish*, freshwater, parasit*, evolution, coevolution, phylogeny. O uso do asterisco se justifica para ampliar os termos de busca, pois, ao utilizá-lo, as palavras são pesquisadas por conterem apenas o sufixo. Além disso, o idioma utilizado na busca justifica-se pois as principais revistas científicas publicam em inglês, independente do país de origem (Karling et al., 2014).

Depois da seleção, foram levantados os seguintes dados para cada artigo: a) país e/ou continente de coleta dos dados; b) ano de publicação; c) grupo de parasita estudado; d) grupo de hospedeiro estudado; e) principal assunto do artigo; f) base de dados pela qual o artigo foi obtido; g) periódico de publicação; h) fator de impacto (no ano de 2014) do periódico em que os artigos foram publicados.

Alguns dados foram reorganizados, a fim de mostrar com mais clareza os resultados, como nos grupos de hospedeiros que foram agrupados de acordo com a ordem taxonômica as quais pertenciam, por se tratar de um táxon mais consistente e que comportava melhor os resultados. Além disso, para as bases de dados analisadas, foi

considerada apenas a primeira base de dados em que o artigo foi registrada como critério de classificação, conforme consta no rodapé de cada artigo. Os artigos encontrados no Portal Periódicos Capes estão registrados em bases de dados como o SciELO, Science Direct e BioOne. Assim, todos os artigos encontrados no Portal Periódicos CAPES foram registrados com as suas respectivas bases de dados.

Ressalta-se que a pesquisa traz uma amostra do estado da arte nos estudos de ictioparasitologia evolutiva e que, eventualmente, alguns artigos não entraram nesta busca, por não apresentarem registro nas principais bases de dados ou por publicação em idioma diferente do inglês.

2.3 RESULTADOS

A partir das buscas realizadas, foram encontrados 91 artigos que atenderam pelas palavras-chave utilizadas, com o tema evolução e nas bases de dados consultadas. A primeira publicação com o tema foi em 1970 (Snieszko, 1970) que precedeu um aumento no número de publicações na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce, principalmente a partir dos anos 2000 (**Fig. 1**).

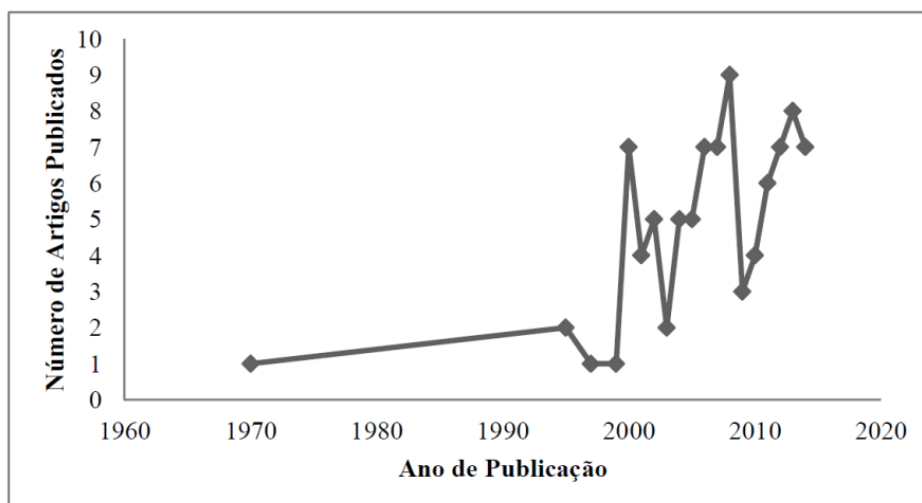


Figura 1: Número de artigos publicados sobre parasitologia evolutiva em peixes de água doce, de 1970 a 2014.

Os países de origem dos dados também foram analisados, e o país com maior número de artigos publicados foi o México, seguido dos Estados Unidos e do Brasil (Fig. 2 e 4). Além dos países, foi analisado também o continente em que o artigo foi desenvolvido (Fig. 3 e 5). Assim, o continente com maior número de artigos publicados foi América do Norte (37 artigos), seguido de América do Sul (14 artigos) e Europa (12 artigos). Os continentes com menor número de artigos publicados na área foram América Central e Oceania (2 artigos cada).

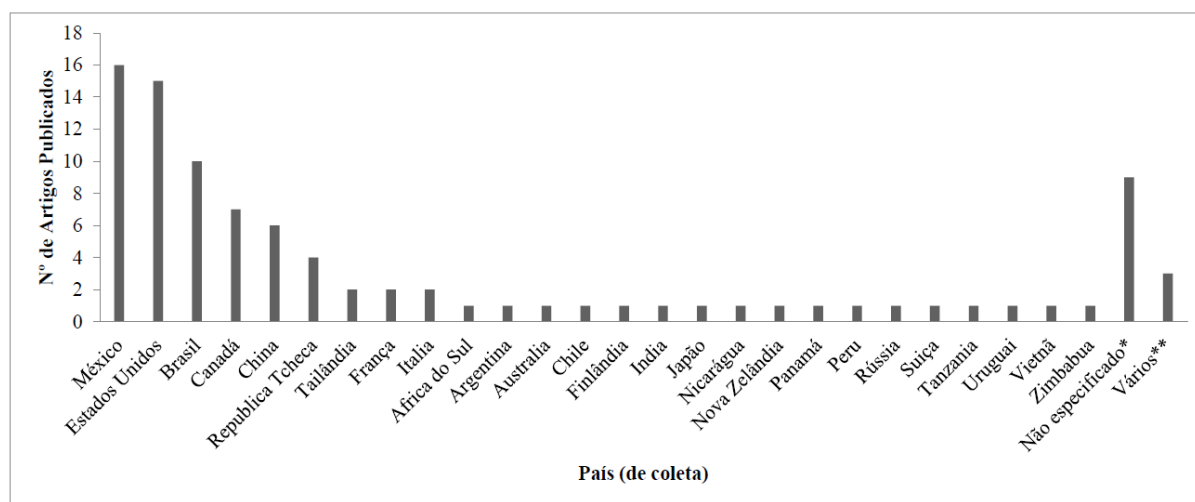


Figura 2: Número de artigos publicados na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce por país, de 1970 a 2014. * Alguns artigos, o país de origem dos dados não foi especificado. ** Alguns artigos foram desenvolvidos a partir de parceria entre vários países.

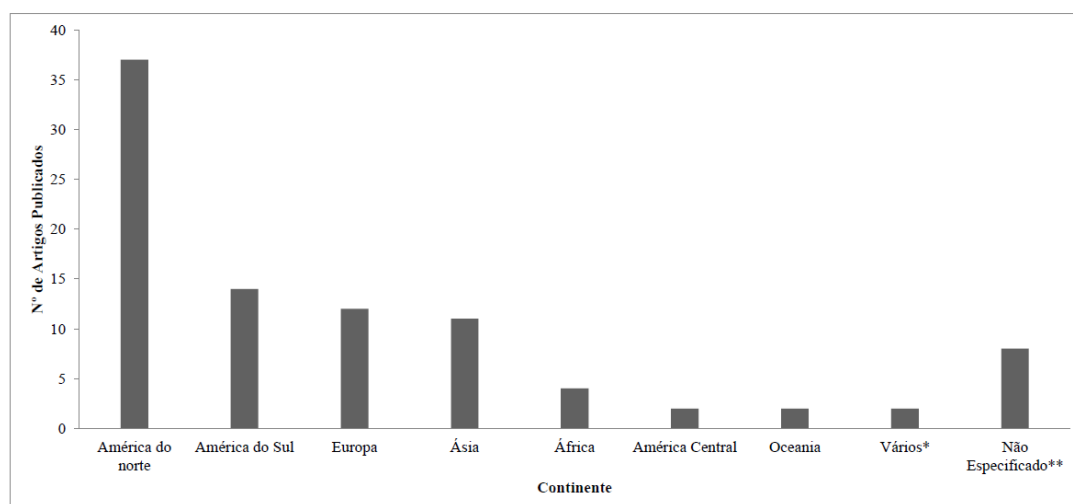


Figura 3: Número de artigos publicados na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce por continente, de 1970 a 2014. *Alguns artigos foram desenvolvidos a partir de parceria entre vários países, de continentes distintos. **Em alguns artigos, o continente de origem dos dados não era relevante ou não foi especificado.

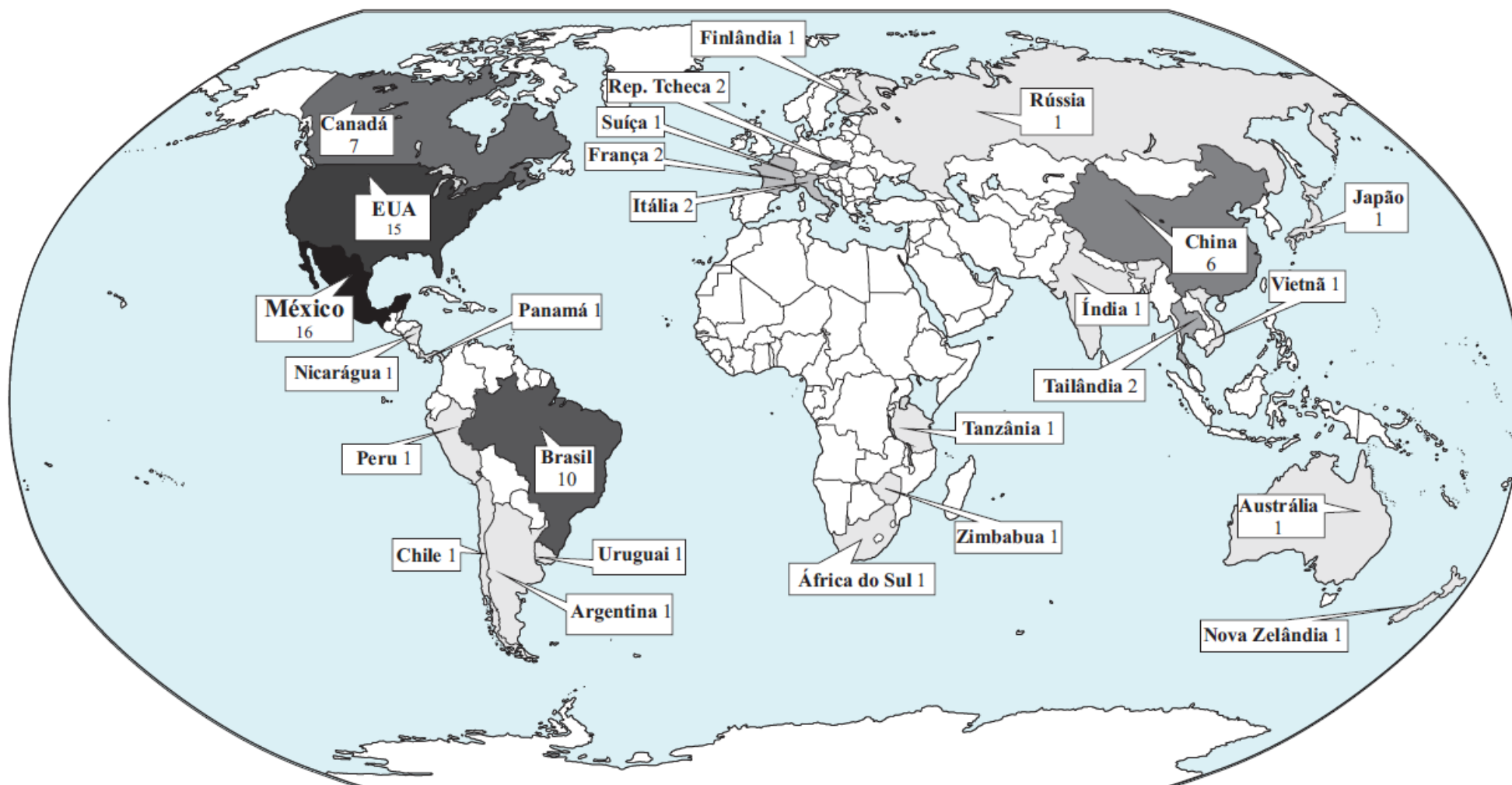


Figura 3: Distribuição mundial do número de artigos publicados na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce por país, de 1970 a 2014.

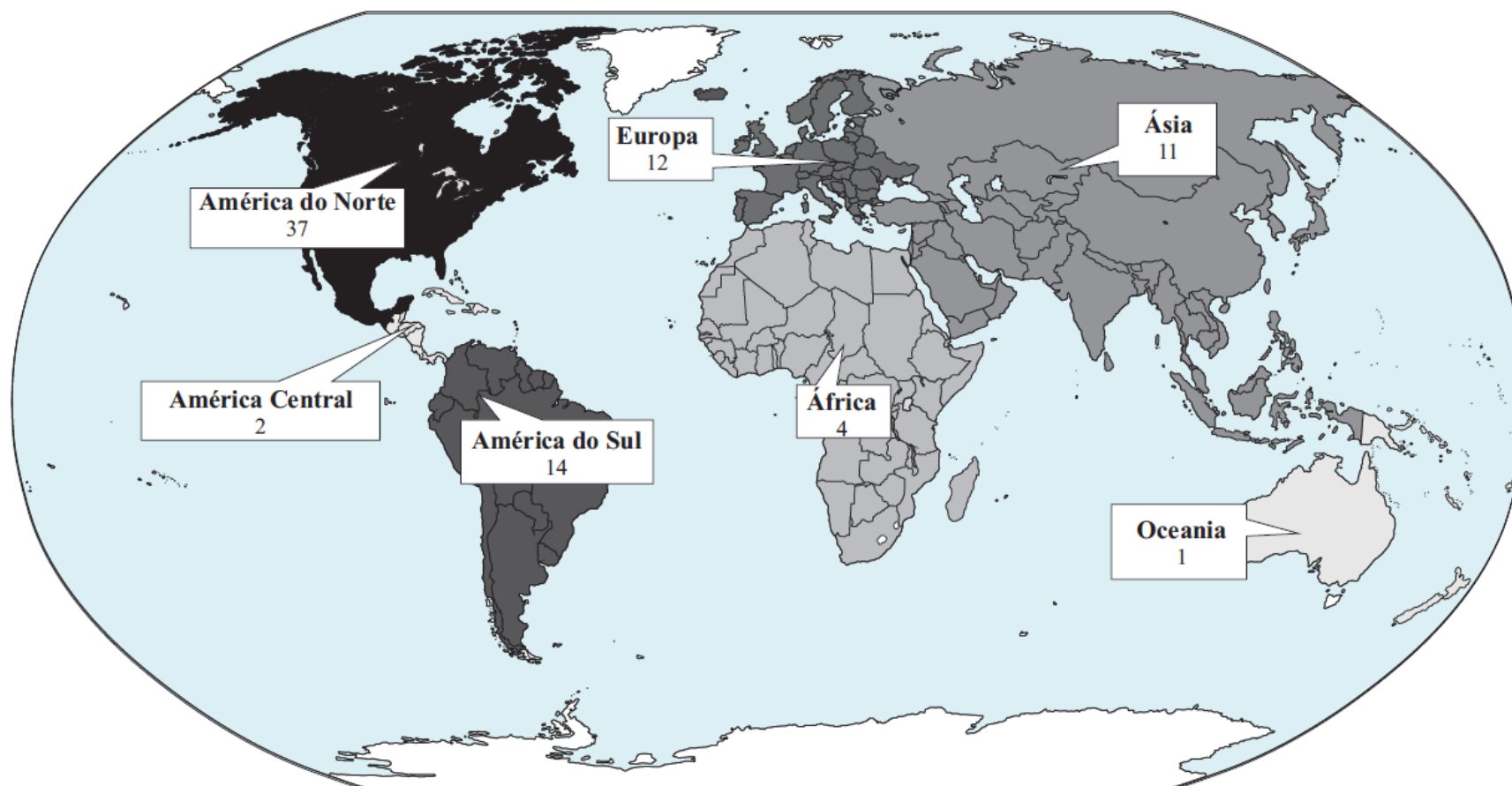


Figura 5: Distribuição mundial do número de artigos publicados na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce por continente, de 1970 a 2014.

Os grupos de parasitas estudados no escopo da parasitologia evolutiva também foram analisados (**Fig. 6**), e o principal grupo estudado foi Monogenea (13 artigos), seguido de Nematoda (11 artigos) e Myxozoa (8 artigos). Ressalta-se que, em 10 artigos, os principais grupos de helmintos (Monogenea, Digenea, Trematoda, Nematoda e Acanthocephala), os quais foram reunidos de acordo com o critério de cada pesquisador. Em outros artigos, ainda, todos os grupos de parasitas encontrados foram estudados.

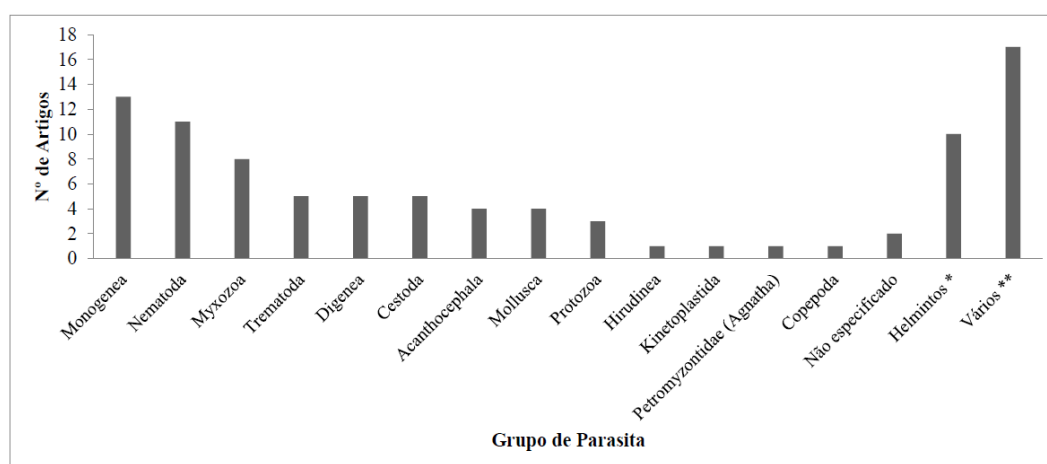


Figura 6: Número de artigos publicados por grupo de parasita estudado, na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce, de 1970 a 2014. * Classificação utilizada em alguns trabalhos para reunir os principais grupos de vermes (Monogenea, Nematoda, Trematoda, Digenea, Cestoda e Acanthocephala). ** Trabalhos que apresentaram diversos grupos de parasitas, além dos helmintos.

Quanto aos grupos de hospedeiros (**Fig. 7**), a ordem de peixes com espécies mais estudadas foi Perciformes (10 artigos), seguida de Cypriniformes (9 artigos) e Cyprinodontiformes (6 artigos). Dentre os artigos estudados, 26 incorporavam espécies de diversas ordens de hospedeiro, principalmente em estudos comparativos como filogenia ou ecologia.

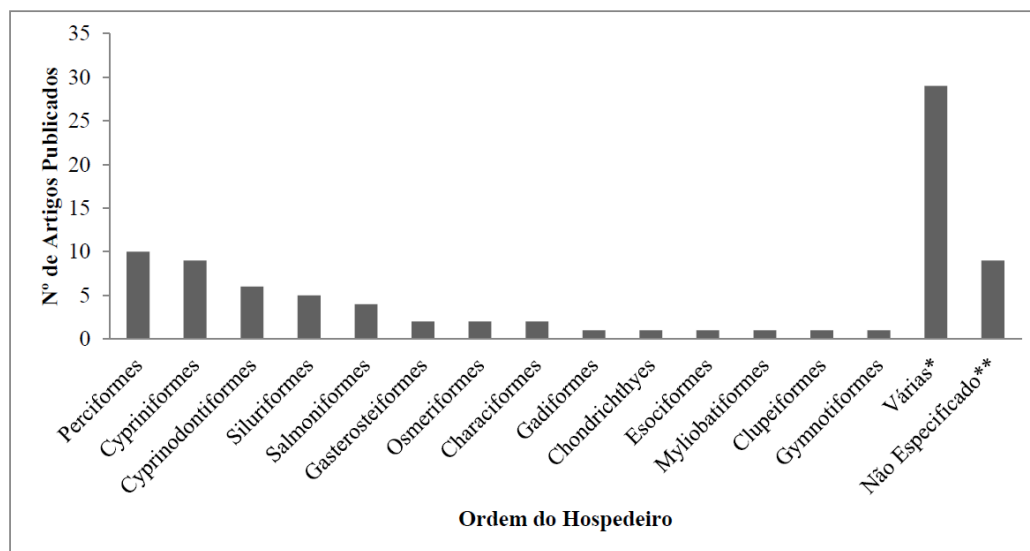


Figura 7: Número de artigos publicados por Ordem de hospedeiro (peixe) estudado, na área de parasitologia evolutiva em peixes de água doce, de 1970 a 2014. * Artigos em que diversas Ordens de hospedeiros foram estudadas. ** A ordem ou espécie do hospedeiro não era relevante ou não foi especificada.

Em relação ao principal tema abordado em cada artigo (**Fig. 8**), os principais assuntos foram Diversidade e Taxonomia (15 artigos cada), seguidos de Ecologia (14 artigos) e Filogenia (12 artigos).

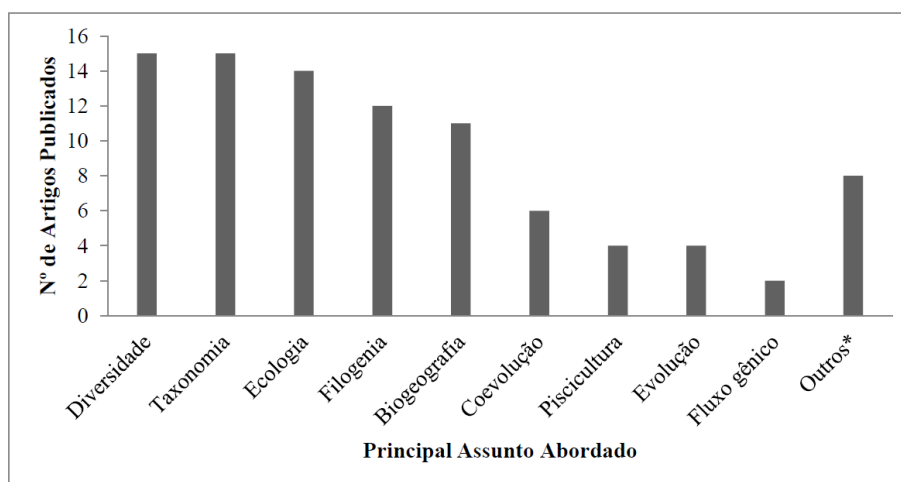


Figura 8: Número de artigos publicados por principal assunto abordado em cada artigo. Todos os artigos abordavam Ictioparasitologia evolutiva, de 1970 a 2014. * Assuntos com apenas um artigo cada.

Os periódicos nos quais os artigos foram publicados também foram quantificados (**Fig. 9**), e o periódico com maior número de publicações sobre o tema foi *Journal of Parasitology* (38 artigos), seguido de *Comparative Parasitology* (13 artigos)

e *Parasitology* (4 artigos). A maioria dos periódicos (19, ao todo) apresentou apenas um artigo publicado na área, dentre os contabilizados nessa pesquisa.

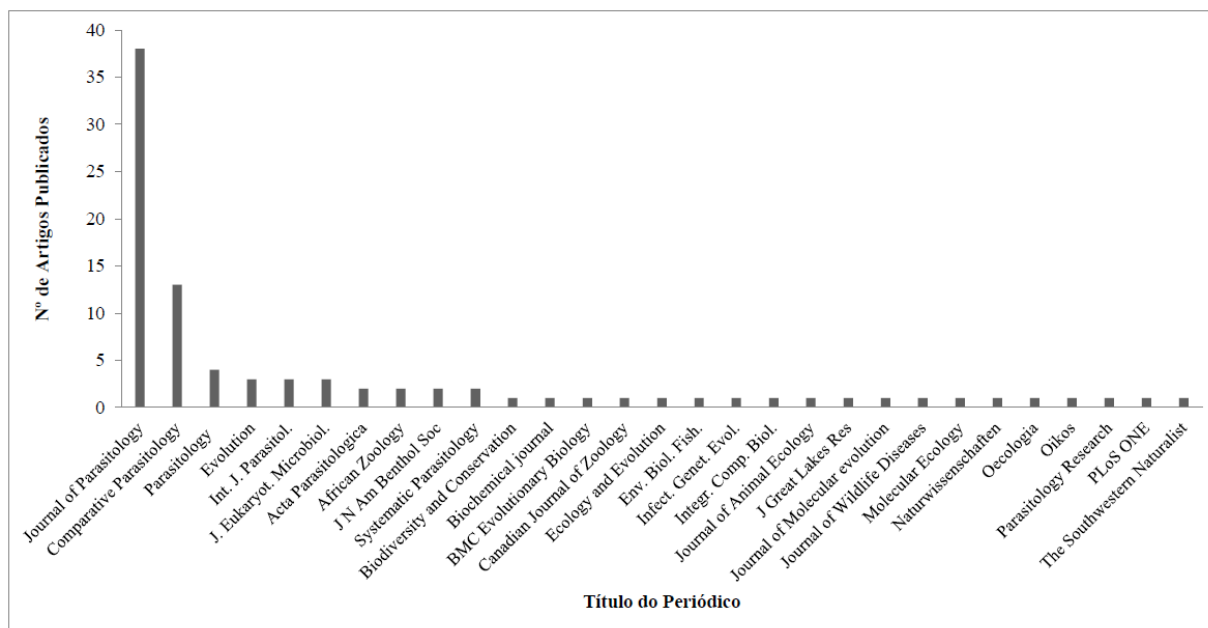


Figura 9: Número de artigos publicados por periódico com o tema ictioparasitologia evolutiva, de 1970 a 2014.

O fator de impacto de cada periódico também foi quantificado (**Fig. 10**), de maneira que a maioria dos artigos (44 artigos), em seus respectivos periódicos, apresentou fator de impacto variando entre 1,01 a 1,50. Ressalta-se, ainda, que 6 artigos foram publicados em periódicos que apresentaram fator de impacto maior que 4,51, o que é considerado bastante relevante.

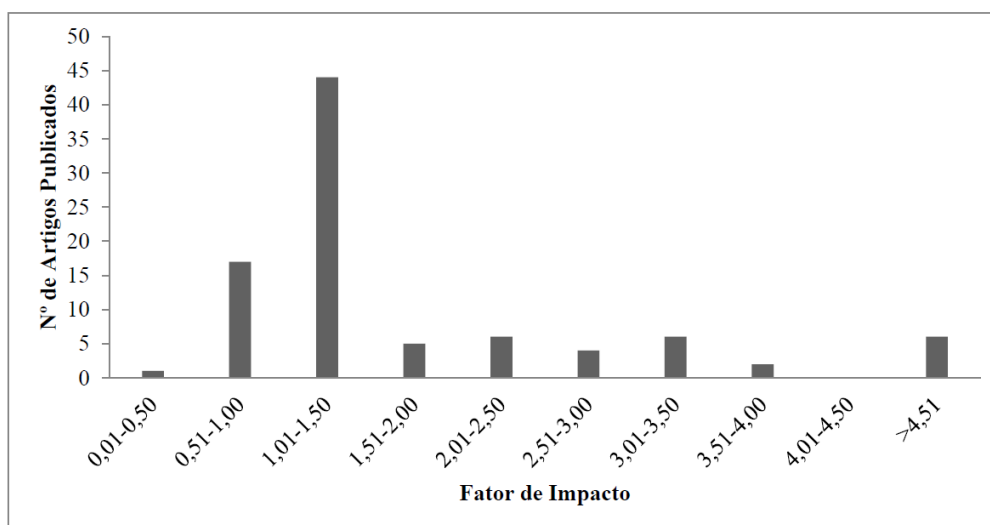


Figura 10: Número de artigos e fator de impacto dos periódicos em que foram publicados, na área de parasitologia evolutiva em peixes, entre 1970 e 2014.

Os artigos encontrados na pesquisa foram classificados de acordo com a base de dados em que estavam cadastrados (**Fig. 11**). Do total de artigos encontrados, a maioria (65 artigos) foram retirados da base de dados BioOne, seguido de Scielo (16 artigos).

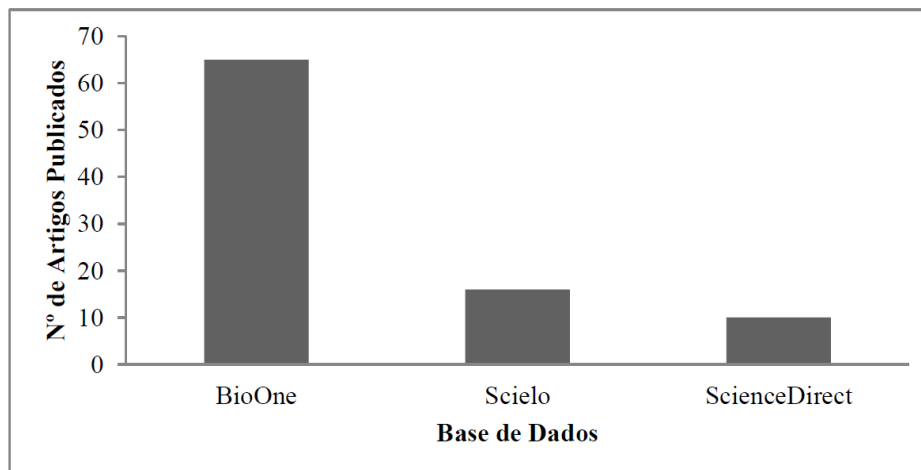


Figura 11: Número de artigos e base de dados em que os periódicos estavam registrados, na área de parasitologia evolutiva em peixes, entre 1970 e 2014.

2.4 DISCUSSÃO

Nas últimas décadas, o número de artigos publicados em revistas científicas a respeito de Ictioparasitologia evolutiva cresceu de maneira significativa. É notável que o interesse em parasitas de peixe têm crescido, principalmente, por conta da importância que a piscicultura tem em alguns países (Portz et al., 2013). Paralelo ao interesse por parasitas, cresce o interesse por outros aspectos relacionados ao parasitismo, tais como evolução e ecologia parasitárias. Tais tendências foram observadas no que se refere ao número de artigos publicados com o tema. Além disso, o aumento no número de artigos pode estar relacionado com outros dois fatores: o desenvolvimento de técnicas de estudo relacionadas à biologia molecular (Bueno-Silva, 2012) e também ao fato de que os periódicos, em todas as áreas de pesquisa, incluindo a ictioparasitologia evolutiva, passaram a ser disponibilizados digitalmente, nas últimas décadas (Karling et al., 2014).

Entretanto, a tendência de crescimento no número de publicações é bastante localizada e concentra-se, principalmente, na América do Norte, América do Sul e

Europa. O país com maior número de artigos publicados na área foi o México. Apesar de o país investir uma porção menor de seu PIB em pesquisa e desenvolvimento quando comparado a países como Brasil e Argentina (RICYT, 2010), o México situa-se próximo, geograficamente, de países como os Estados Unidos e o Canadá, com os quais desenvolvem muitas pesquisas em parceria. Sendo assim, ao observar os autores dos trabalhos em que o país de coleta foi o México, nota-se que os pesquisadores são de países diferentes, muitas vezes dos Estados Unidos, México e Canadá. Estas parcerias podem ser interessantes principalmente pela grande biodiversidade mexicana e pelo clima tropical, que facilita a pesquisa com organismos aquáticos de água doce.

Esse mesmo fator, relacionado à grande biodiversidade e ao clima, justifica o número expressivo de artigos publicados com dados coletados no Brasil e em outros países da América Latina, como Argentina, Chile, Peru e Uruguai. Muitos desses artigos também são frutos de parcerias realizadas entre os centros de pesquisa latino-americanos e países desenvolvidos.

Monogenea foi o grupo mais abundante de parasitas estudados nos artigos sobre ictioparasitologia evolutiva. Esse resultado também foi encontrado por Karling et al. (2014), no estudo sobre ictioparasitologia no Brasil. O grande número de estudos relacionados aos monogenéticos no contexto da parasitologia evolutiva pode ter duas explicações: Monogenea é o grupo mais abundante dentre os parasitos de peixes (Pavanelli, Eiras & Takemoto, 2008); além disso, apresentam ciclo de vida monoxênico e alta especificidade quanto ao hospedeiro, características essas que são interessantes para os estudos evolutivos com o grupo, como a possibilidade de co-evolução (Thatcher, 2006).

Ainda sobre os grupos de parasitos estudados, em vários artigos os autores utilizaram a terminologia ‘helmintos’, para denominar o grupo de parasitos que estavam estudando. Assim, diversos estudos sobre parasitologia evolutiva não são específicos.

Outro padrão semelhante aconteceu com artigos que relataram parasitos dos mais diversos grupos taxonômicos, independente da proximidade filogenética.

É notável o interesse em hospedeiros de importância comercial, como salmoniformes, perciformes (grupo das tilápias), que têm valor por sua utilização como alimentos ou mesmo potencial ornamental. Tais peixes, comuns em pisciculturas, são alvo de estudos relacionados a parasitologia com intuito profilático ou patológico (Martins, 2004; Pavanelli, Eiras & Takemoto, 2008). Como consequência, os parasitas de espécies comerciais são conhecidos e estudos posteriores, incluindo sua história evolutiva, são majoritariamente desenvolvidos nessas espécies de hospedeiros.

Ressalta-se que muitos artigos com a temática ictioparasitologia evolutiva foram realizados de maneira a incorporar vários grupos de hospedeiros; nesses artigos, o objetivo muitas vezes era comparativo ou filogenético, o que mostra outro interesse, além do comercial.

Dentre os artigos encontrados na busca, apenas quatro abordavam como tema principal evolução. A maioria dos artigos trouxe evolução permeando outros assuntos, como diversidade, taxonomia e ecologia. Isso acontece porque os aspectos evolutivos permeiam os outros assuntos a serem pesquisados no campo da parasitologia, uma vez que se trata de um relacionamento bastante íntimo entre indivíduos de duas espécies diferentes (Thatcher, 2006).

Journal of Parasitology foi o periódico com maior número de artigos na área. Trata-se de uma revista internacional, com edições bimensais e com fator de impacto significativo nesta área (1,258). O grande número de artigos publicados na revista pode refletir um interesse dos editores por evolução, mas também pode ser reflexo do grande número de edições publicadas a cada ano pela revista, em comparação com as demais. Além disso, não existe, até o presente momento, uma revista especializada neste assunto, o que concentraria as publicações.

Como *Journal of Parasitology* foi o periódico com maior número de artigos publicados na área, o fator de impacto geral dos periódicos em que os artigos foram publicados ficou, na maioria, entre 1,01 e 1,50. Ainda assim, ressalta-se que alguns artigos foram publicados em revistas de grande impacto, inclusive acima de 5,00 (*Biochemical Journal*, *Evolution*, e *Journal of Animal Ecology*). Isso demonstra que este é um assunto de grande interesse e importância.

A base de dados com maior número de artigos registrados foi BioOne, base que disponibiliza os periódicos perante o pagamento de taxas para acesso e download. Isso também se relaciona com a grande quantidade de artigos publicados pelo periódico *Journal of Parasitology*, os quais foram originalmente indexados na base de dados BioOne. Por outro lado, a base de dados SciELO disponibiliza o acesso aos periódicos gratuitamente, o que pode ter influência quanto a quantidade de artigos acessados.

A relevância e prevalência de publicações se relacionam diretamente com a localização geográfica, biodiversidade da região e com a proximidade dos principais centros de estudo em ictiologia. Destaca-se, ainda, a importância de aprofundar os estudos relacionados à ictioparasitologia evolutiva, uma vez que grande parte da biodiversidade, principalmente nas regiões tropicais, ainda é desconhecida.

REFERÊNCIAS

- Bueno-Silva, L. 2012. Genética molecular e sistemática animal: Um breve histórico, contribuições e desafios. *Estudos de Biologia*, Ambiente Divers. vol. 34, pp. 157-163.
- Eiras, J.C. 1994. *Elementos de Ictioparasitologia*. Fundação Eng. António de Almeida. Porto, Portugal.
- Flegr, J. 2006. Evolutionary parasitology: the development of invasion, evasion, and survival mechanisms. In: *Food consumption and disease risk - consumer pathogen interactions*, Ed. M Potter, 251-270, Woodhead Publishing Limited, Abington Hall, Abington, Cambridge.
- Karling, L. C.; Ueda, B. H.; Takemoto, R. M. & Pavanelli, G.C. 2014. Scientometric Study on the Parasitology of Freshwater fish in Brazil. *Neotropical Helminthology*, vol. 8, pp. 131-140.

- Luque, J. L. 2004. Biologia, Epidemiologia e Controle de Parasitas de Peixes. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*. vol.13, pp. 161-164.
- Martins, M. L. 2004. Manejo sanitário na piscicultura. In: Ranzani-Paiva, M. J. T.; Takemoto & R. M.; Lizama, M. A. P. (Org.), *Sanidade de organismos aquáticos*. São Paulo: Varela, pp. 323-332.
- Pavanelli, G. C.; Eiras, J.C. & Takemoto, R.M. 2008. *Doenças de Peixes: Profilaxia, Diagnóstico e Tratamento*. Maringá, EDUEM.
- Portz, L.; Antonucci, A. M.; Ueda, B. H.; Dotta, G.; Guidelli, G.; Roumbedakis, K.; Martins, M. L.; Carniel, M. K. & Tavechio, W. L. G. 2013. Parasitos de peixes de cultivo e ornamentais. In: Pavenelli, G. C.; Takemoto, R. M. & Eiras, J.C. (Org.). *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil*. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá.
- RICYT (Red Iberoamérica de Indicadores de Ciencia y Tecnología). 2010. *El estado de la ciencia. Principales indicadores Iberoamericanos -Interamericanos*, RICyT, Buenos Aires.
- Snieszko, S.F. 1970. Immunization of Fishes: a Review. *Journal of Wildlife Diseases*, vol. 6, pp. 24-30.
- Sousa, E. C. P. M. & Filho, A. R. T. 1985. *Piscicultura fundamental*. 4 ed. São Paulo: Nobel.
- Thatcher, V.E. 2006. *Amazon Fish Parasites*. Aquatic Biodiversity in Latin America, Pensoft, Sofia-Moscow. vol. 1.

3 TRÊS NOVAS ESPÉCIES DE *Jainus* (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE: ANCYROCEPHALINAE) PARASITAS DE *Moenkhausia* spp. (CHARACIDAE: TETRAGONOPTERINAE) DA REGIÃO NEOTROPICAL

RESUMO

Três novas espécies de *Jainus* (Monogenea: Dactylogyridae) são propostas, todas parasitas de peixes de água doce conhecidos como lambaris: *Moenkhausia* spp. (Characidae: Tetragonopterinae). Essas espécies são provenientes de coletas realizadas no Pantanal Mato-grossense (*Moenkhausia dichroua*) e na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (*Moenkhausia forestii* e *M. aff. intermedia*). As três espécies de Monogenea foram incluídas no gênero *Jainus* pela presença de âncora ventral pequena e truncada, muitas vezes com a raiz profunda contínua a lâmina. Além disso, há grande semelhança das três novas espécies com *Jainus hexops*, pois apresentam órgão copulatório masculino alongado, peça acessória não articulada com a base do OCM, adornos na base do OCM e ganchos de tamanhos e formatos distintos. Entretanto, é apresentada uma nova diagnose para o gênero, pois as três espécies apresentam vagina dextrolateral, enquanto que as demais espécies até então inclusas em *Jainus* apresentam vagina sinistral. Assim, as três novas espécies de *Jainus* se assemelham entre si por apresentarem corpo com formato de disco; vagina dextrolateral, esclerotizada e com abertura ao nível do complexo copulatório; OCM alongado e sinuoso; peça acessória não articulada com a base do OCM, mas com partes articuladas entre si; sete pares de ganchos com três tamanhos diferentes, sendo que o sexto par é notavelmente maior que os demais e se encaixa à âncora dorsal, em que parece auxiliar na atividade preênsil. As três espécies de *Jainus*, entretanto, se diferem pelo formato do complexo copulatório e da vagina, pelo formato das âncoras e barra ventrais e também pelos hospedeiros que parasitam.

Palavras-chave: Taxonomia, Água doce, Emenda na diagnose, Parasita de Peixe, Characidae.

ABSTRACT

Three new species of *Jainus* (Monogenea: Dactylogyridae) are proposed, all parasiting *Moenkhausia* spp. (Characidae: Tetragonopterinae), freshwater fishes. These Monogenea species were collected in Pantanal of Mato Grosso (*Moenkhausia dichroua*) and upper Paraná River floodplain (*Moenkhausia forestii* and *M. aff. intermedia*). Those three species were included in the genus *Jainus* by the presence of small truncated lap anchor, often with profound continuous blade root. There is great similarity of the three new species to *Jainus hexops*, since they have elongated male copulatory organ, nonarticulated accessory piece with the base of the MCO; MCO loud on the base and hook with different sizes and shapes. However, a new diagnosis is presented to the genus *Jainus*, as the three species have dextrolateral the vagina, while the other species previously included in *Jainus* have sinistral vagina. Thus, the three new species resemble one another *Jainus* for presenting disk-like body; vaginal dextrolateral, sclerotized and with opening at the level of copulatory complex; Long and winding MCO; unarticulated accessory piece with the MCO base, but with hinge parts between them; seven pairs of hooks with three different sizes, with the sixth pair is significantly higher than the rest and fits to the dorsal anchor, which seems to assist in gripping activity. The three species of *Jainus*, however, differ by the shape of the copulatory complex and vagina, the shape of anchors and ventral bar and also by hosts that parasitize.

Keywords: Taxonomy, Freshwater, Amended diagnose, Fish Parasite, Characidae.

3.1 INTRODUÇÃO

O gênero *Moenkhausia* Eigenmann, 1908 (Characidae: Tetragonopterinae), apresenta atualmente 76 espécies consideradas válidas (Carvalho et al., 2014). A distribuição do gênero abrange a região neotropical nas bacias cis-andinas, à exceção da Patagônia, sendo que a maior diversidade ocorre nas bacias Amazônica e das Guianas (Lima et al., 2003).

A grande diversidade morfológica dentro de *Moenkhausia* tem levado à sugestão de que esse gênero seja um grande grupo parafilético (Fink & Weitzman, 1974; Costa, 1994; Weitzman & Palmer, 1997), por compartilhar diversas características com outros gêneros dentro de Characidae, embora também seja possível que existam grupos naturais neste gênero (Benine et al., 2004). Inicialmente incluído na subfamília Tetragonopterinae Eigenmann, 1917; *Moenkhausia* agora é considerado *incertae sedis* em Characidae (Lima et al., 2003) devido a dificuldades na identificação de caracteres diagnósticos e no estabelecimento das relações filogenéticas entre as espécies do gênero com as demais desta subfamília.

Conhecidos popularmente como lambaris, as espécies de *Moenkhausia* apresentam hábitos alimentares onívoros e forrageamento ativo (Britski et al., 1998). Dentre as espécies de *Moenkhausia*, foram estudadas neste trabalho as seguintes espécies: *Moenkhausia dichoura*, *M. aff¹. intermedia* e *M. forestii*.

Dentre os parasitas de *Moenkhausia* já descritos, a única espécie de monogenético já registrada foi *Jainus hexops* Kritsky & Leiby, 1972; registro feito por Takemoto et al. (2009), para *Moenkhausia sanctafilomenae*. Por se tratar de um gênero de ampla distribuição geográfica, nota-se que os estudos taxonômicos envolvendo parasitas de *Moenkhausia*, de maneira geral, são raros até o momento.

Nesse contexto, três novas espécies de *Jainus* (Dactylogyridae: Monogenea) são apresentadas, todas parasitas de *Moenkhausia* spp., com uma emenda na diagnose do gênero *Jainus*.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Os espécimes de *Moenkhausia dichoura* (n=70) foram coletados em parceria com o Projeto SISBIOTA (CNPq nº 563243/2010-4), durante o ano de 2012, em lagoas do Pantanal mato-grossense (18° 48' - 19° 25' S e 57° 18' - 57° 43' O). *M. forestii* (n=20) e de *M. aff. intermedia* (n=19), referentes à planície de inundação do alto rio Paraná,

¹ Benine (2003) *apud* Graça & Pavanelli (2007) postulam que *Moenkhausia intermedia*, cuja localidade-tipo é no rio Amazonas, é diferente da do alto rio Paraná, o que justifica a utilização da partícula aff.

foram coletadas em parceria com o projeto PELD/CNPq - Sítio 6 (22°50'-22°70'S e 53°15'-53°40' O), em março e setembro de 2014.

As brânquias dos hospedeiros foram colocadas em formalina 1:4.000. Posteriormente, foi adicionada formalina comercial até obter a concentração aproximada de 5% para a fixação das brânquias e dos parasitas. Alguns espécimes foram corados com Tricrômico de Gomori para estudo da morfologia interna e outros montados em meio Hoyer para visualização das estruturas esclerotizadas, conforme sugerido por Eiras et al. (2006).

Espécimes representativos dos parasitas foram medidos em micrômetros (μm) com o auxílio de ocular micrométrica, a média é seguida da amplitude e do número de espécimes medidos (n) entre parêntesis. As ilustrações foram feitas com a utilização de uma câmara clara acoplada a um microscópio óptico NIKON (Eclipse E200). Posteriormente, os desenhos foram digitalizados e montados utilizando o programa InkScape 0.91.

O holótipo e os parátipos foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Rio de Janeiro, Brasil. Os epítetos específicos de cada espécie descrita serão apresentados na versão a ser submetida à revista, de acordo com o Art. 8 (Apêndice B) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), este trabalho não é considerado uma publicação formal, sendo aqui tratados como *Jainus* sp. n. 1; *Jainus* sp. n. 2 e *Jainus* sp. n. 3.

3.3 RESULTADOS

Monogenea (Van Beneden, 1858)

Dactylogyridae Bychowsky, 1933

Ancyrocephalinae Bychowsky, 1937

3.3.1 *Jainus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968

Emenda no diagnóstico: Dactylogyridae, Ancyrocephalinae. Corpo alongado, piriforme, fusiforme ou em forma de disco, dividido em região cefálica, tronco e haptor, que pode apresentar pedúnculo ou ser contínuo ao corpo. Lobos cefálicos pouco evidentes ou ausentes, assim como as glândulas cefálicas. Dois ou três pares de ocelos, com grande quantidade de grânulos acessórios cefálicos e, muitas vezes, grânulos acessórios dispersos pela região cefálica. Faringe muscular; esôfago bifurcado em dois cecos intestinais que se convergem posteriormente. Testículo único, gônadas em tandem

ou parcialmente sobrepostas. Poro genital ventral, entre a faringe e o complexo copulatório. Órgão copulatório masculino (OCM) e peça acessória articulados ou não na região proximal. Base do complexo copulatório com adornos ou não. Vagina sinistral (Mizelle, Kritsky & Crane, 1968), sinistro-ventral ou dextrolateral. Abertura da vagina aproximadamente na região central do tronco ou na altura do complexo copulatório, geralmente situado na lateral do corpo. Haptor com um par ventral e um par dorsal de âncoras bastante dissimilares. Base bifurcada nas âncoras dorsais, com raiz profunda e raiz superficial bem desenvolvidas. Âncoras ventrais com raiz superficial achatada, geralmente contínua à lâmina da âncora e raiz profunda alongada e cilíndrica. Lâmina das âncoras ventrais reduzidas ou ausentes, aparentemente incorporada à base das âncoras. Presença ou não de adornos esclerotizados no par ventral de âncoras. Filamentos nas âncoras presentes ou não. Duas barras transversais não articuladas, de modo que cada extremidade é conectada com a base de uma âncora. Barra ventral alongada ou em formato de “V” ou “U”, frequentemente com a presença de prolongamentos posteriores ou anteriores. Distribuição e número de ganchos (7 pares) típicos de Ancyrocephalinae, (Mizelle, 1936). Ganchos de tamanho e formato similares ou não. Vitelária distribuída randomicamente no tronco, eventualmente formando padrões mais escuros, ou ainda como duas bandas bilaterais confluentes na região da faringe e na região posterior do tronco. Parasitas de Characiformes Neotropicais.

Comentários. A descrição do gênero foi baseada em duas espécies: *Jainus jainus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968, a espécie tipo para o gênero, parasita de brânquias de *Chalceus macrolepidotus* (Characidae) e *J. robustus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968, parasita de *Creatochanes affinis* (Characidae), ambas espécies da bacia Amazônica. Posteriormente, foram descritas: *J. hexops* Kritsky & Leiby, 1972, parasita de *Astyanax fasciatus*, (Characidae: Tetragonopterinae), na Costa Rica; *J. amazonensis* Kritsky, Thatcher & Kayton, 1980, parasita de *Brycon melanopterus* (Characidae: Tetragonopterinae), também na bacia Amazônica; *J. piava* Karling et al., 2011, parasita de *Schizodon borellii* (Anostomidae), na planície de inundação do alto rio Paraná; *J. iocensis* Cohen, Kohn & Boeger, 2012, para *Salminus brasiliensis* (Characidae), no reservatório da usina de Itaipu, no Rio Paraná; *J. leporini* Abdallah, Azevedo & Luque, 2012, parasita de *Leporinus copelandii* (Anostomidae), no rio Guandu-RJ (Brasil).

Ao comparar as espécies de *Jainus*, nota-se que algumas características variam, como o número de ocelos (dois ou três pares), o tamanho e o formato dos ganchos no haptor, a articulação do OCM com a peça acessória e a localização da vagina (sinistral,

sinistro ventral ou dextrolateral). A característica que se destaca em todas as espécies de *Jainus* consiste na presença de dois pares de âncora bastante dissimilares, com o par ventral de âncoras consideravelmente menor do que o par dorsal. Além disso, todas as espécies são parasitas de brânquias de Characiformes da região Neotropical.

Jainus sp. n.1; *Jainus* sp. n. 2 e *Jainus* sp. n. 3 apresentam todas as características morfológicas conforme a descrição do gênero, com exceção da localização da vagina, que, nas três novas espécies é dextrolateral e se abre na altura do complexo copulatório, enquanto que nas outras espécies de *Jainus* a vagina situa-se sinistral ou sinistro-ventralmente. Tal característica justifica a emenda na diagnose do gênero, visto que as três novas espécies aqui descritas a apresentam e até agora não havia registro de vagina dextrolateral em *Jainus*.

Kritsky et al. (1987) ressuscitaram o gênero *Characidotrema* Paperna & Thurston, 1968, para separar espécies até então descritas como *Jainus*. Ao todo foram realocadas seis espécies (*Characidotrema elongata*; *C. brevipenis*; *C. nursei*; *C. nzoiae*; *C. ruahae* e *C. spinivaginus*) até então consideradas pertencentes ao gênero *Jainus* e foram descritas outras duas espécies (*Characidotrema undifera* e *C. zelotes*). Não foram descritas, até o momento, novas espécies de *Characidotrema*.

Segundo Kritsky et al. (1987), as espécies de *Characidotrema* são parasitas de Characiformes africanos e se diferem de *Jainus* quanto à posição da vagina, que em *Characidotrema* é dextral; quanto ao formato e localização dos ganchos no haptor e também porque todas as espécies de *Characidotrema* apresentam projeções esclerotizadas na barra ventral.

Apesar da semelhança das três novas espécies aqui propostas com o gênero *Characidotrema*, a combinação de características como a presença de projeções nas barras ventrais somada à localização geográfica dos hospedeiros faz com que as três novas espécies aqui descritas apresentem maiores semelhanças com *Jainus*, ainda que o posicionamento dextrolateral da vagina seja distinto das demais espécies de *Jainus* até agora descritas.

3.3.2 *Jainus* sp. n.1 (Fig. 1 - 10)

Localização: Pantanal Matogrossense (18° 48' - 19° 25'S e 57° 18' – 57° 43' O)

Hospedeiro-tipo: *Moenkhausia dichrourea* Kner, 1858

Sítio de infecção: brânquias

Prevalência: 43,24%

Intensidade Média: 2,15 parasitas por hospedeiro

Descrição. (Baseada em 35 espécimes). Corpo em forma de disco, 243 (158-321; n=16) comprimento; 162 (89-259; n=19) largura máxima; composto por região cefálica, tronco e haptor. Órgãos e lobos cefálicos pouco visíveis. Dois pares de ocelos, com grande quantidade de grânulos oculares espalhados pela região cefálica. Faringe circular, 10 (7-14; n=27) diâmetro; esôfago curto e cecos intestinais pouco visíveis. Não apresenta pedúnculo; haptor contínuo ao corpo. Sete pares de ganchos, com lâminas alongadas, pontas recurvadas e filamento medindo menos que a metade da haste do gancho. Sexto par de ganchos bastante desenvolvido, 22 (16-29; n=33) comprimento; pares 1 e 5 de ganchos ventrais sobrepostos à barra ventral, entre as âncoras ventrais, 11 (7-15; n=27) comprimento; os demais ganchos (pares 2; 3; 4 e 7) apresentam-se espalhados ao redor do haptor e possuem tamanho menor em relação aos demais ganchos, 7,5 (5-11, n=32) comprimento. Barra ventral alongada e com proeminência na região central posterior, 14 (11-19; n=21) comprimento e 1,5 (1-3) espessura. Barra dorsal maior do que a ventral e com pequena curvatura na região central, 22 (17-27; n=23) comprimento e 2 (1-3; n=23) espessura. Par dorsal de âncoras com raiz superficial alongada, 20 (16-24; n=33) comprimento e 11 (8-14; n=33) largura, com filamento da âncora atingindo metade do tamanho da lâmina. Par ventral de âncoras com raiz superficial curvada e raiz profunda reta, ambas raízes de tamanho aproximado, 10 (7-16; n=21) comprimento e 7 (5-12; n=17) largura. OCM alongado e sinuoso, 36 (32-40; n=33) comprimento e 2 (1,5-3; n=35) largura. Base do OCM não articulada com a peça acessória e com formato de cone, 12 (8-15; n=35) largura. Peça acessória dividida em duas partes articuladas entre si e com formato de pinça, 33 (28-39; n=32) comprimento e 21 (16-29; n=31) largura. Vagina dextroventral, com abertura dextral na altura do complexo copulatório; 16 (9-26; n=35) comprimento e 20 (15-29; n=35) largura. Gônadas parcialmente sobrepostas; testículo alongado, dorsal e posterior; ovário ventral. Ovo mais longo do que largo, com apêndice terminal em forma de botão, 39 (29-49; n=2) comprimento e 39 (34-44; n=2) largura. Vitelária co-extensiva ao cecos intestinais.

Comentários. *Jainus* sp. n. 1 apresenta todas as características descritas para o gênero. Essa espécie se aproxima de *J. hexops* por apresentar OCM alongado e sinuoso, sem voltas; adornos na base do OCM; peça acessória com duas partes articuladas, mas não articulada com a base do OCM; vagina com partes bastante esclerotizadas; barra dorsal alongada e simples; ganchos de tamanhos e formatos diferentes. Entretanto, *Jainus* sp.n.1 se difere de *J. hexops* pelo formato da peça acessória, que, em *Jainus* sp. n. 1 tem

forma de pinça; pelo formato da barra ventral; pela localização da vagina, que tem abertura sinistral em *J. hexops* e dextrolateral em *Jainus* sp.n. 1 e também pelo formato e tamanho dos ganchos, pois em *Jainus* sp. n.1 o par mais desenvolvido é o sexto, par que se encaixa à barra dorsal em que parece auxiliar na atividade preênsil das âncoras; o que não acontece em *J. hexops*, pois o par de ganchos mais desenvolvido é o sétimo.

3.3.3 *Jainus* sp. n.2 (Fig. 11 - 20)

Localização: Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP) (22°50'-22°70'S e 53°15'-53°40' O)

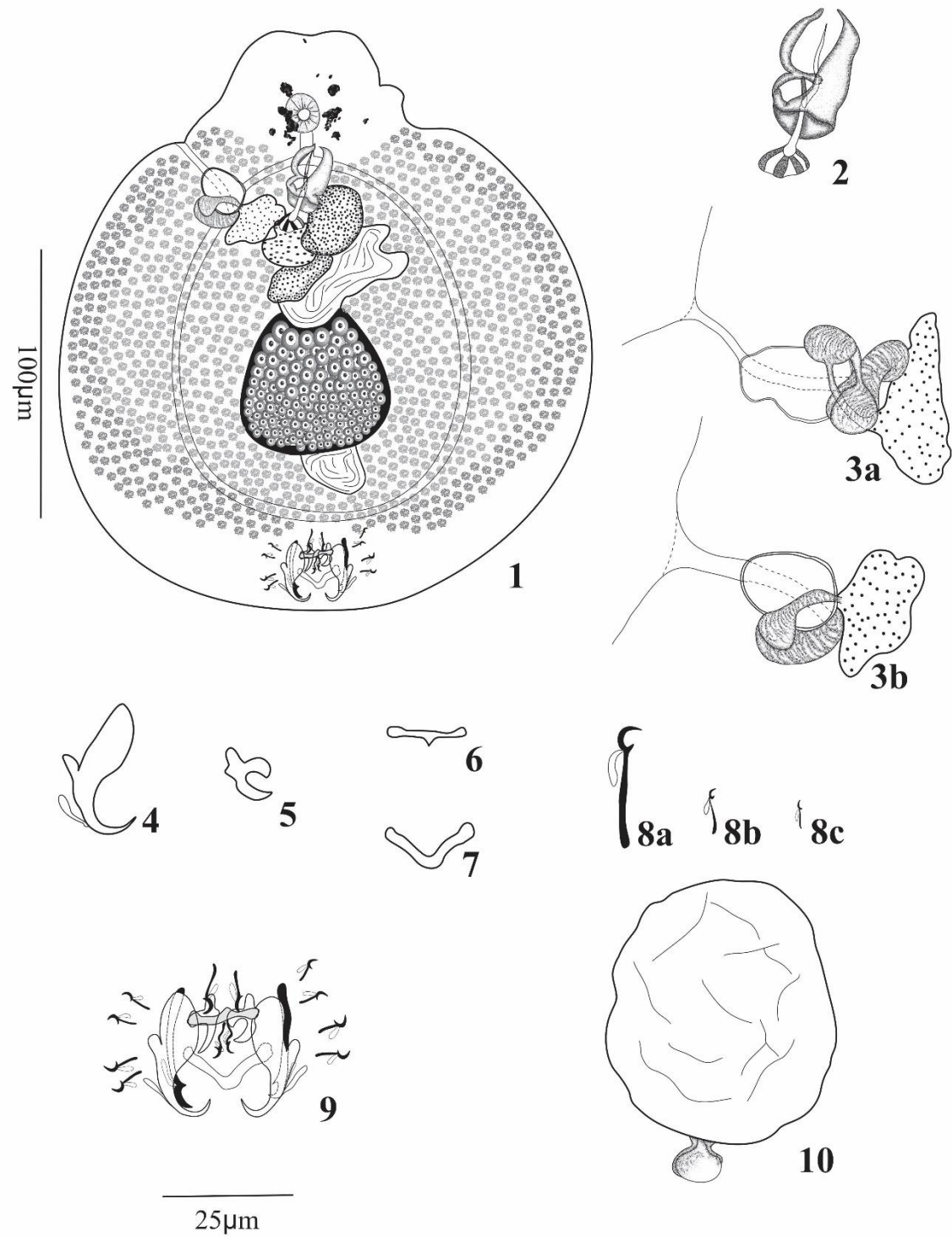
Hospedeiro-tipo: *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009

Sítio de infecção: brânquias

Prevalência: 15 %

Intensidade Média: 3 parasitas por hospedeiro

Descrição. (Baseada em 9 indivíduos). Corpo piriforme, 290 (269-307; n=3) comprimento; 236 (199-276; n=8) largura máxima; composto por região cefálica, tronco e haptor. Região cefálica contínua ao tronco, lobos cefálicos pouco visíveis, órgãos cefálicos presentes. Dois pares de ocelos bem delimitados, sem grânulos oculares espalhados pela região cefálica. Faringe circular, 19 (11-24; n=8) diâmetro; esôfago curto e cecos intestinais pouco visíveis. Não apresenta pedúnculo na região do haptor. Sete pares de ganchos no haptor, com distribuição típica de Ancyrocephalinae; ganchos com lâmina alongada, ponta recurvada e filamento medindo menos que a metade da haste do gancho. Sexto par de ganchos bastante desenvolvido, 22 (20-24; n=7) comprimento; pares 1 e 5 de ganchos ventrais sobrepostos à barra ventral, entre as âncoras ventrais, 12 (10-16; n=7) comprimento; par 1 afilado, com extremidades menos espessas do que a lâmina; os demais ganchos (pares 2; 3; 4 e 7) apresentam-se espalhados ao redor do haptor e são menores do que os outros ganchos; 10 (7-11; n=9) comprimento. Barra ventral alongada e levemente recurvada, com uma proeminência na região central anterior, 18 (11-24; n=8) comprimento e 2,2 (2-3; n=8) largura. Barra dorsal maior do que a ventral, com curvatura na região central e espessamento nas extremidades, 23 (18-29; n=7) comprimento e 2,5 (1,5-3; n=8) largura. Par dorsal de âncoras com raiz superficial alongada, 22 (19-25; n=8) comprimento e 11 (8-15; n=7) largura; filamento da âncora atingindo metade do tamanho da lâmina.

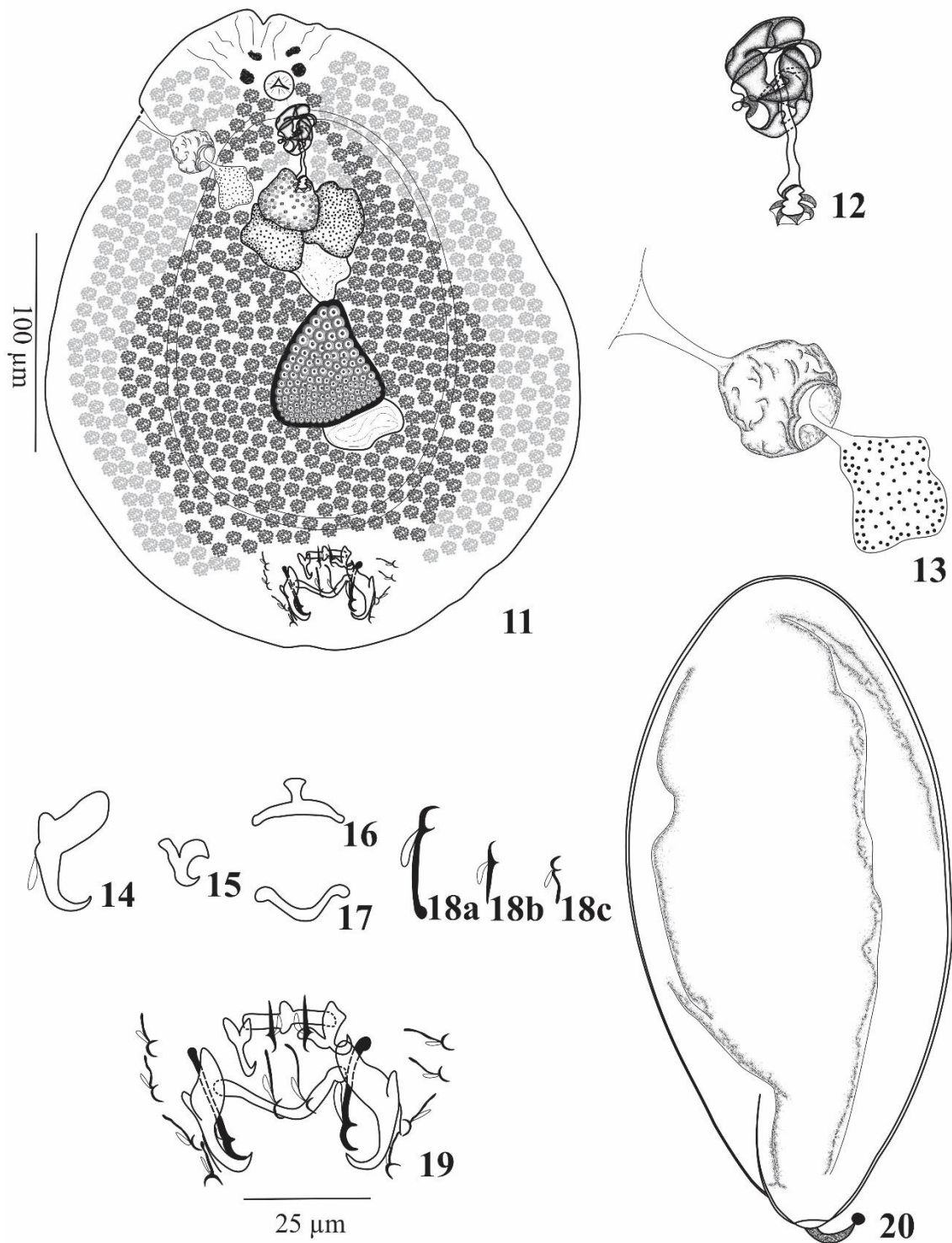


Figuras 1 - 10: *Jainus* sp. n.1; **1.** Desenho composto, vista ventral. **2.** Complexo copulatório. **3a.** Vagina vista lateral. **3b.** Vagina vista ventral. **4.** Âncora dorsal. **5.** Âncora ventral. **6.** Barra ventral. **7.** Barra dorsal. **8a.** Gancho (par 6). **8b.** Gancho (pares 1 e 5). **8c.** Ganchos (pares 2, 3, 4 e 7). **9.** Haptor. **10.** Ovo.

Par ventral de âncoras com raiz superficial curvada e raiz profunda reta, ambas as raízes com tamanho aproximado, 14 (11-18; n=6) comprimento e 7 (5-9; n=7) largura. OCM alongado e sinuoso; 26 (22-31; n=9) comprimento e 2 (1,5-3; n=9) largura. Base do OCM, 10 (7-12; n=9) largura; com forma de cone, com partes mais esclerotizadas e não articulada com a peça acessória. Peça acessória com formato irregular e partes articuladas, 25 (17-29; n=7) comprimento e 10 (7-12; n=9) largura. Vagina pouco esclerotizada dextrolateral, com abertura na altura do complexo copulatório e formato irregular, 23 (19-27; n=8) comprimento e 22 (18-39; n=8) largura. Gônadas parcialmente sobrepostas, testículo alongado e situado dorsalmente em relação ao ovário. Ovo alongado e com apêndice único em forma de gancho na região posterior; 93 (74-123; n=5) comprimento e 49 (43-59; n=5) largura máxima. Grande quantidade de vitelo, co-extensivo aos cecos intestinais.

Comentários. *Jainus* sp. n. 2 apresenta as características descritas para o gênero e, assim como *Jainus* sp. n. 1, se assemelha com *J. hexops* por apresentar OCM alongado e sinuoso, sem voltas; adornos na base do OCM; peça acessória não articulada com a base do OCM; barra dorsal alongada e simples; barra ventral em forma de “T” invertido; ganchos de tamanhos e formatos diferentes. Entretanto, *Jainus* sp. n. 2 se difere de *J. hexops* pelo formato da peça acessória; pela localização da vagina, que é bastante esclerotizada e sinistral em *J. hexops* e pouco esclerotizada e dextrolateral em *Jainus* sp. n.2; pelo formato e tamanho dos ganchos, pois em *Jainus* sp. n.2 o par mais desenvolvido é o sexto, par que se encaixa à barra dorsal em que parece auxiliar na atividade preênsil das âncoras; o que não acontece em *J. hexops*, pois o par de ganchos mais desenvolvido é o sétimo.

Jainus sp. n. 2 também se aproxima de *Jainus* sp. n.1, por apresentar haptor contínuo ao corpo; por apresentarem o sexto par de ganchos bastante desenvolvido e pela posição dextral em que a vagina se abre. Entretanto, *Jainus* sp. n. 2 se diferencia de *Jainus* sp. n. 1 por apresentar as seguintes características: região cefálica contínua ao formato do corpo; lobos e glândulas cefálicas evidentes; ausência de grânulos oculares espalhados pela região cefálica; formato da peça acessória diferente de uma pinça; vagina dextrolateral pouco esclerotizada e com adorno irregular próximo à abertura; barra ventral com grande proeminência central; ovo com formato elíptico, mais longo do que largo e com um único apêndice terminal em forma de gancho; grande quantidade de vitelo, com uma mancha mais escura na região central do corpo.



Figuras 11 - 20: *Jainus* sp. n.2; **11:** Desenho composto, vista ventral. **12.** Complexo copulatório. **13.** Vagina. **14.** Âncora dorsal. **15.** Âncora ventral. **16.** Barra ventral. **17.** Barra dorsal. **18a.** Gancho (par 6). **18b.** Gancho (par 1). **18c.** Ganchos (pares 2, 3, 4, 5 e 7). **19:** Haptor. **20.** Ovo.

3.3.4 *Jainus* sp. n.3 (Fig. 21 - 29)

Localização: Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP) 22°50'-22°70'S e 53°15'-53°40' O)

Hospedeiro-tipo: *Moenkhausia* aff. *intermedia* (Eigenmann, 1908)

Sítio de infecção: brânquias

Prevalência: 5,26 %

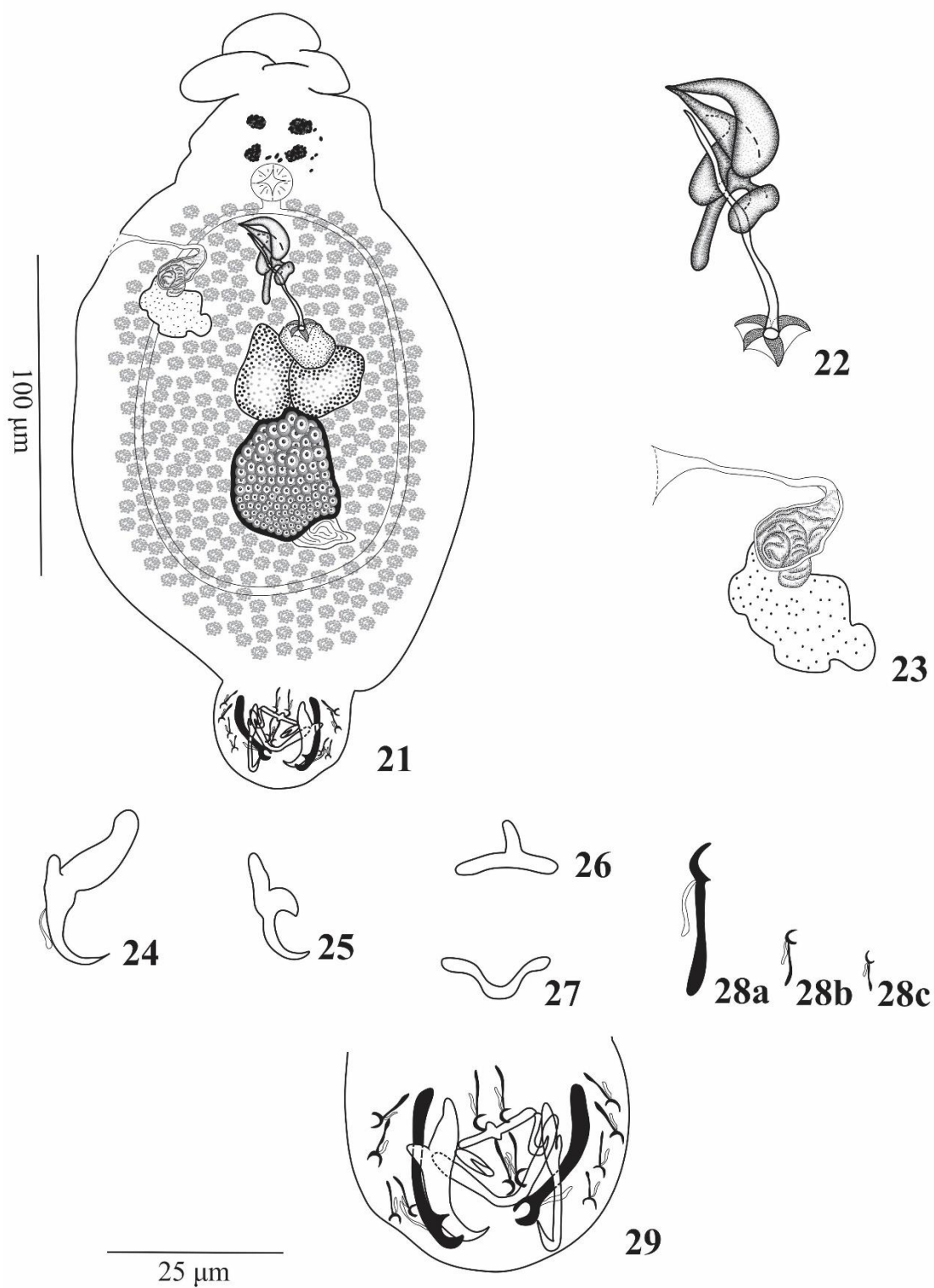
Intensidade Média: 4 parasitas por hospedeiro

Descrição (Baseada em 4 indivíduos): Corpo em forma de disco, mas alongado, 243 (n=1) comprimento, composto por região cefálica, tronco e haptor. Região cefálica proeminente em relação ao corpo, dois ou quatro lobos cefálicos, órgãos cefálicos presentes. Dois pares de ocelos, com grânulos oculares espalhados pela região cefálica até a região do complexo copulatório. Faringe circular, 15 (n=1) diâmetro, esôfago curto e cecos intestinais pouco visíveis. Haptor proeminente em relação ao corpo. Sete pares de ganchos no haptor, com distribuição típica de Ancyrocephalinae; ganchos com lâmina alongada, ponta recurvada e filamento medindo menos que a metade da haste do gancho. Sexto par de ganchos bastante desenvolvido, 22 (19-25; n=4) comprimento; pares 1 e 5 de ganchos situados ventralmente, sobrepondo-se à barra ventral entre as âncoras ventrais, 10 (8-11; n=4) comprimento; os demais ganchos (pares 2; 3; 4 e 7) apresentam-se espalhados ao redor do haptor; 8 (7-9; n=4) comprimento. Barra ventral alongada, com uma proeminência na região central anterior, 12 (10-15; n=3) comprimento; 2,2 (2-3; n=3) largura. Barra dorsal mais longa do que a ventral e com curvatura na região central, de modo que a barra dorsal pode ter formato de V, 18 (17-20; n=4) comprimento; 2,3 (2-3; n=4) largura. Par dorsal de âncoras com raiz superficial alongada, 22 (20-23; n=4) comprimento; 11 (9-13; n=3) largura; com filamento da âncora atingindo metade do tamanho da lâmina. Par ventral de âncoras com raiz estreita de formato aproximado ao da lâmina de um gancho; 11 (10-12; n=3) comprimento; 7,5 (7-9; n=3) largura. OCM alongado e sinuoso, 35 (32-37; n=4) comprimento; 2 (1,5-3; n=4) largura. Base do OCM com forma de funil e porções paralelas à abertura bastante esclerotizadas; 12 (11-14; n=4) largura. Peça acessória não articulada com a base do OCM, mas com duas partes articuladas entre si; 25 (24-27; n=3) comprimento e 17 (15-19; n=3) largura. Vagina esclerotizada dextrolateral, com abertura lateral na altura do complexo copulatório, 14 (13-15; n=3) comprimento; 16 (12-20; n=3) largura. Gônadas parcialmente sobrepostas; testículo alongado e situado dorsalmente em relação ao

ovário. Não foi observado ovo nos espécimes encontrados. Não apresenta grande quantidade de vitelo, mas a vitelária é co-extensiva aos cecos intestinais.

Comentários. *Jainus* sp. n. 3 possui as características do gênero e, assim como *Jainus* sp. n.1 e *Jainus* sp. n. 2 se assemelha a *Jainus hexops* pelo formato do OCM e por apresentar adornos em sua base; por apresentar peça acessória não articulada com a base do OCM; por apresentar barra ventral em formato de “T” invertido e pela presença de ganchos de tamanhos e formatos distintos. Entretanto, *Jainus* sp. n.3 se diferencia de *Jainus hexops* pelo formato da peça acessória, por apresentar vagina dextrolateral e porque em *Jainus* sp. n.3 o par de ganchos mais desenvolvido é o sexto.

Jainus sp. n. 3 também se assemelha a *Jainus* sp. n. 1 e *Jainus* sp. n. 2, por apresentarem o OCM alongado, vagina dextrolateral e por apresentarem o sexto par de ganchos bastante desenvolvido e junto ao par dorsal de âncoras. Entretanto, *Jainus* sp. n. 3 se difere das outras duas novas espécies por apresentar lobos cefálicos evidentes; ausência de glândulas cefálicas; pelo formato e posição da vagina que é bastante esclerotizada em *Jainus* sp. n. 1 e *Jainus* sp.n.3, mas é pouco esclerotizada em *Jainus* sp. n.2 e dextroventral em *Jainus* sp.n.1; pelo formato da peça acessória, com partes proeminentes na porção abaixo da articulação; por apresentar haptor em uma proeminência, diferentemente das outras duas espécies.



Figuras 21 - 29: *Jainus* sp. n.3; 21. Desenho composto, vista ventral. 22. Complexo copulatório. 23. Vagina. 24. Âncora dorsal. 25. Âncora ventral. 26. Barra ventral. 27. Barra dorsal. 28a. Gancho (par 6). 28b. Gancho (pares 1 e 5). 28c. Ganchos (pares 2, 3, 4 e 7). 29. Haptor.

3.4 Chave de identificação para o gênero *Jainus*:

- 1a.** Órgão copulatório masculino (OCM) em forma de tubo alongado, sem voltas; ganchos de tamanhos diferentes; base do OCM em forma de cone, com projeções esclerotizadas irregulares 2
- 1b.** OCM em forma de tubo em espiral com uma volta completa no sentido horário; vagina sinistral 5
- 1c.** OCM alongado, com uma volta completa no sentido horário e meia volta no sentido anti-horário; corpo fusiforme; dois pares de ocelos, sendo o par posterior ligeiramente maior que o anterior; vagina sinistral; haptor com pedúnculo ou proeminência; ganchos similares.7
- 1d.** OCM em forma de tubo, com meia volta no sentido horário e alongado na extremidade; peça acessória não articulada com a base do OCM; gônadas parcialmente sobrepostas; âncoras ventrais com filamento; ganchos semelhantes *Jainus jainus*
- 2a.** Lobos cefálicos bem desenvolvidos; três pares de ocelos, sendo o par central maior que os demais; peça acessória em forma de “U” e não articulada com a base do OCM; pedúnculo curto no haptor; barra dorsal em forma de bastonete; barra ventral com prolongamento central; sétimo par de ganchos bem desenvolvido; terceiro par de ganchos mais espesso que os demais; vagina com abertura sinistral *Jainus hexops*
- 2b.** Vagina com abertura dextrolateral na altura do complexo copulatório; peça acessória não articulada com a base do OCM; gônadas parcialmente sobrepostas; âncoras dorsais com filamento e com raiz superficial bem desenvolvida; sexto par de ganchos bastante desenvolvido, localizado de modo que se encaixa ao par dorsal de âncoras3
- 3a.** Haptor contínuo ao formato do corpo, sem protuberância ou pedúnculo 4
- 3b.** Haptor com pedúnculo ou protuberância; corpo alongado; lobos cefálicos bem desenvolvidos; órgãos cefálicos pouco desenvolvidos; dois pares de ocelos com poucos grânulos dispersos; barra dorsal arqueada, com forma de “U” no centro; barra ventral em forma de “T” invertido. *Jainus sp.n.3*
- 4a.** Corpo arredondado, em forma de disco; lobo e órgãos cefálicos pouco visíveis; dois pares de ocelos, com muitos grânulos espalhados na região cefálica; peça acessória em forma de pinça; barra dorsal em forma de “V”, com extremidades espessas; barra ventral alongada, com as extremidades mais espessas e com pequena protuberância central; ovo arredondado, com apêndice terminal em forma de botão *Jainus sp. n. 1*

4b. Lobos cefálicos pouco desenvolvidos; órgãos cefálicos presentes; dois pares de ocelos, sem grânulos dispersos; peça acessória de formato irregular; vagina pouco esclerotizada, arredondada e com átrio central; barra dorsal arqueada no centro, com extremidades mais espessas; barra ventral ligeiramente arqueada, em forma de “T” invertido com espessamento na extremidade central; primeiro par de ganchos afilado; ovo alongado com apêndice terminal em forma de gancho *Jainus* sp. n.2

5a. Peça acessória articulada com a base do OCM; barra ventral em forma de “V”; âncora ventral com projeções; ganchos similares 6

5b. Peça acessória não articulada com a base do OCM; vagina sinistral ou sinistro ventral; barra ventral com projeções centrais; barra dorsal arqueada e alongada; âncora ventral sem projeções; gônadas em tandem; haptor sem pedúnculo; âncora dorsal sem filamento; ganchos similares, com pares 1 e 5 mais longos que os demais; ovo com processo terminal *Jainus robustus*

6a. Corpo piriforme alongado; lobos e órgãos cefálicos bastante desenvolvidos; dois pares de ocelos, sendo o par posterior maior que o anterior; peça acessória em forma de funil; haptor proeminente; âncoras ventrais com um prolongamento alongado na raiz superficial; gônadas parcialmente sobrepostas; barra dorsal simples, longa e arqueada *Jainus amazonensis*

6b. Corpo piriforme; lobos e órgãos cefálicos pouco desenvolvidos; dois pares de ocelos equidistantes e com tamanho semelhante; peça acessória com formato irregular e extremidades em forma de gancho; âncoras ventrais com esclerotização irregular entre as raízes; barra dorsal alongada, em forma de bastão *Jainus iocensis*

7a. Lobos cefálicos pouco desenvolvidos; peça acessória com duas partes articuladas entre si, mas não articulada com a base do OCM; testículo posterior ao ovário; âncoras dorsais com raiz superficial desenvolvida e truncada; âncoras ventrais pouco espessas; barra dorsal arqueada; barra ventral filamentosa com formato de “U” no centro e com extremidades alongadas; ovo alongado sem filamento *Jainus leporini*

7b. Três ou quatro lobos cefálicos; órgãos cefálicos bem desenvolvidos; peça acessória articulada com a base do OCM; gônadas em tandem; haptor com proeminência; âncoras dorsais com depressão na raiz superficial; âncoras ventrais com raiz profunda evidente; barra dorsal simples e alongada; barra ventral em forma de “V”; ovo esférico, sem adornos; ganchos semelhantes *Jainus piava*

REFERÊNCIAS

- Abdallah, V.D., Azevedo, R. K. & Luque, J.L.F. (2012) Three new species of Monogenea (Platyhelminthes) parasites of fish in the Guandu River, southeastern Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 34, 483-490.
- Benine, R. C., Castro, R. M. C. & Sabino, J. (2004). *Moenkhausia bonita*: a new small characin fish from the Rio Paraguay basin, southwestern Brazil (Characiformes: Characidae). *Copeia*, 2004, 68-73.
- Britski, H. A., Sato, Y. & Rosa, A. B. S. (1998) *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias*: (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco). Brasília: CODEVASF.
- Carvalho, F.R., Sarmiento-Soares, L.M. & Martins-Pinheiro, R.F. (2014) Redescription of *Moenkhausia doceana* (Steindachner, 1877) (Ostariophysi: Characiformes): a Characid from the Northeastern Mata Atlântica ecoregion, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 12, 377-388.
- Cohen, S. C., Kohn, A. & Boeger, W. A. (2012) Neotropical Monogenoidea. 57. Nine new species of Dactylogyridae (Monogenoidea) from the gill of *Salminus brasiliensis* (Characidae, Characiformes) from the Paraná River, State of Paraná, Brazil. *Zootaxa*, 3049, 57-68.
- Costa, W. J. E. M. (1994) Description of two new species of the genus *Moenkhausia* (Characiformes: Characidae) from the central Brazil. *Zoologischer Anzeiger*, 232, 21-29.
- Eigenmann, C. H. (1917) The American Characidae - I. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43, 1-102.
- Eiras, J. C., Takemoro, R. M. & Pavanelli, G. C. (2006) *Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. 2 ed. Editora da Universidade Estadual de Maringá: Maringá.
- Fink, W. L. & Weitzman, S. H. (1974) The so-called Cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 172, 1-46.
- Graça, W. J., Pavanelli, C. S. (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Maringá: Eduem.
- ICZN (1999) International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition. XXIX, 306 pp. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Karing, L. C., Bellay, S., Takemoto, R. M. & Pavanelli, G. C. (2011). A new species of *Jainus* (Monogenea), gill parasite of *Shizodon borelli* (Characiformes, Anostomidae) from the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 33, 277-231.

Kritsky, D. C. & Leiby, P.D. (1972) Dactylogyridae (Monogenea) from the Freshwater Fish, *Astyanax fasciatus* (Cuvier), in Costa Rica, with descriptions of *Jainus hexops* sp. n., *Urocleidoides costaricensis*, and *U. heteroancistrum* combs, n. *The Helminthological Society of Washington*, 39, 227-230.

Kritsky, D.C., Thatcher, V.E. & Kayton, R. J. (1980) Neotropical Monogenoidea. 3. Five new species from South America from the proposal of *Tereancistrum* gen. n. and *Trinibaculum* gen. n. (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). *Acta Amazonica*, 10, 411-417.

Kritsky, D. C.; Kulo, S.D. & Boeger, W.A. (1987). Resurrection of *Characidotrema* Paperna and Thurston, 1968 (Monogenea: Dactylogyridae) with description of two new species from Togo, Africa. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 54, 175-184.

Lima, F. C. T., Malabarba, L. R., Buchup, P. A., Da Silva, J. F. P., Vari, R. P., Harold, A., Benine, R. C., Oyakawa, O. T., Pavanelli, C. S., Menezes, N. A., Lucena, C. A. S., Reis, R. E., Langeani, F., Casatti, L., Bertaco, V. A., Moreira, C. R. & Lucinda, P. H. F. (2003) Genera *Incertae Sedis* in Characidae. Pp. 106-169. In: Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferrari JR., C. J. (eds.), *Check List of the Freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre.

Mizelle, J.D. (1936) New species of trematodes from the gills of Illinois fishes. *American Midland Naturalist*, 17, 785-806.

Mizelle, J. D., Kritsky, D. C. & Crane, J. W. (1968) Studies on Monogenetic Trematodes. XXXVIII. Ancyrocephalinae from South America with the proposal of *Jainus* gen. n. *American Midland Naturalist*, 80, 186-198.

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 of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 691-705.

Weitzman, S. H. & Palmer, L. (1997) A new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from the Neblina region of Venezuela and Brazil, with comments on the putative 'rosy tetra clade'. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7, 209-242.

4 NOVA ESPÉCIE DE *Gyrodactylus* (MONOGENEA: GYRODACTYLIDAE) E REGISTRO DE OCORRÊNCIA DE *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky & Fritts, 1970 EM TETRAGONOPTERINAE (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) DA REGIÃO NEOTROPICAL

RESUMO

Uma nova espécie de *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae: Monogenea) é proposta, parasita de brânquias de *Astyanax altiparanae* e *Moenkhausia forestii*, ambas espécies da planície de inundação do alto Rio Paraná. A nova espécie pode ser definida pela combinação das seguintes características: órgão copulatório ventral e dextrolateral, circular e com espículas dispostas radialmente; haptor com dezesseis ganchos semelhantes e filamento com volta única; âncoras sem filamentos, unidas desde a raiz por uma barra com escudo. Para os mesmos hospedeiros, é registrada *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae: Monogenea) em novo hospedeiro, em nova região geográfica e em novo sítio de infecção.

Palavras-chave: Taxonomia, Água doce, Parasite, *Moenkhausia forestii*, *Astyanax altiparanae*.

ABSTRACT

Gyrodactylus sp. n. (Gyrodactylidae: Monogenea) is proposed, *Astyanax altiparanae* and *Moenkhausia forestii* parasite, both hosts species from the upper Paraná River floodplain. *Gyrodactylus* sp. n. can be defined by the combination of the characters: circular dextrolateral and ventral copulatory organ, with radially arranged spicules; haptor with sixteen hooks, similar and filament with single loop; anchors without filaments, joined from the root by a shield bar. For the same hosts, is recorded *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae: Monogenea) in new host, new geographic area and new infection site.

Keywords: Taxonomy, Freshwater, Parasite *Moenkhausia forestii*, *Astyanax altiparanae*.

4.1 INTRODUÇÃO

Gyrodactylidae (Van Beneden & Hesse, 1863) é uma das maiores e mais biodiversas famílias da Classe Monogenea, com mais de 500 espécies descritas (Kritsky et al., 2013). Os girodactilídeos são principalmente parasitas de superfície externa (tegumento e brânquias) de peixes actinoptérigeos. Reproduzem-se por hiperviviparidade, apresentam extensa distribuição geográfica e grande importância ecológica, como no controle populacional de hospedeiros (Kritsky et al., 2013).

Considerando a alta diversidade de peixes da Região Neotropical, estimada em 25% da diversidade total mundial de peixes (Vari & Malabarba, 1998), há um grande

número de potenciais hospedeiros para os girodactilídeos, ainda que muitas espécies de parasitas ainda não tenham sido descritas ou observadas. De acordo com Bakke et al. (2002) estima-se que, somente considerando o gênero *Gyrodactylus*, existam mais de 20.000 espécies não descritas.

Dentre os peixes existentes na região Neotropical, Characiformes é o grupo dominante em água doce na América do Sul, sendo Characidae a maior família desta ordem (Britski et al., 1999). No Brasil, algumas espécies de peixes são amplamente distribuídas, como *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 e *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009, que são conhecidas como lambaris ou piabas (Benine et al., 2009).

Astyanax altiparanae distribui-se pela Bacia do alto rio Paraná (Graça & Pavanelli, 2007) e na bacia do rio Iguaçu (Graça & Pavanelli, 2002), é encontrada em rios, lagoas e canais, alimenta-se de algas e larvas de insetos (Hahn et al., 2004).

Moenkhausia forestii tem hábitos bentopelágicos e se distribui pelas bacias dos rios Paraguai (nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), Baía (alto Rio Paraná, em Batayporã, Mato Grosso do Sul) e Paraná (Porto Rico, Paraná) (Benine et al., 2009).

Kritsky & Fritts (1970) descreveram duas espécies de Gyrodactylidae no tegumento de *Astyanax fasciatus* (Cuvier) na Costa Rica, sendo elas: *Anacanthocotyle anacanthocotyle* e *Gyrodactylus neotropicalis*. Estas mesmas espécies foram registradas por Mendoza-Franco et al. (1999) no México, também em *Astyanax fasciatus*.

Jara (1986) descreveu uma nova ocorrência do gênero *Anacanthocotyle* para *Bryconamericus peruanus*, no Peru. Entretanto, o autor cita apenas a ocorrência de uma nova espécie para o gênero, tratando-a como *Anacanthocotyle* sp., sem identificar em nível específico. Sendo assim, até o presente momento, o gênero *Anacanthocotyle* é composto apenas por sua espécie tipo, *A. anacanthocotyle*. Além disso, até então, não há espécies de Gyrodactylidae registradas ou descritas para espécies de *Moenkhausia*.

Assim, é apresentada uma nova espécie do gênero *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae: Monogenea) e registrar nova ocorrência de *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Gyrodactylidae: Monogenea) em novas espécies de hospedeiros, novo sítio de infecção e nova região geográfica, ambas parasitas de *Astyanax altiparanae* e de *Moenkhausia forestii*.

4.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Astyanax altiparanae (n=19) e *Moenkhausia forestii* (n=20) foram coletados na planície de inundação do alto Rio Paraná (22°45'S e 53°16'W), em parceria com o projeto Pesquisas Ecológicas de longa Duração (PELD)/CNPq - Sítio 6, em março e setembro de 2014.

As brânquias dos hospedeiros foram colocadas em formalina 1:4.000 e posteriormente preservadas em solução de formalina 5% para a fixação das brânquias e dos parasitas. Os monogenéticos foram triados sob microscópio estereoscópio e após coletados foram fixados e conservados em formalina 5%, alguns espécimes serão corados com Tricrômico de Gomori para estudo da morfologia interna e outros montados em Hoyer para visualização das estruturas esclerotizadas, conforme sugerido por Eiras et al. (2006).

Espécimes representativos dos parasitas foram medidos em micrômetros (μm) com o auxílio de ocular micrométrica, a média é seguida da amplitude e do número de espécimes medidos (n) entre parênteses. As ilustrações foram feitas com a utilização de uma câmara clara acoplada ao microscópio óptico NIKON (Eclipse E200). Posteriormente, os desenhos foram digitalizados e montados utilizando o programa InkScape 0.91.

O holótipo e os parátipos foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Rio de Janeiro, Brasil.

O epíteto específico da espécie de *Gyrodactylus* descrita será apresentado na versão a ser submetida à revista, pois, de acordo com o Art. 8 (Apêndice B) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), este trabalho não é considerado uma publicação formal, sendo aqui tratados como *Gyrodactylus* sp. n.

4.3 RESULTADOS

Monogenea (Van Beneden, 1858)

Gyrodactylidae (Van Beneden & Hesse, 1863)

Gyrodactylinae (Fuhrmann, 1928)

4.3.1 *Gyrodactylus* sp. n. – (Fig. 1 - 4)

Localização: Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP); (22°45'S e 53°16'W).

Hospedeiros: *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 e *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009

Sítio de infecção: brânquias

Prevalência: 2,27 % em *Astyanax altiparanae*; 10% em *Moenkhausia forestii*.

Intensidade Média: 1 parasita por hospedeiro em *Astyanax altiparanae*; 2,5 em *Moenkhausia forestii*.

Descrição. (Baseada em 6 espécimes). Corpo alongado; 368 (324-427; n=6) comprimento; 128 (89-142; n=6) maior largura, próxima à região central. Tegumento espesso. Região cefálica bilobada, com glândulas cefálicas perspícuas. Espículas na região cefálica ausentes. Olhos ausentes. Faringe muscular, com abertura na região ventral e anterior, 30 (23-34; n=5) comprimento; 43 (38-54; n=5) largura. Órgão copulatório esférico, situado ventralmente, próximo à região faríngea, com 17 adornos dispostos radialmente; 16 (15-17; n=2) diâmetro. Cecos intestinais confluentes, estendendo-se até aproximadamente dois terços do comprimento corporal total. Pedúnculo alongado. Haptor com abertura posterior ou póstero-ventral; 73 (64-83; n=6) comprimento; 72 (68-89; n=6) largura. Par de âncoras único; 40 (26-44; n=6) comprimento; 30 (24-34; n=6) largura. Âncoras unidas desde a raiz por uma placa com duas partes mais esclerotizadas, uma situada ventralmente e outra dorsalmente; 15 (13-17; n=5) largura; 12 (11-16; n=4) comprimento; 16 ganchos com tamanho e formato semelhantes, dispostos radialmente no haptor, com distribuição holocêntrica e com as lâminas voltadas para a extremidade posterior, 26 (24-29; n=6) comprimento. Filamento do gancho atingindo menos da metade do comprimento das hastes e com uma volta; 6 (5-8; n=6) comprimento. Filamentos secundários nos ganchos não evidentes. Apresenta hiperviviparidade, com número máximo observado de três gerações em um único indivíduo.

Comentários. A nova espécie de *Gyrodactylus* pode ser definida pela combinação das seguintes características: órgão copulatório esférico, ventral, próximo à região faríngea, com adornos dispostos radialmente; par único de âncoras, unidas desde a raiz por uma placa; dezesseis ganchos com tamanho e formato semelhante, dispostos radialmente no haptor, com distribuição holocêntrica.

As espécies do gênero *Gyrodactylus* (Nordmann, 1832) reúnem as seguintes características: viviparidade; pedúnculo conspícuo; órgão copulatório representado apenas pela porção masculina, muscular, bulboso e com espinhos; esclerito no haptor ausente; âncoras ventrais presentes; barra superficial presente, com forma de bastão,

com ou sem escudo; parasitas de brânquias e superfícies externas de Clupeiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes, Siluriformes, Characiformes (Thatcher, 2006).

Gyrodactylus sp. n. se assemelha a *Gyrodactylus neotropicalis* Kritsky & Fritts, 1970, espécie descrita para *Astyanax fasciatus* (Cuvier). Por apresentarem órgão copulatório esférico, com pequenos e numerosos espinhos; órgão copulatório situado na região ventral, próximo à faringe, levemente à direita; no haptor, presença de âncoras sem filamento; barra superficial com extremidades mais largas e presença de escudo na barra, com partes mais esclerotizadas. Além disso, as duas espécies são parasitas de *Astyanax* sp.

Entretanto, *Gyrodactylus* sp. n. se difere de *G. neotropicalis* pois: as glândulas cefálicas em *Gyrodactylus* sp. n. são conspícuas; o escudo formado entre as duas âncoras se inicia próximo à raiz das âncoras, diferente de sua congênica, na qual o escudo se situa abaixo da raiz profunda; os ganchos, em *Gyrodactylus* sp. n. apresentam filamento com apenas uma única volta.

Monogenea (Van Beneden, 1858)

Gyrodactylidae (Van Beneden & Hesse, 1863)

Isancistrinae (Fuhrmann, 1928)

4.3.2 *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky & Fritts, 1970 (Fig. 5 - 7)

Localização: Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP); (22°45'S e 53°16'W).

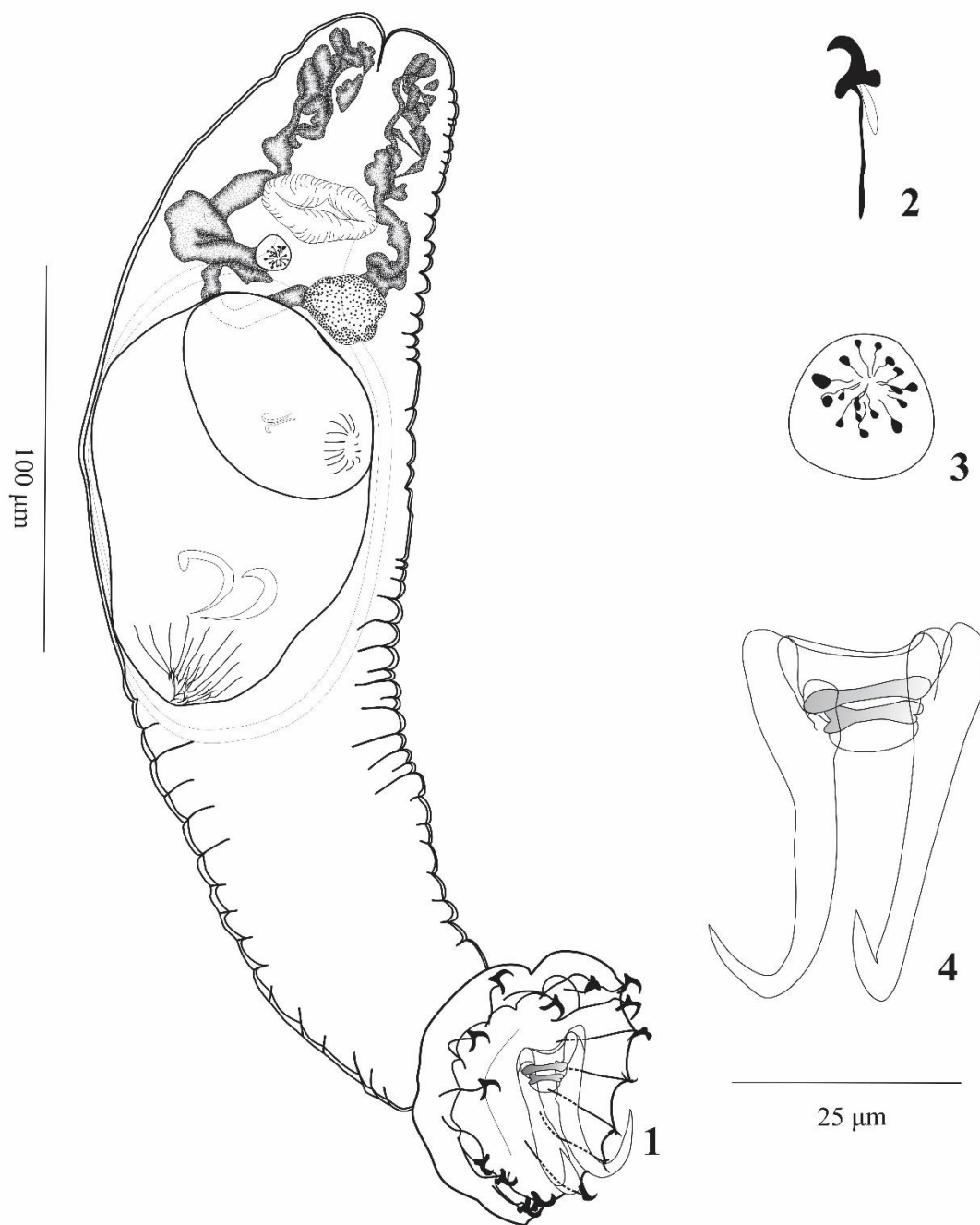
Hospedeiros: *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 e *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009

Sítio de infecção: brânquias

Prevalência: 4,54 % em *Astyanax altiparanae*; 5% em *Moenkhausia forestii*.

Intensidade Média: 25,5 parasitas por hospedeiro em *Astyanax altiparanae*; 3 em *Moenkhausia forestii*.

Descrição. (Baseada em 28 espécimes). Corpo alongado, 269 (202-422; n=28) comprimento; 90 (60-115; n=28) maior largura, próxima à região central. Tegumento espesso. Região cefálica bilobada, com glândulas cefálicas perspícuas. Espículas na região cefálica ausentes. Olhos ausentes. Faringe muscular, com abertura na região ventral e anterior, 28 (23-34; n=26) comprimento; 31 (24-44; n=26) largura. Órgão copulatório esférico, situado ventralmente e próximo ao bulbo faríngeo, com adornos



Figuras 1 - 4: *Gyrodactylus* sp. 1. Desenho composto; vista ventral. 2. Órgão copulatório. 3. Gancho. 4. Âncoras e placa no haptor.

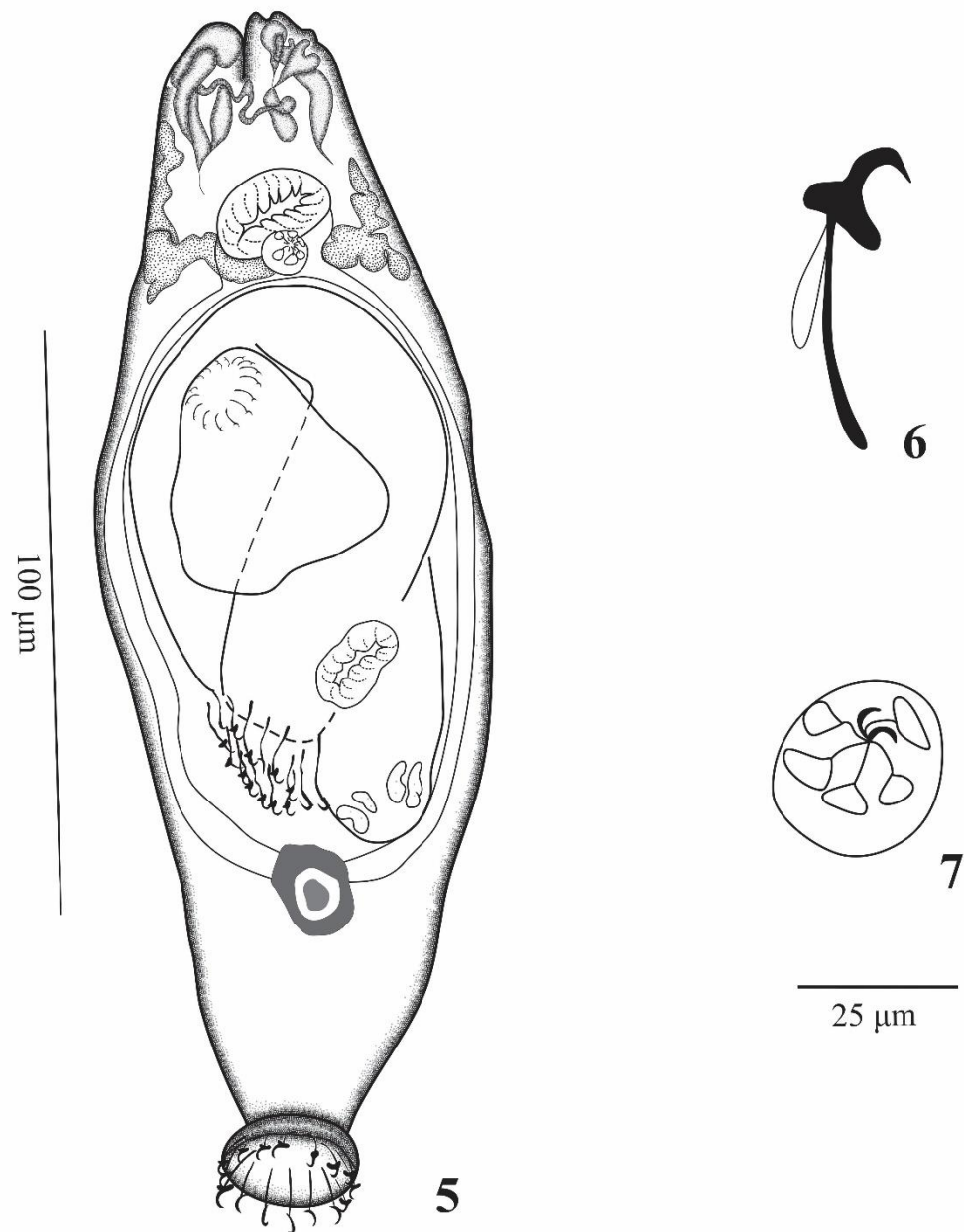
arranjados em dois feixes; 12 (8-19; n=25) diâmetro. Cecos intestinais confluentes, estendendo-se até aproximadamente dois terços do comprimento corporal total. Pedúnculo alongado. Haptor com abertura posterior ou póstero-ventral; 26 (19-35; n=27) comprimento; 43 (35-59; n=27) largura. Âncoras e barras ausentes. Dezesseis ganchos com tamanho e formato semelhantes, dispostos radialmente no haptor, de maneira holocêntrica e com as lâminas voltadas para a extremidade posterior, 17 (15-23; n=27) comprimento. Filamento do gancho atingindo mais da metade do comprimento da haste e com uma volta; 5 (3-6; n=21) comprimento. Filamentos secundários nos ganchos não evidentes. Apresenta hiperviviparidade, com número máximo observado de três gerações em um único indivíduo.

Comentários. Os espécimes de *Anacanthocotyle anacanthocotyle* foram identificados de acordo com as características morfológicas apresentadas por Kritsky & Fritts (1970); a espécie se caracteriza por apresentar: hiperviviparidade; região cefálica bilobada; ausência de âncoras e barras; dezesseis ganchos na região do haptor dispostos radialmente, de maneira holocêntrica. *A. anacanthocotyle* é a única espécie descrita até o momento para o gênero.

Kritsky & Fritts (1970), citam e ilustram a presença de espículas na região cefálica, uma em cada lobo cefálico. Entretanto, tais espículas não foram observadas nos espécimes aqui analisados. No trabalho de Mendoza-Franco et al. (1999), *A. anacanthocotyle* é citada, ilustrada e registrada em uma nova localidade sem que as espículas cefálicas sejam mencionadas. Assim, assume-se que tal carácter não é relevante o suficiente para que seja justificada uma nova espécie.

Sendo assim, *Anacanthocotyle anacanthocotyle* foi encontrada em novos hospedeiros: *Astyanax altiparanae* e *Moenkhausia forestii*. O hospedeiro tipo é *Astyanax fasciatus* (Cuvier) e no trabalho de Mendoza-Franco et al. (1999), *A. anacanthocotyle* também é descrita para a mesma espécie de hospedeiro, mas em nova localidade. A única ocorrência para *Anacanthocotyle* na América do Sul até o momento foi feita por Jara (1986), parasitando *Bryconamericus peruanus*, no Peru.

Os espécimes de *A. anacanthocotyle* aqui considerados são provenientes de hospedeiros da Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP), o que amplia a distribuição geográfica a partir dos dados apresentados por Kritsky & Fritts (1970), pois a espécie foi originalmente registrada na Costa Rica. No trabalho de Mendoza-Franco et al. (1999), o registro foi feito para a Península de Yucatan, no México. Na América



Figuras 5 - 7: *Anacanthocotyle anacanthocotyle*. 5. Desenho composto; vista ventral. 6. Gancho. 7. Órgão copulatório.

Latina, Jara (1986) é a única ocorrência do gênero *Anacanthocotyle*; entretanto, conforme citado anteriormente, trata-se de uma nova espécie, até então não descrita.

Além disso, os espécimes de *A. anacanthocotyle* estudados aqui foram encontrados nas brânquias, enquanto que o sítio de infecção apresentado por Kritsky & Fritts (1970), na descrição da espécie, é a superfície corporal externa. Já Mendoza-Franco et al. (1999) registram esta espécie parasitando as nadadeiras do hospedeiro.

Assim, é possível notar que estudos relacionados à taxonomia e sistemática, a fim de conhecer a biodiversidade de monogenéticos ainda são necessários, devido principalmente à grande diversidade apresentada pelo grupo. Além disso, tais estudos são a base para estudos posteriores, que incluem ecologia, evolução e ainda como indicadores biológicos de espécies de hospedeiros.

REFERÊNCIAS

- Bakke, T.A., Harris, P.D. & Cable, J. (2002) Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans. *International Journal for Parasitology*, 32, 281-308.
- 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.
- Britski, H. A., Silmon, K. Z. S. & Lopes, B. S. (1999) *Peixes do Pantanal*: manual de identificação. Brasília, DF: Embrapa. Serviço de Produção de Informação, SPI.
- Eiras, J. C., Takemoto, R. M. & Pavanelli, G. C. (2006) *Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. Editora da Universidade Estadual de Maringá: Maringá.
- Garutti, V. & Britsky, H.A. (2000) Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei: Characidae) da bacia do alto rio Paraná e considerações sobre as demais espécies do gênero na bacia. *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia, Série Zoológica*, Porto Alegre, 13, 65-88.
- Graça, W. J. & Pavanelli, C. S. (2002) *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Characidae) in the Iguaçu river basin. *Acta Scientiarum Biological Science*, 24, 451-453.
- Hahn, N. S., Fugi, R. & Andrian, I.F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. (Ed.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- ICZN (1999) International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition. XXIX, 306 pp. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.

- Jara, C.A. (1986) Finding of *Gyrodactylus* sp. and *Anacanthocotyle* sp. (Monogenea, Gyrodactylidae) in fishes from the Moche River, Trujillo, Peru. *Hidrobios*, 10, 8–16.
- Kritsky, D.C & Fritts, T.H. (1970) Monogenetic Trematodes from Costa Rica with the Proposal of *Anacanthocotyle* gen. n. (Gyrodactylidae: Isancistrinae). *The Helminthological Society of Washington*, 37, 63-68.
- Kritsky, D.C., Boeger, W.A., Mendoza-Franco, E.F. & Vianna, R.T. (2013) Neotropical Monogeneoidea. 57. Revision and phylogenetic position of *Scleroductus* Jara & Cone, 1989 (Gyrodactylidae), with descriptions of new species from the Guatemalan chulin *Rhamdia guatemalensis* (Günther) (Siluriformes: Heptapteridae) in Mexico and the barred sorubim *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) (Siluriformes: Pimelodidae) in Brazil. *Systematic Parasitology*, 84, 1-15.
- Mendoza-Franco, E.F., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C. & Vargas-Vázquez, J. (1999) Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica*, 46, 267-273.
- Thatcher, V.E. (2006) *Amazon Fish Parasites*. Aquatic Biodiversity in Latin America, Pensoft, Sofia-Moscow.
- Vari, R. P. & Malabarba, L. R. (1998) Neotropical ichthyology: An overview. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. P.; Vari, Z.M.S; Lucena & Lucena, C.A.S. (eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre.

5 ANÁLISE EVOLUTIVA E ECOLÓGICA DA RELAÇÃO PARASITA-HOSPEDEIRO EM MONOGENEA (PLATYHELMINTHES) PARASITAS DE TETRAGONOPTERINAE (CHARACIDAE: CHARACIFORMES)

RESUMO

Parasitas e seus hospedeiros se relacionam de diversas maneiras, de acordo com a estratégia de vida adotada por cada espécie de parasita. Existem parasitas generalistas, encontrados em diferentes espécies, com parentesco evolutivo distante; mas também existem parasitas especialistas, que estão adaptados apenas ao recurso encontrado em um único hospedeiro. Monogenea é uma das classes mais abundantes de parasitas de peixe e, historicamente, é conhecida por apresentar espécies bastante especialistas. Assim, foi investigada a ocorrência de parasitas da mesma espécie em hospedeiros de espécies diferentes, analisando o tipo de relacionamento estabelecido entre eles. Foram encontradas duas espécies de Monogenea que compartilhavam hospedeiros. *Jainus* spp. 1, 2 e 3 foram identificadas e consideradas como espécies novas, apresentando alta especificidade quanto ao hospedeiro, mas baixa plasticidade fenotípica. *Anacanthocotyle anacanthocotyle* e *Gyrodactylus* sp. n. foram encontradas em *Astyanax altiparanae* e *Moenkhausia forestii*. Assim, notam-se diferenças quanto à plasticidade fenotípica (*Ecological fitting*), pois *Jainus* spp. 1, 2 e 3 são mais especialistas e apresentam menor plasticidade fenotípica do que *A. anacanthocotyle* e *Gyrodactylus* sp., espécies que parasitam hospedeiros de espécies diferentes.

Palavras-chave: Ictioparasitologia; Monogenéticos; Relações Ecológicas; Relações Evolutivas.

ABSTRACT

Parasites and their hosts establish different kinds of relationships, according to the life strategy adopted by each species of parasite. There are generalist parasites founded in different species, with distant evolutionary relationship; but there are also specialists parasites which are adapted to use only found in a single host. Monogenea is one of the most abundant classes of fish parasites and historically is known for a species quite specialists. Thus, this study focuses on the occurrence of parasites of the same species in different species of hosts, analyzing the type of relationship established between them. There was two parasite species that shared hosts. *Jainus* spp. 1, 2 and 3 were identified and considered as new species, with high specificity as the host. *Anacanthocotyle anacanthocotyle* and *Gyrodactylus* spp. were discribed in *Astyanax altiparanae* and *Moenkhausia forestii*. Thus, there is high phenotypic plasticity (*Ecological fitting*) in these species, since *Jainus* spp. 1, 2 and 3 are specialists and presented lower ecological fitting than *A. anacanthocotyle* and *Gyrodactylus* sp., that parasite different host species.

Keywords: Ictioparasitology; Ecological Resources; Evolutionary Relationships.

5.1 INTRODUÇÃO

Os organismos interagem entre si e com o ambiente abiótico em uma escala ecológica, que pode ser medida em dias, meses ou anos, sendo estas interações produtos de seleção natural em um tempo evolutivo, o qual proporciona adaptações bastante especializadas dos organismos entre si e com o ambiente (Poulin, 2007). Dentre os diversos tipos de relações entre organismos está o parasitismo. Diferentemente dos predadores usuais, os parasitas, por serem definidos como predadores internos (Ricklefs, 2011), os quais dependem da sobrevivência de seus hospedeiros, motivo pelo qual eles raramente matam seus hospedeiros diretamente.

Compreender os padrões gerais e os processos de especiação é fundamental para explicar a biodiversidade. Neste contexto, surge a ecologia de parasitas, que se concentra no estudo das relações entre estes organismos e seus hospedeiros, analisando o íntimo e contínuo relacionamento entre os envolvidos em uma escala temporal e espacial mais restrita. De fato, o hospedeiro é o ambiente do parasita, ainda que para os ectoparasitas a influência do meio externo seja maior do que para os endoparasitas (Rohde, 1993).

Nesse sentido, outro aspecto relevante consiste nas relações evolutivas estabelecidas entre parasitas e hospedeiros, visto que os parasitas, por apresentarem alto potencial para a diversificação e especialização, representam modelos ideais para estudar processos de especiação, principalmente quando consideram-se grupos que vivem em condições favoráveis à especiação simpátrica (Huyse et al., 2005).

Os aspectos e padrões ecológicos naturalmente observados no parasitismo foram desenvolvidos, modificados e adaptados ao longo de um tempo evolutivo, o que justifica a intimidade e especificidade da relação. Dessa forma, os estudos ecológicos e evolutivos se permeiam, assim como as relações ecológicas e evolutivas (Ricklefs, 2011).

Diferentes espécies de parasitas adotam diferentes estratégias de vida. Alguns parasitas se caracterizam pelo relacionamento com seus hospedeiros por panmixia, que considera a infestação/infecção ao acaso e sem restrições, o que acontece quando os hospedeiros são muito diferentes (Gayon e Cobb, 1998; Bast et al., 2015).

O grau de especialização também é um importante aspecto das interações interespecíficas, o que pode levar a profundas consequências ecológicas e evolutivas. Parasitas generalistas e especialistas se diferem quanto à sua estratégia de vida e também quanto ao número de espécies com as quais se relacionam (Vázquez et al., 2005). Dessa maneira, parasitas generalistas são frequentemente encontrados em hospedeiros que apresentam tanto alta quanto baixa diversidade parasitária, enquanto especialistas são encontrados principalmente em hospedeiros que apresentam grande diversidade de parasitas (Poulin, 1997; Vázquez et al., 2005). Tal associação, entre a especificidade de parasitas e a riqueza de espécies nos hospedeiros infectados, é conhecida como especialização assimétrica (Vázquez et al., 2005).

Outro aspecto a respeito das estratégias de vida parasitária, segundo Hoberg e Brooks (2008), trata-se das vantagens e desvantagens em cada estratégia. Assim, enquanto especialistas aproveitam melhor os recursos disponíveis e são, geralmente, melhores competidores quanto àquele recurso, espécies generalistas, por outro lado, apresentam habilidade de utilizar múltiplos hospedeiros, o que aumenta as chances de sobrevivência durante episódios de maiores perturbações ambientais, mudanças climáticas ou mesmo alterações na estrutura trófica de comunidades.

Hoberg e Brooks (2008) afirmam, ainda, que não há um consenso quanto à mudança de hospedeiros por parasitas. Entretanto, parece haver um consenso a respeito de que os parasitas são especialistas por recurso. Nesse sentido, os autores definem outras duas categorias de estratégias de sobrevivência: os ‘falsos generalistas’ e os ‘falsos especialistas’.

Falsos generalistas são parasitas especialistas de recurso, cujo recurso é encontrado em uma grande quantidade de espécies de hospedeiros. Um exemplo desse tipo de parasita são as metacercárias que parasitam os olhos de algumas espécies de peixe. Aparentemente, esses parasitas parecem ser generalistas, pois parasitam muitas espécies diferentes, com parentesco filogenético distante. Entretanto, ao observar o recurso utilizado pelas metacercárias (os olhos dos peixes) percebe-se que, na verdade, trata-se de falsos generalistas, pois esses são especialistas por recurso; no exemplo, os o recurso seriam os olhos dos peixes (Hoberg e Brooks, 2008). Parasitas falsos generalistas apresentam as vantagens da especialização de um especialista verdadeiro, mas sem o risco de extinção em caso de mudanças ecológicas, uma vez que estão associados a várias espécies de hospedeiros diferentes (Hoberg e Brooks, 2008).

Os falsos especialistas, ao contrário, são parasitas generalistas em relação ao recurso, mas que, diferentemente dos verdadeiros generalistas, estão associados a pequenos grupos de hospedeiros. Essa estratégia permite aos falsos especialistas viver em partição de nicho restrita, mas também sem o risco de extinção, uma vez que são generalistas quanto ao recurso (Hoberg e Brooks, 2008).

Muitos parasitas generalistas derivaram de parasitas especialistas, o que é chamado de ‘paradoxo do parasita’. A explicação para esse tipo de fenômeno consiste na plasticidade fenotípica apresentada por algumas espécies de parasitas, tais como os monogenéticos, o que é conhecido como *Ecological fitting* (Janzen, 1985). *Ecological fitting*, ou, em uma tradução livre, ‘encaixe ecológico’, que diz respeito à interação dos organismos com o ambiente de modo que parece indicar adaptação ou mesmo uma história evolutiva em comum (como entre parasitas e hospedeiros), quando de fato tais características relevantes para essa interação evoluíram pelo contato com diferentes espécies ou sob diferentes condições. Tais interações podem parecer ser resultado de um processo co-evolutivo, que envolve mutações genéticas, quando de fato são resultados

de interações ecológicas recentes, possivelmente seguidas de rápida adaptação local, sem mudança genética (Agosta et al., 2010).

Outra categoria que inclui eventuais ‘falsos generalistas’ e ‘falsos especialistas’ são as espécies de parasitas poli-especialistas. Estes apresentam alta plasticidade fenotípica, a qual os permite desenvolver fenótipos alternativos pouco discretos, nos quais a seleção natural pode agir para efeito de especialização em diferentes direções, dentro da espécie ou população (West-Eberhard, 2003).

Ainda no contexto das relações parasita-hospedeiro, os peixes são os vertebrados mais parasitados; devido a sua longa existência na Terra são os substratos vivos com mais tempo de exposição e adaptação. Além disso, o ambiente aquático facilita a transmissão e dispersão dos parasitos (Malta, 1984).

Dentre os principais grupos de parasitas de peixes estão os monogenéticos. A classe Monogenea inclui ectoparasitas que se encontram nas brânquias, narinas, estômago, bexiga urinária e superfície do corpo de hospedeiros aquáticos (peixes, répteis e anfíbios) (Eiras et al., 2006). As relações entre monogenéticos e seus hospedeiros costumam ser altamente específicas, entretanto, algumas espécies são consideradas generalistas em determinados níveis (Eiras et al., 2006).

Os monogenéticos (e outros grupos de parasitas) podem ser modelos para o tratamento e prevenção de danos maiores aos hospedeiros, de modo a auxiliar no desenvolvimento de medidas para prevenir o aumento da patogenicidade e da resistência dos parasitas, ou mesmo auxiliar a reduzir as infestações e, consequentemente, a morte dos hospedeiros (Flegr, 2006).

Entre os peixes de água doce da América do Sul, Characiformes é o grupo dominante, sendo Characidae a maior e mais complexa família desta ordem (Britski et al., 1999). A subfamília de Characidae, Tetragonopterinae, é a de maior número de gêneros e espécies, sendo um dos grupos mais comuns em riachos (Menezes, 1992;

Britski et al., 1999). Dentre os tetragonopteríneos encontrados no Brasil, as espécies de interesse aqui são: *Astyanax altiparanae* Garutti; Britski 2000, *Moenkhausia forestii* Benine; Mariguela; Oliveira, 2009, *Moenkhausia aff² intermedia* (Eigmann, 1908), *Moenkhausia dichroua* (Kner, 1858), devido à sua proximidade ecológica e filogenética.

Nesse contexto, objetiva-se investigar a origem e a possível relação evolutiva estabelecida entre peixes (hospedeiros) e monogenéticos (parasitas), para compreender e esclarecer melhor a ocorrência de parasitas de mesma espécie em hospedeiros de espécies diferentes, uma vez que a maioria dos parasitas, principalmente Monogenea, é altamente especialista em relação aos seus hospedeiros (Agosta et al., 2010).

5.2 METODOLOGIA

5.2.1 Coleta dos hospedeiros

As coletas de *Moenkhausia dichroua*, referentes ao Pantanal, foram realizadas em parceria com o Projeto SISBIOTA (CNPq nº 563243/2010-4), durante o ano de 2012, em sua porção mato-grossense. Foram coletadas amostras de lagoas associadas ao afluente principal, na região do Passo do Lontra (Rio Miranda), e em uma região representativa do Pantanal do rio Paraguai, localizada ao norte da cidade de Corumbá, compreendendo a planície de inundação contígua ao rio Paraguai do Corumbá (18° 48' - 19° 25' S e 57° 18' - 57° 43' O). Foram realizadas duas coletas nesse bioma, uma no período de cheia e outra no período de seca.

Já as coletas de *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia forestii* e *Moenkhausia aff. intermedia*, referentes à Planície de Inundação do Alto Rio Paraná, foram realizadas em parceria com o projeto PELD/CNPq - Sítio 6 (22° 50' - 22° 70' S e 53° 15' - 53° 40' O),

²Benine (2003) *apud* Graça & Pavanelli (2007) postula que a espécie *M. intermedia*, cuja localidade-tipo é no Rio Amazonas, é diferente da do Alto Rio Paraná, o que justifica a utilização da partícula *aff.*

em março e setembro de 2014. Os peixes foram anestesiados com benzocaína diluída conforme orientações do AVMA (2007).

5.2.2 Coleta e identificação dos parasitas

As brânquias dos hospedeiros foram removidas e colocadas em frascos contendo formalina 1:4.000; posteriormente, foi adicionada formalina comercial até a obtenção da concentração aproximada de 5% para a fixação das brânquias e dos parasitas.

Os monogenéticos triados foram fixados e conservados em formalina 5%, alguns espécimes foram corados com Tricrômico de Gomori para estudo da morfologia interna e outros montados em Hoyer para visualização das estruturas esclerotizadas (Eiras et al., 2006).

Espécimes representativos dos parasitos foram medidos com o auxílio de ocular micrométrica e desenhados com a utilização de uma câmara clara acoplada a um microscópio óptico NIKON (Eclipse E200).

5.2.3 Análise da interação parasita-hospedeiro

A partir das espécies de monogenéticos encontradas, foram selecionadas aquelas recorrentes em mais de uma espécie de hospedeiro. Os dados morfológicos de cada população foram analisados, com objetivo de determinar se os parasitas que ocorrem em hospedeiros diferentes eram, de fato, pertencentes à mesma espécie. Em caso negativo, então foi realizada a descrição morfológica das espécies de parasita em questão.

Nos casos em que os parasitas pertenciam, de fato, à mesma espécie, foram analisados os tipos de associação que eles estabeleceram para ocorrer em hospedeiros diferentes. O primeiro aspecto considerado se refere à panmixia, o que acontece quando os hospedeiros são muito diferentes (Gayon e Cobb, 1998; Bast et al., 2015).

Quanto aos hospedeiros, os parasitas podem ser generalistas, se os hospedeiros não apresentam alto grau de parentesco filogenético. Ou ainda podem ser considerados especialistas, no caso de os hospedeiros apresentarem alto grau de parentesco filogenético entre si, pois, neste caso, provavelmente compartilham os mesmos recursos (Hoberg e Brooks, 2008).

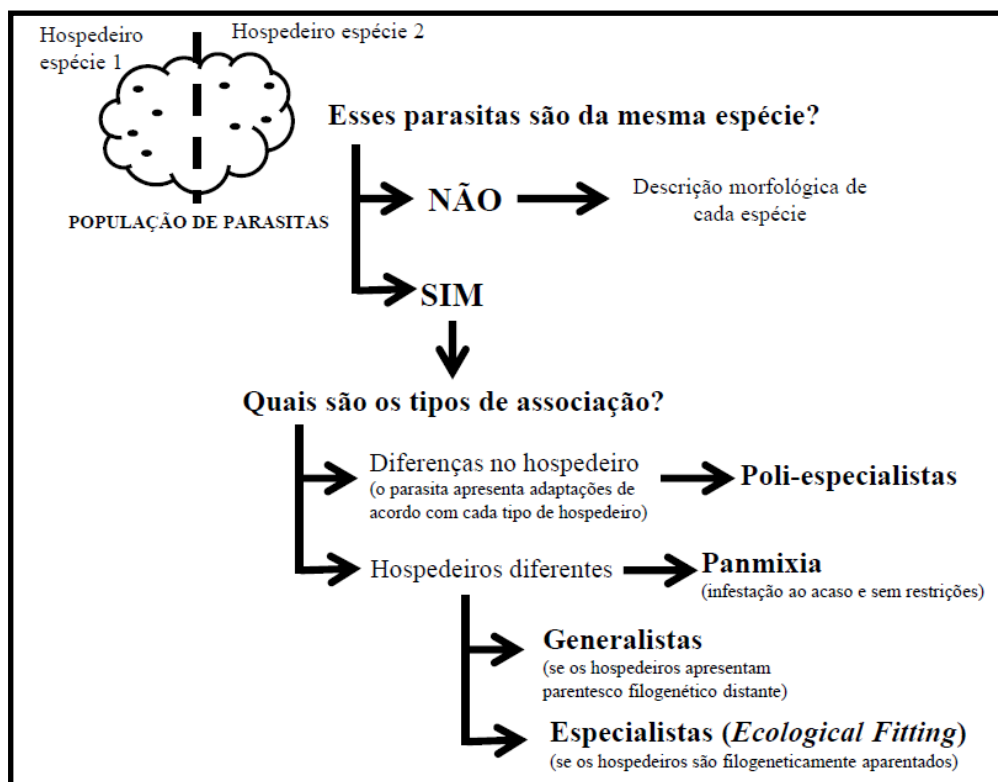
Se não for possível diferenciar os parasitos como especialistas ou generalistas, eles podem ainda ser poli-especialistas, no caso de apresentarem alta capacidade de adaptação a diferentes tipos de hospedeiro.

O **quadro 1** ilustra o esquema utilizado para identificar as relações ecológicas e evolutivas entre as espécies de parasitas e seus hospedeiros (Brooks et al., 2006).

Para cada espécie de parasita foi calculada a prevalência, a intensidade e a abundância de acordo com Bush et al. (1997). A fim de avaliar a especificidade de hospedeiros de cada espécie de parasita, foi calculado o Índice de Especificidade de Hospedeiros de Poulin e Mouillot (S_{TD}). Esse índice calcula a distância filogenética ou taxonômica média entre hospedeiros que albergam o mesmo parasita. O S_{TD} varia de 1, quando todas as espécies hospedeiras encontradas são membros de um mesmo gênero e os parasitas são especialistas, até um máximo de 5, quando todas as espécies hospedeiras encontradas pertencem a diferentes classes e os parasitas são generalistas (Poulin e Mouillot, 2003).

5.3 RESULTADOS

A partir das espécies de hospedeiros analisadas (*Astyanax altiparanae*; *Moenkhausia dichroua*; *M. forestii*; *M. aff. intermedia*), dentre os monogenéticos encontrados, foram consideradas as seguintes espécies: *Jainus* spp. n. 1, 2 e 3 (Ancyrocephalinae: Dactylogyridae); *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae) e *Gyrodactylus* sp. (Gyrodactylidae).



Quadro 1: Esquema para identificar as relações ecológicas e evolutivas entre as espécies de parasitas e seus hospedeiros, a partir de uma população de parasitas que se supõe que sejam da mesma espécie, mas que ocorrem em hospedeiros diferentes.

Inicialmente, foram analisadas as espécies de *Jainus*, pois estas poderiam pertencer à mesma espécie. Entretanto, quando os dados morfológicos dessas espécies foram analisados, foi possível inferir que se tratavam, na verdade, de três espécies diferentes de parasitas, sendo que cada espécie parasitava uma espécie diferente do gênero *Moenkhausia*.

Essas espécies foram identificadas como novas espécies pertencentes ao gênero *Jainus*; posteriormente foram descritas, com a proposta de uma emenda na diagnose do gênero (ver segundo capítulo). Os dados de Prevalência (P), Abundância Média (AM) e Intensidade Média (IM), para cada espécie, são dados na tabela 1, conforme proposto por Bush et al. (1997).

Considerando as três novas espécies de *Jainus*, é possível perceber que *Jainus* sp. n. 1 é a espécie com maior prevalência e maior abundância média. Isso significa que, dentre as espécies de hospedeiros analisadas, *M. dichrourea* foi a que apresentou mais

indivíduos parasitados por *Jainus* sp. n. 1, além de que o número total de espécimes de parasitas encontrados foi maior. Entretanto, ao observar os resultados para intensidade média, é possível notar que *Jainus* sp. n. 3 (parasita de *M. aff. intermedia*) tem o maior resultado, seguido por *Jainus* sp. n. 2 (parasita de *M. forestii*). Isso se deve ao fato de que para *Jainus* sp. n. 1 havia muitos hospedeiros parasitados, indicando baixa agregação.

Posteriormente, foram analisadas as espécies de Gyrodactylidae nos hospedeiros *Astyanax altiparanae* e *Moenkhausia forestii*. Em ambos os hospedeiros houve compartilhamento de espécies de parasitas: *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae) e *Gyrodactylus* sp. n. (Gyrodactylinae).

A identificação de *A. anacanthocotyle* foi feita com base nos trabalhos de Kritsky e Fritts (1970); Jara (1986) e Mendoza-Franco et al. (1999). A descrição desta espécie indica que o hospedeiro original é *A. fasciatus*. Assim, foram registrados dois novos hospedeiros para *A. anacanthocotyle*.

Gyrodactylus sp. n. foi identificada como nova espécie, pois as características morfológicas apresentadas nesta espécie a distingue das demais congêneras. Assim, essa espécie foi registrada com dois hospedeiros distintos (ver terceiro capítulo).

Comparando as populações de *A. anacanthocotyle* e *Gyrodactylus* sp. n. que ocorreram em duas espécies distintas de hospedeiros, verificou-se que não houve diferença morfológica nas espécies de parasita para cada hospedeiro. A partir dessa informação, foram registrados os dados de prevalência, abundância média e intensidade média para cada espécie de parasita em cada hospedeiro (**Tabela 1**).

A partir desses dados, é possível inferir que *A. anacanthocotyle* tem maior prevalência em *M. forestii*, mas a abundância e a intensidade média são maiores em *A. altiparanae*. É interessante ressaltar aqui que apenas dois indivíduos de *A. altiparanae* estavam parasitados por *A. anacanthocotyle*, mas apenas um deles apresentou mais de

50 espécimes do parasita, enquanto o outro apresentou apenas um indivíduo, o que indica agregação na distribuição dessa espécie de parasita.

Para *Gyrodactylus* sp., a prevalência de parasitismo, a abundância e a intensidade média foram maiores em *Moenkhausia forestii*. Entretanto, ressalta-se aqui que em ambos os hospedeiros a prevalência é baixa, indicando que essa espécie é bastante rara.

O S_{TD} estabeleceu comparações entre as duas espécies de parasitas *A. anacanthocotyle* e *Gyrodactylus* sp. Para *A. anacanthocotyle*, foram considerados os seguintes hospedeiros: *Astyanax fasciatus*, *A. altiparanae* e *Moenkhausia forestii*; o índice para esses hospedeiros foi 1,67. Já para *Gyrodactylus* sp., o índice foi 2,00, para os hospedeiros *A. altiparanae* e *M. forestii*. Assim, de acordo com esses resultados, *A. anacanthocotyle* apresenta maior especificidade para os hospedeiros do que *Gyrodactylus* sp.

5.4 DISCUSSÃO

A perspectiva mais simples e tradicional a respeito da evolução das associações entre parasitas e hospedeiros assume que, por conta da grande especiação existente nessa associação, as linhagens de hospedeiros e de parasitas seguem cursos paralelos e equivalentes ao longo do tempo evolutivo, de maneira que quando os hospedeiros são extintos, os parasitas são extintos também (Hoberg e Brooks, 2008).

Entretanto, algumas espécies de parasitas não seguem esse curso e podem ser extintas sem que ocorra a extinção de seus hospedeiros ou mesmo podem colonizar outros hospedeiros, contrariando as previsões do ponto de vista tradicional. Segundo Hoberg e Brooks (2008), a mudança de hospedeiro e a diversificação de parasitas ocorrem com maior frequência dentro do que entre guildas de hospedeiros definitivos.

Tabela 1: Monogenéticos ectoparasitas de *Astyanax altiparanae*; *Moenkhausia dichroua*; *Moenkhausia forestii*; *Moenkhausia* aff. *intermedia*, coletados entre 2012 e 2014. **P** = prevalência; **AM** = abundância média; **IM** = intensidade média; **ST_D**= Índice de Especificidade de Hospedeiro (Poulin & Mouillot, 2003).

Hospedeiro	Espécie de Parasita	Família	P (%)	AM	IM	ST _D
<i>Moenkhausia dichroua</i>	<i>Jainus</i> sp. n. 1	Dactilogyridae	43,24	0,93	2,15	-
<i>Moenkhausia forestii</i>	<i>Jainus</i> sp. n. 2		15	0,45	3	-
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i>	<i>Jainus</i> sp. n. 3		5,26	0,21	4	-
<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	Gyrodactylidae	4,54	1,16	25,5	1,67
	<i>Gyrodactylus</i> sp.		2,27	0,02	1	2
<i>Moenkhausia forestii</i>	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>		5	0,15	3	1,67
	<i>Gyrodactylus</i> sp.		10	0,25	2,5	2

Isso acontece porque os parasitas parecem ser especialistas por recurso e, uma vez que mais de uma espécie apresenta o recurso utilizado pelo parasita, a mudança de hospedeiro pode acontecer sem que haja nenhuma variação anatômica, morfológica ou fisiológica por parte do parasita (Agosta et al., 2010).

Partindo desse contexto, ao analisar as três novas espécies de *Jainus*, parasitas de *Moenkhausia dichroura*, *M. forestii* e *M. aff. intermedia*, respectivamente, é possível perceber alta especificidade em relação aos hospedeiros. Esse fato pode ser explicado, primeiramente, pela distribuição geográfica das espécies, uma vez que *M. dichroura* ocorre no Pantanal Mato-grossense, enquanto *M. forestii* e *M. aff. intermedia* são espécies encontradas na planície de inundação do alto Rio Paraná. Assim, sugere-se que *Jainus* sp. n. 1 tenha se diferenciado de suas congêneras por coevolução com seus hospedeiros, por conta da existência da barreira geográfica entre elas, pois as duas planícies não são conectadas.

Para as espécies *Jainus* sp. n. 2 e *Jainus* sp. n. 3, percebe-se que a diferenciação entre as espécies parece ter ocorrido de maneira simpátrica, pois as duas espécies de hospedeiro coexistem no mesmo ambiente. Assim, uma explicação hipotética para o não compartilhamento de espécies consiste no fato de que *Moenkhausia forestii* e *M. aff. intermedia* podem representar recursos diferentes para os parasitas, pois *M. aff. intermedia* vive em rios e lagoas, alimentando-se de larvas de insetos e microcrustáceos (Hahn et al., 2004), enquanto *M. forestii* tem hábitos bentopelágicos (Benine et al., 2009).

Assim, em *Jainus* sp. n. 1, 2 e 3 há elevada especificidade para os hospedeiros, uma vez que mesmo para hospedeiros congêneros, cada uma das três espécies de *Jainus* aqui consideradas parasita apenas uma espécie de *Moenkhausia*, sem compartilhamento de hospedeiros.

Ressalta-se que, dentre todas as espécies de *Jainus* já descritas, o único compartilhamento de hospedeiros acontece em *Jainus hexops* Kritsky e Leiby, 1972; espécie que foi originalmente descrita para *Astyanax fasciatus* (Kritsky e Leiby, 1972) e, posteriormente, foi registrada em *Moenkhausia sanctaefilomenae* na planície de inundação do alto rio Paraná, por Takemoto et al., (2009). Ainda assim, trata-se de um compartilhamento de hospedeiros que pertencem à mesma subfamília, o que pode indicar que hospedeiros de gêneros diferentes podem representar o mesmo recurso para as espécies de parasitas. Outro aspecto importante nesse sentido trata-se da necessidade do aprofundamento na identificação dos táxons, para que novos registros em hospedeiros diferentes possam ser identificados.

A partir das análises das espécies de Gyrodactylidae encontradas, foi possível perceber que, de fato, houve compartilhamento de hospedeiros. Assim, *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (Isancistrinae: Gyrodactylidae) parasitou *Astyanax altiparanae* e *Moenkhausia forestii*.

A possibilidade de poli-especialismo para a ocorrência de *A. anacanthocotyle* em três hospedeiros diferentes (pois a espécie foi descrita para *Astyanax fasciatus*, além dos dois novos registros) foi descartada, pois não há diferença aparente entre as populações de *A. anacanthocotyle*, para indicar adaptação morfológica ou fisiológica ao hospedeiro. Os poli-especialistas são comumente confundidos com generalistas, pois parasitas verdadeiramente generalistas também apresentam alta versatilidade fenotípica, mas, nesse caso, seleção natural produz variação contínua em torno de um único modelo morfológico ou comportamento, que é bastante versátil, mas não se especializa (West-Eberhard, 2003).

Considerando que os hospedeiros são diferentes, mas que são filogeneticamente aparentados (Loureiro-Crippa, 2006), também são descartadas as hipóteses de que a

associação parasita-hospedeiro se dá por panmixia (que consiste no parasitismo sem restrições) ou porque os parasitas são generalistas.

Portanto, *Anacanthocotyle anacanthocotyle* estabelece uma relação especialista com seus hospedeiros, justificada pelo ‘encaixe ecológico’ (*Ecological Fitting*). Tal relação se justifica pela margem no nicho que cada espécie de parasita apresenta, que pode ser mais ou menos ampla e que eventualmente a permite parasitar outras espécies sem passar por alterações morfológicas ou fisiológicas aparentes.

Essa inferência vai ao encontro do S_{TD} (Poulin e Mouillot, 2003), pois, apesar de *A. anacanthocotyle* parasitar três espécies diferentes, de dois gêneros diferentes, todas são da mesma família e, para o parasita, parecem representar o mesmo recurso (Agosta et al., 2010).

Outro aspecto interessante do parasitismo por *Anacanthocotyle anacanthocotyle* consiste no fato de que, o hospedeiro tipo para essa espécie é *Astyanax fasciatus* (Kristsky e Fritts, 1970; Mendoza-Franco et al., 1999). Depois, o segundo relacionamento mais antigo seria com *A. altiparanae*, justificado pela abundância dos parasitas nessa espécie de hospedeiro, além da distribuição agregada que esses parasitas apresentam, o que indica um relacionamento mais antigo (Poulin, 1997). Posteriormente, a espécie parece ter colonizado *Moenkhausia forestii*, por apresentar um recurso similar. Isso porque o sucesso de uma permuta ou colonização de um novo hospedeiro depende da história da associação, da história de vida das espécies envolvidas e também da abundância e da distribuição destas espécies (Agosta et al., 2010).

Interpretação semelhante da relação parasita-hospedeiro acontece com *Gyrodactylus* sp., pois esta espécie também ocorre nos mesmos hospedeiros, que são filogeneticamente aparentados. Assim, *Gyrodactylus* sp. também apresenta elevada especificidade no parasitismo, justificada pela plasticidade fenotípica (‘encaixe ecológico’

ou *Ecological fitting*). Quando parasitas especialistas ocorrem em dois hospedeiros diferentes, mas que são filogeneticamente próximos, nota-se alta plasticidade fenotípica (*Ecological fitting*) por parte dos parasitas, uma vez que esses são específicos seus hospedeiros, conseguem parasitar outras espécies, desde que próximas evolutiva e/ou ecologicamente (Janzen, 1985).

Apesar de apresentarem relacionamentos semelhantes com seus hospedeiros, *Gyrodactylus* sp. apresenta maior índice de especificidade de hospedeiro, o que significa que é menos específica do que *Anacanthocotyle anacanthocotyle*. Essa diferença se deve ao fato de que *A. anacanthocotyle* parasita três espécies, mas duas são do mesmo gênero; enquanto *Gyrodactylus* sp. parasita duas espécies, mas que são de gêneros diferentes.

Hoberg e Brooks (2008) citam alguns exemplos de permuta de hospedeiro, dentre eles algumas espécies de *Gyrodactylus*. Segundo os autores, *Gyrodactylus* spp. realizam permuta de hospedeiros com proximidade ecológica, ou seja, para os parasitas, não há mudança real na utilização dos recursos (Hoberg e Brooks, 2008). Entretanto, não é possível fazer inferências mais profundas sobre qual relacionamento seria o mais antigo em *Gyrodactylus* sp., pois a prevalência e a abundância desse parasito nas duas espécies de hospedeiro é bastante baixa.

Ressalta-se, ainda, que Jara (1986) registra a ocorrência do que seria uma nova espécie de *Anacanthocotyle*, parasita de *Bryconamericus peruanus* (Stevardiinae: Characidae). Entretanto, essa nova espécie não foi, até então, descrita. Se, eventualmente, essa espécie for identificada como *A. anacanthocotyle*, pode-se dizer que esse parasita é menos específico do que o descrito aqui. Entretanto, se a espécie proposta por Jara (1986) for realmente uma nova espécie, então pode ser que um evento de especiação tenha ocorrido.

Ressalta-se que, naturalmente, o estudo das espécies de parasitas aqui registradas em novos hospedeiros alteram os valores do S_{TD} . Além disso, tais alterações podem interferir na maneira como o relacionamento parasita-hospedeiro pode ser interpretado, uma vez que existem os ‘falsos especialistas’ e os ‘falsos generalistas’, os quais são identificados apenas quando entram em contato com potenciais hospedeiros (Hoberg e Brooks, 2008).

Assim, apenas aprimorando os estudos da fauna parasitária conclusões mais precisas poderão ser feitas, o que inclui a identificação de novas espécies e o registro em novos hospedeiros, como é o caso das espécies de *Jainus*. O acompanhamento da fauna parasitária de peixes de regiões neotropicais, a fim de conhecer sua biodiversidade, é fundamental para a identificação de padrões nas relações ecológicas e evolutivas estabelecidas.

REFERÊNCIAS

- Agosta, S. J., Janz, N. e Brooks, D.R.** 2010. How Specialists can be generalists: Resolving the "Parasite Paradox" and implications for emerging infectious disease. *Zoologia* 27: 151-162.
- AVMA** – American Veterinary Medical Association. AVMA. 2007. Animal Welfare Principles. Disponível em: http://www.avma.org/issues/policy/animal_welfare.
- Bast, F., Kubota, S. e Okuda, K.** 2015. Phylogeographic Assessment of Panmictic *Monostroma* Species from Kuroshio Coast, Japan Reveals Sympatric Speciation. *Journal of Applied Phycology* 27: 1725-1735.
- Benine, R. C., Mariguela, T. C. e Oliveira, C.** 2009. New species of *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) with comments on the *Moenkhausia oligolepis* species complex. *Neotropical Ichthyology* 7:161-168.
- Britski, H. A., Silimon, K. Z. S. e Lopes, B. S.** 1999. *Peixes do Pantanal*: manual de identificação. Brasília, DF: Embrapa. Serviço de Produção de Informação, SPI.
- Brooks, D. R., León-Règagnon, V., Mclennan, D. A. e Zelmer, D.** 2006. Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology* 87:76-85.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. e Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83:575-583. <<http://dx.doi.org/10.2307/3284227>>.

Eiras, J. C., Takemoto, R. M. e Pavanelli, G. C. 2006. Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes. Editora da Universidade Estadual de Maringá: Maringá.

Flegr, J. 2006. Evolutionary parasitology: the development of invasion, evasion, and survival mechanisms. *In: Food consumption and disease risk - consumer pathogen interactions*, Ed. M Potter, 251-270, Woodhead Publishing Limited, Abington Hall, Abington, Cambridge.

Garutti, V. e Britsky, H.A. 2000. Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei: Characidae) da bacia do alto rio Paraná e considerações sobre as demais espécies do gênero na bacia. *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia, Série Zoológica* 13: 65-88.

Gayon, J. e Cobb, M. 1998. *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge University Press.

Graça, W. J. e Pavanelli, C. S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: Eduem.

Hahn, N. S., Fugi, R. e Andrian, I.F. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. *In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. e Hahn, N.S. (Ed.). The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 2004: 247-269.

Hoberg, E.P. e Brooks, D.R. 2008. A Macroevolutionary Mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. *Journal of Biogeography* 35: 1533-1550.

Huyse, T., Poulin, R. e Théron, A. 2005. Speciation in parasites: a population genetics approach. *Trends in Parasitology* 21: 469-475.

Janzen, D.H. 1985. On Ecological Fitting. *Oikos* 45: 308-310.

Jara, C.A. 1986. Finding of *Gyrodactylus* sp. and *Anacanthocotyle* sp. (Monogenea, Gyrodactylidae) in fishes from the Moche River, Trujillo, Peru. *Hidrobios* 10: 8-16.

Kritsky, D.C e Fritts, T.H. 1970. Monogenetic Trematodes from Costa Rica with the Proposal of *Anacanthocotyle* gen. n. (Gyrodactylidae: Isancistrinae). *The Helminthological Society of Washington* 37: 63-68.

Kritsky, D. C. e Leiby, P.D. 1972. Dactylogyridae (Monogenea) from the Freshwater Fish, *Astyanax fasciatus* (Cuvier), in Costa Rica, with descriptions of *Jainus hexops* sp. n., *Urocleidoides costaricensis*, and *U. heteroancistrum* combs, n. *The Helminthological Society of Washington* 39: 227-230.

Loureiro-Crippa, V. E. 2006. Dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de peixes de pequeno porte, em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Tese: PEA, Nupélia.

Malta, J. C. O. 1984. Os peixes de um lago de várzea da Amazônia Central (Lago Janauacá, Rio Solimões) e suas relações com os crustáceos ectoparasitos (Branchiura, Argulidae). *Acta Amazonica* 14: 355-372.

Mendoza-Franco, E.F., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C. e Vargas-Vázquez, J. 1999. Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 46: 267-273.

Menezes, N. A. 1992. Sistemática de peixes. *In*: Agostinho, A. A. e Benedito-Cecílio, E. Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil. Maringá, EDUEM.

Poulin, R. 1997. Parasite faunas of freshwater fish: the relationship between richness and the specificity of parasites. *International Journal for Parasitology* 27: 1091–1098.

Poulin, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. 2 ed. Princeton University Press, New Jersey.

Poulin, R. e Mouillot, D. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473-480.

Ricklefs, R. E. 2011. *A Economia da Natureza*. 9 ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Rohde, K. 1993. *Ecology of Marine Parasites*. 2 ed. Editora CAB International, Wallingford, Austrália.

Takemoto, R. M., Pavanelli, G.C., Lizama, M. A. P., Lacerda, A.C.F., Yamada, F.H., Moreira, L.H.A., Ceschini, T.L. e Bellay, S. 2009. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 691-705.

Vázquez, D.P., Poulin, R., Krasnov, B. R. e Shenbrot, G. I. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* 74: 946–955.

West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentre as relações ecológicas existentes, parasitas e seus hospedeiros ainda são pouco explorados. Isso se deve principalmente ao fato de que os parasitas ainda são, quando comparados aos organismos de vida livre, pouco estudados e conhecidos.

Mediante a complexidade da biodiversidade nos ecossistemas aquáticos, muitas espécies de peixes ainda estão sendo descritas, principalmente na região Neotropical. O interesse histórico, nas origens e nos aspectos evolutivos que envolvem os parasitas e seus hospedeiros têm sido considerável, o que é evidenciado pelas publicações em periódicos de grande impacto.

Outro aspecto relevante consiste na possibilidade de mudança de hospedeiro pelos parasitas, principalmente monogenéticos. Muitas espécies estão descritas para um único hospedeiro, entretanto, como foi possível notar, algumas espécies de monogenéticos podem utilizar novos hospedeiros sem que ocorra nenhuma mudança aparente em sua fisiologia ou morfologia. Isso ainda é alvo de controvérsias entre os pesquisadores, o que, naturalmente, aumenta a demanda por maiores estudos na área.