

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

DANILO NUNES NICOLA

**INFLUÊNCIA DE PARASITAS DO GÊNERO *Clinostomum*
(PLATYHELMINTHES) NO COMPORTAMENTO DE
Loricariichthys platymetopon (PISCES, SILURIFORMES)**

Maringá
2018

DANILO NUNES NICOLA

**INFLUÊNCIA DE PARASITAS DO GÊNERO *Clinostomum*
(PLATYHELMINTHES) NO COMPORTAMENTO DE
Loricariichthys platymetopon (PISCES, SILURIFORMES)**

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

Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Maringá
2018

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

N634i Nicola, Danilo Nunes, 1988-
Influência de parasitas do gênero *Clinostomum* (PLATYHELMINTHES) no comportamento de *Loricariichthys platymetopon* (PISCES, SILURIFORMES) / Danilo Nunes Nicola.-- Maringá, 2018.
23 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Biologia Comparada)--Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, 2018.
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.
1. *Clinostomum* (PLATYHELMINTHES) - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. *Loricariichthys platymetopon* (PISCES, SILURIFORMES) "cascudo chinelo" - Hospedeiro intermediário - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Fenótipo estendido (manipulação parasitária). I. Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

CDD 23. ed. -592.481785709816
NBR/CIP - 12899AACR/2

DANILO NUNES NICOLA

**INFLUÊNCIA DE PARASITAS DO GÊNERO *Clinostomum*
(PLATYHELMINTHES) NO COMPORTAMENTO DE
Loricariichthys platymetopon (PISCES, SILURIFORMES)**

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Bruno Renaly Souza Figueiredo
Universidade Estadual de Maringá(UEM)

Prof. Dr. Igor de Paiva Affonso
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPr)

Aprovada em: 20 de Fevereiro de 2018

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

Dedico este trabalho à minha família, que são os pilares que me sustentam, sem eles nada disso seria possível, Terezinha, Bibi e João Victor.

AGRADECIMENTOS

Nesta página especial deste Estudo, gostaria de agradecer a algumas pessoas, dentre as muitas que me ajudaram a realizá-lo.

Em especial.

Ao meu orientador Dr. Ricardo Massato Takemoto pela oportunidade que me deu, pela confiança de me orientar, pelas conversas, conselhos e pela amizade.

Ao Dr. Igor Afonso de Paiva pelas inúmeras vezes que me ajudou com meu estudo tanto em campo como em laboratório e redação.

Ao Thiago Borella por me ajudar na estruturação do experimento desse trabalho.

Aos Amigos do Laboratório de Ictioparasitologia, Elô, Gui, Gi, Mari, Eliane, Rodrigo, Dú, Flávia I, Flávia II, Gabi, Sabine, Lucas (Paraguaio), por aguentar minhas loucuras, por discutir vários trabalhos que me ajudaram a construir a dissertação e por serem amigos para todas as horas.

À Gisele Duarte pelas conversas, conselhos, dicas de escrita e por ser uma grande amiga em todas as horas.

Aos meus grandes amigos do NUPELIA que me acolheram em Maringá nesses dois anos, verdadeiros amigos que fiz na UEM.

Aos meus Amigos do Figs Brotherhood pelas confraternizações, viagens inesquecíveis para o porto Figueira e por serem verdadeiros amigos desde a infância.

Aos meus queridos Amigos do Clube dos Canalhas por estarem sempre presente, por me incentivar nos estudos, por estarem disponíveis para conversas sérias e descontraídas nos bons e maus momentos.

Aos grandes agentes de campo do NUPELIA, Tato, Tião, Alfredo, Valdecir, Chiquinho, pela assistência em Campo, sem eles o experimento não saíria e ao João Dirço pela atenção e equipamentos de campo fornecidos.

Ao NUPELIA, pela estrutura física de laboratório, base de pesquisa e barcos.

À grande e maravilhosa secretária do PGB Estela, por estar sempre disposta em resolver os probleminhas burocráticos e por nos aguentar,

À Dra. Lindamir, Coordenadora do PGB, pelo engajamento no curso.

Aos meus familiares, por serem pessoas de bem, pelas conversas, incentivos e orações.

À minha família maravilhosa, que são os pilares que me sustentam, minha Mãe Terezinha, meu Pai Bibi e meu Irmão João Victor, por serem tudo de bom na minha vida, por estarem sempre dispostos a me ajudar dando carinho, amor e atenção.

À Minha namorada Daiane Montoia, por ser essa mulher maravilhosa que me atura, me incentiva e está sempre comigo me contagiando com seu amor e carinho em todas as horas.

Agradeço todas as dificuldades que enfrentei; não fosse por elas, eu não teria saído do lugar. As facilidades nos impedem de caminhar. Mesmo as críticas nos auxiliam muito.

Chico Xavier

INFLUÊNCIA DE PARASITAS DO GÊNERO *Clinostomum* (PLATYHELMINTHES) NO COMPORTAMENTO DE *Loricariichthys platymetopon* (PISCES, SILURIFORMES)

RESUMO

A relação parasita-hospedeiro pode ser a chave para a compreensão de interações ecológicas, mecanismos evolutivos e comportamento animal. Parasitas com ciclo de vida complexo podem manipular o comportamento dos hospedeiros intermediários, de forma a reduzir seu *fitness* e aumentar a probabilidade de completar seu ciclo de vida. A fim de compreender os efeitos dos parasitas trematódeos do gênero *Clinostomum* sobre peixes hospedeiros *Loricariichthys platymetopon*, realizou-se um experimento filmado para quantificar a atividade de forrageio de hospedeiros com diferentes intensidades de infecção. Os resultados obtidos indicam que, hospedeiros com maiores intensidades parasitárias apresentam atividade de forrageio reduzida no início da manhã quando comparados com hospedeiros com baixas intensidades. Esse período pode ser crítico para os hospedeiros uma vez que aves, hospedeiros definitivos desses trematódeos, forrageiam intensamente nesse horário.

Palavras-chave: Adaptação. Corrida armamentista. Fenótipo estendido. Manipulação parasitária.

**INFLUENCE PARASITES OF GENUS *Clinostomum*
(PLATYHELMINTHES) IN THE BEHAVIOR OF *Loricariichthys*
platymetopon (PISCES, SILURIFORMES)**

ABSTRACT

The parasite - host relationship may be a key to understanding ecological interactions, evolutionary mechanisms and animal behavior of this individuals. Life-cycle parasites, which infect hosts in series, can manipulate intermediate hosts' behavior in order to make them more susceptible to predation. Thus, they increase their chances of complete their life cycle. We performed an experiment where the fish *Loricariichthys platymetopon* was used as intermediate host of larvae *Clinostomum*. We monitored the foraging activity of host with high and low intensity parasitic. The results show that there were behavioral differences between fish with different parasitic intensities. The hosts with higher parasitic intensity exhibited less intense foraging behavior than those with lower intensities. This decrease in foraging activity makes fish more susceptible to predation by piscivorous birds (*i.e.* definitive hosts of *Clinostomum*).

Keywords: Adaptation. Arms race. Extended phenotype. Parasitic manipulation.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MATERIAIS E MÉTODOS	14
2.1	Preparação pré-experimento	14
2.2	Coleta e transporte de peixes	14
2.3	Delineamento experimental	15
2.4	Análises pós-experimento	16
3	RESULTADOS	16
4	DISCUSSÃO	18
5	CONCLUSÃO	20
	REFERÊNCIAS	21

1 INTRODUÇÃO

Parasitas e hospedeiros se adaptam uns aos outros ao longo do tempo evolutivo e lutam um contra o outro, utilizando uma série de “armas” (POULIN, 1995). A chamada corrida armamentista entre parasitas e hospedeiros pode levar a adaptações intrigantes. Para que se tenha maior sucesso na transmissão de um hospedeiro para o outro, alguns parasitas manipulam seus hospedeiros de várias formas. Essa manipulação consiste na alteração do comportamento do hospedeiro em função de melhorar o *fitness* do parasita (GOPKO et al., 2015). Em parasitas troficamente transmitidos, as manipulações tornam o hospedeiro intermediário mais susceptível à predação pelo hospedeiro definitivo (GOPKO et al., 2015). Tal manipulação pode ser um exemplo do fenótipo estendido, onde a presença do parasita é expressa no hospedeiro, pode ser sob a forma de mudanças morfológicas, fisiológicas ou comportamentais (DAWKINS, 1982; BORRÁS, 2016).

Trematódeos digenéticos tem o ciclo de vida complexo, necessitam de vários hospedeiros até alcançar o definitivo (PAVANELLI et al., 2013). Parasitas do gênero *Clinostomum* Leidy, 1856, consistem um grupo que tem como hospedeiro definitivo aves piscívoras que consomem peixes de água doce. Esse parasita se aloja na cavidade bucal, faringe e esôfago de seu hospedeiro definitivo (ACOSTA et al., 2016). Passando por vários hospedeiros intermediários, sendo que os primeiros são os gastrópodes de água doce e os peixes o segundo (CAFFARA, 2014). O *Clinostomum* passa pela fase de miracídio, o qual atinge o primeiro hospedeiro, logo após a maturação se torna uma cercária que infecta o segundo hospedeiro intermediário encistando na derme, músculos, brânquias e cavidades do corpo (Fig. 1), (PAVANELLI et al., 2013; ACOSTA et al., 2016).

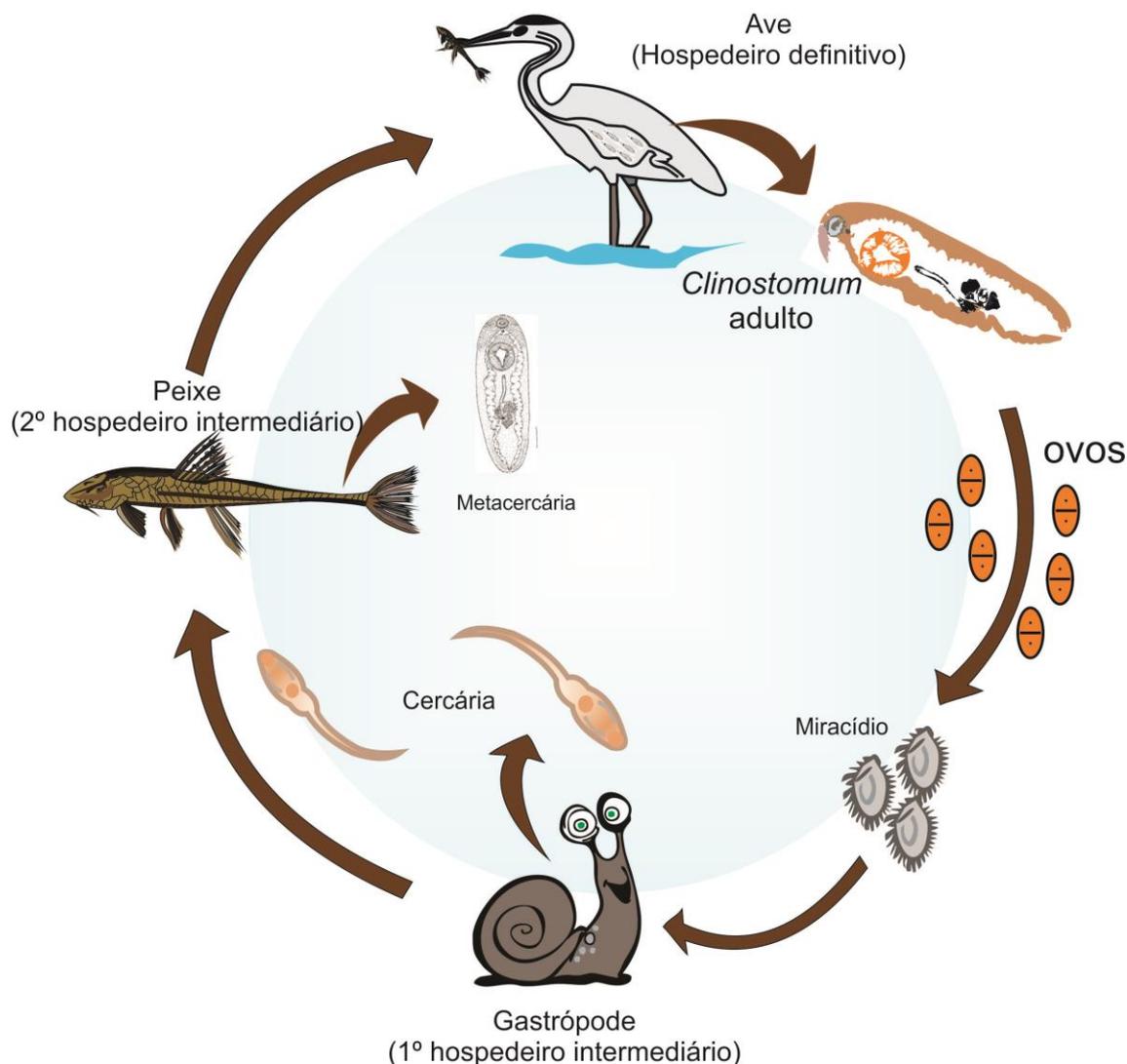


Fig. 1. Ciclo de vida do parasita *Clinostomum*, demonstrando as fases e seus hospedeiros.

Estudos relatam um aumento na predação de animais parasitados, assim as vantagens para parasitas troficamente transmitidos é evidente, pois as chances de completar seu ciclo de vida são maiores (Fig. 2) (BARBER et al., 2000; SEPPALLA et al., 2012). Portanto, parasitas conseguem manipular adaptativamente seus hospedeiros, alterando seu comportamento, levando vantagens significativas sob pressões impostas pela seleção natural (BARBER et al., 2000). Nesse caso, as alterações comportamentais parasitárias não podem ser encaradas como um efeito ao acaso e sim como uma adaptação adquirida por anos de evolução (POULIN, 1995). Pois, em uma população, a presença de parasitas com a característica de manipular seu hospedeiro pode moldar a evolução de seu hospedeiro (POULIN e THOMAS, 1999). Podendo influenciar diretamente em processos ecológicos de outros parasitas e hospedeiros, alterando a

estrutura da comunidade (POULIN, 2010). Portanto, esses mecanismos impostos pela interação parasita-hospedeiro é peça fundamental em estudos ecológicos e evolutivos.



Fig.2. Mudança comportamental do hospedeiro imposta pelo *Clinostomum* sp.

Nesse sentido, o objetivo desse estudo foi avaliar experimentalmente as diferenças comportamentais de indivíduos de *Loricariichtys platymetopon* com diferentes intensidades de infecção parasitária de *Clinostomum* sp, testando a hipótese de que hospedeiros com maiores intensidades parasitárias apresentam comportamento de forrageio deficitário, quando comparados com hospedeiros com baixas intensidades.

Assim, a alta prevalência e intensidade do parasita, bem como, a constatação da presença de aves em seu *habitat*, possibilita que o ciclo de vida do parasita se complete.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Preparação pré-experimento

Esse experimento em mesocosmos foi realizado na base de pesquisa avançada do Nupélia (22°45'56.3"S, 53°15'24.9"O) localizada as margens do Rio Paraná, sul do Brasil. Trinta dias antes da coleta dos peixes e início do experimento 10 tanques feitos de polietileno de 1000 L foram cheios com 1000 L de água do rio e deixados a céu aberto a fim de permitir o crescimento de uma camada de perifíton. O perifíton constitui o alimento que estará disponível para os peixes. Os mesocosmos foram arranjados em duas fileiras contendo cinco tanques.

2.2 Coleta e transporte de peixes

Loricariichtys platymetopon, que é um peixe de grande importância ecológica servindo de alimento para várias espécies de aves (HOEINGHAUS, 2006). Essa espécie é popularmente conhecida como cascudo-chinelo e apresenta hábito bentônico, com a boca ventral, lábios bem desenvolvidos e corpo achatado dorsoventralmente, comprimento padrão médio de 210 mm, explora partículas de fundo de ambientes lacustres ou semi-lóticos (FREIRE e AGOSTINHO, 2001; GRAÇA e PAVANELLI, 2007).

Foram coletados 20 indivíduos de *L. platymetopon* na Lagoa das Garças (22°43'31.34"S, 53°13'25.58" O) na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná, Brasil, para tanto, utilizou-se redes de espera (malhas 3, 4 e 5 cm entre nós não adjacentes). Logo após a coleta, os peixes foram transportados em caixas de coletas e levados de barco até o laboratório da base de pesquisa e separados de acordo com a intensidade parasitária (baixa e alta). As categorias foram definidas após as capturas, uma vez que é possível visualizar a quantidade de parasitas aderidos à derme dos hospedeiros. Os peixes foram aclimatados em tanques aerados por um período de 48 horas, antes do experimento.

2.3 Delineamento experimental

Após o período de aclimação, os peixes acometidos com altas intensidades parasitárias foram marcados com um colar de missangas de coloração marcante para que se diferenciasssem claramente nas filmagens, os peixes marcados e não marcados foram colocados nos mesocosmos, sendo que cada um recebeu dois indivíduos, um marcado e outro não marcado. (Fig. 3).

Os hospedeiros tiveram suas atividades comportamentais monitoradas por meio de filmagens no período de 6:30 h às 7:30 h da manhã. Em se tratando de uma espécie com hábitos crepusculares seu horário de intensa atividade de forrageio se enquadra nesse período da manhã. Antes e durante o experimento, foram verificados fatores abióticos, temperatura e oxigenação da água, sendo que a temperatura média variou entre 26°C a 27°C e o nível de oxigênio 6 a 7mg/L.

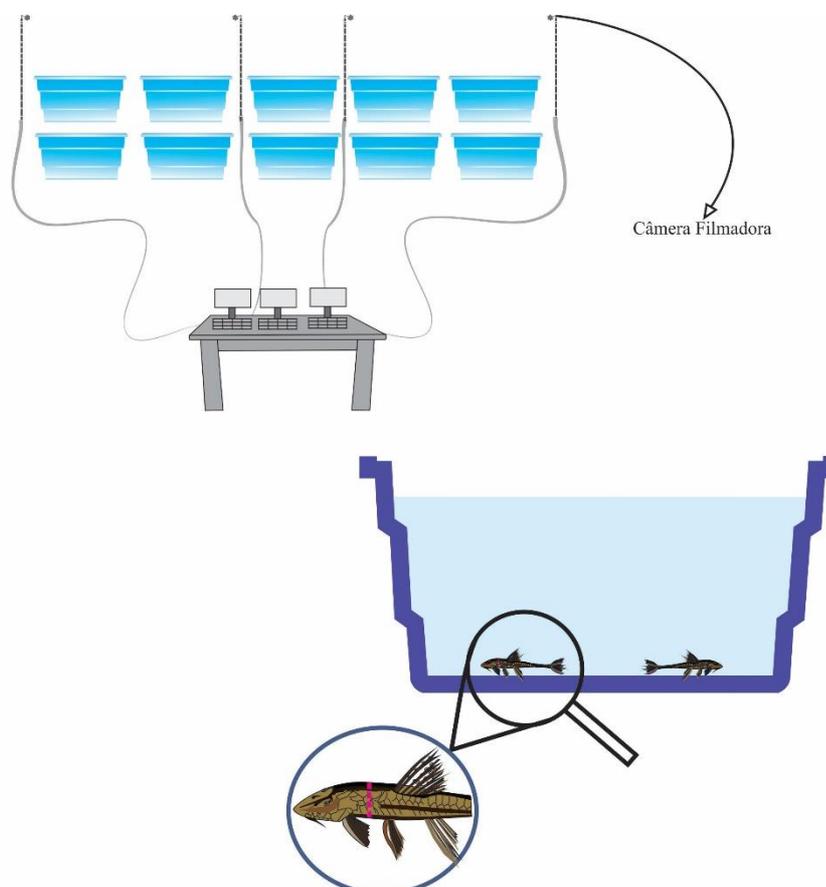


Fig. 3. Ilustração do desenho experimental, tanques de 1000L preenchidos com água do Rio Paraná e esquema mostrando a marcação nos peixes.

2.4 Análises pós-experimento

Ao término do experimento os peixes foram eutanasiados através de perfuração craniana para destruição do cérebro imediata (Diretrizes da Prática de Eutanásia do Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal-CONCEA sob o parecer de nº 6385010816). Os peixes foram levados para o laboratório de Ictioparasitologia do NUPÉLIA – UEM, e então submetidos à necropsia, contagem e identificação total dos parasitas em nível de gênero. Para a identificação foram preparadas lâminas, coradas com Carmim, clarificadas com Creosoto de Faia e por fim montadas com Bálsamo do Canadá (EIRAS et al., 2006). A prevalência e intensidade média foram calculadas de acordo com (BUSH et al., 1997).

Os vídeos foram analisados e as distâncias percorridas pelos peixes, aqui tidas como atividade de forrageamento foram estimadas, para comparar as diferenças entre os peixes com altas intensidades parasitárias e peixes com baixas intensidades. Para extrair a variável resposta, utilizou-se um monitor de vídeo coberto com uma traparência, foi desenhado um círculo correspondendo o tamanho do fundo do tanque visto através do monitor, sendo visível o deslocamento do peixe dentro do círculo, sendo assim, quando o peixe se deslocava seu caminho era traçado com um pincel atômico. Obtendo então o caminho percorrido pelo peixe no fundo do tanque, este foi medido com o auxílio de um barbante e de uma régua. Sabendo a distância percorrida pelos peixes em uma escala de 11 cm, foi realizada então uma regra de três onde a distância percorrida pelos peixes foi extrapolada para o tamanho real do fundo do tanque de 114 cm. Tendo em vista que nesse estudo os peixes só se deslocaram no fundo e não na coluna d'água, esse método pode quantificar em metros percorridos a atividade de forrageio dos peixes.

Para avaliar se os peixes parasitados e o controle diferiram em seu comportamento, analisamos as diferenças em seu forrageio usando um teste de *Wilcoxon*.

3 RESULTADOS

Ao início do experimento notou-se a perda do indivíduo mais parasitado do tanque numero 9, devido a padronização do delineamento experimental optou-se pela não substituição desse indivíduo e então a retirada dessa réplica, sendo utilizado 18 indivíduos. Com prevalência total de 77,7 % e uma intensidade média de 87 parasitas por peixes, foram definidas como altas intensidades os hospedeiros infectados com um

número superior a 44 parasitas, e considerada baixas intensidades os que a infecção não passou de 18 parasitas.

Os hospedeiros com altas intensidades tiveram seus traços comportamentais afetados, de tal forma que quanto maior a intensidade de parasitas por hospedeiros, menor a distância percorrida em seu horário de forrageio, (Fig 4).

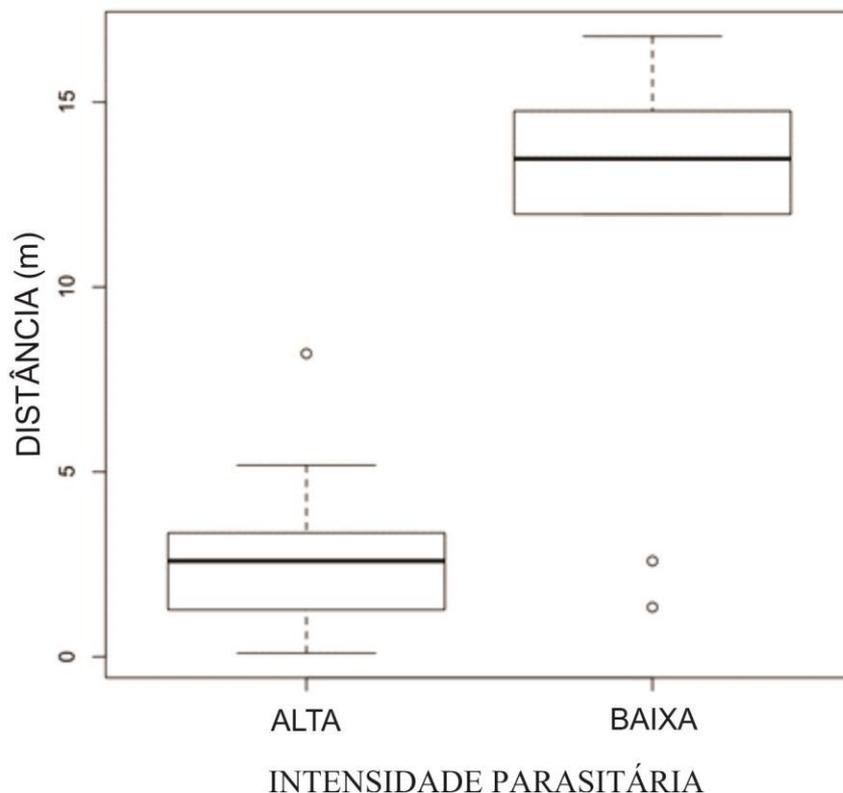


Figura 4. Diferenças de distância percorrida em metros, entre o hospedeiro com baixa intensidade parasitária e com alta intensidade parasitária.

O teste estatístico de *Wilcoxon* sugere que existem diferenças significativas entre, as distâncias percorridas pelos hospedeiros, de modo que hospedeiros com as menores intensidades de parasitas se deslocaram em média 11,45 m e hospedeiros com as maiores intensidades da infecção parasitária se deslocaram em média 2,18 m, ($P = 0,02$).

4 DISCUSSÃO

O *Clinostomum* sp. é um parasita que utiliza várias espécies de peixes como seu segundo hospedeiro intermediário. De acordo com Acosta et al., (2016), 35 espécies de peixes são acometidas por metacercárias deste parasita em todo Brasil. Os dados se tornam mais interessantes quando comparamos a intensidade e prevalência desses parasitas em uma espécie em especial, o *L. platymetopon*. Eiras et al., (1999) registrou uma prevalência de 69,9% em 445 indivíduos dessa espécie de hospedeiro e uma intensidade média de infecção de 30,3 cistos por hospedeiro, variando de 1 – 218 cistos. Esse registro se assemelha aos dados coletados nesse estudo, onde encontrou-se uma prevalência de 77,7% e uma intensidade média de infecção de 87 cistos por hospedeiros, variando de 4 – 219 cistos, o que demonstra ainda mais a preferência do parasita por essa espécie de hospedeiro. Uma das adaptações deste hospedeiro é a capacidade de fazer respiração aérea, utilizando o ar da superfície, engolindo e armazenando em seu estômago altamente vascularizado (ARMBRUSTER, 1998). Dessa forma, essa espécie pode habitar lugares mais rasos e com baixo nível de oxigênio dissolvido na água, facilitando a predação por aves. Por isso a preferência desse parasita por essa espécie de peixe, pois assim há uma maior possibilidade de fechar seu ciclo. Devido a essas características, o parasita pode ter maior sucesso em manipular o hospedeiro, o que explicaria a alta prevalência e a intensidade do *Clinostomum* encontrada em *L. platymetopon*.

Esse estudo suporta a hipótese de que *L. platymetopon* sofre influência negativa do *Clinostomum* em seu forrageio, já que, peixes com altas intensidades do parasita se mostraram letárgicos frente à hospedeiros com baixas intensidades, a partir disso, foi observado comprometimento da capacidade de natação. Eiras et al., (1999) mostraram que metacercárias do *Clinostomum* encistadas nas nadadeiras de *L. platymetopon*, levam à uma degeneração das fibras musculares e a destruição das células, consequentemente, causando a diminuição de seus movimentos. Essa condição foi expressamente visualizada nos peixes utilizados nesse estudo, uma vez que a presença do parasita na musculatura do peixe dificulta sua natação e a capacidade do peixe parasitado de evitar predadores pode se tornar deficitária. Acredita-se que alguns dos mecanismos responsáveis por tais modificações estão ligados à produção de substâncias químicas secretadas diretamente por parasitas em seus hospedeiros (Poulin 1994), ou a presença do parasita está aumentando o custo metabólico do hospedeiro trazendo consequências

energéticas e nutricionais, o que pode deixar o hospedeiro letárgico por um período maior de tempo em seu horário de forrageio, essas estratégias adotadas por parasitas podem ser definidas como fenótipo estendido.

O fato mais intrigante nas mudanças comportamentais entre indivíduos infectados com parasitas é definir se estas diferenças observadas em indivíduos parasitados e não parasitados, envolvem apenas efeitos colaterais da infecção ou é produto de adaptações decorrentes de anos de evolução. Se levar em conta que os resultados observados foram avaliados em um horário de intenso forrageio de aves, que são os hospedeiros alvos do parasita, é provável que as modificações comportamentais não sejam uma relação ao acaso, sendo que as consequências dessas modificações podem ser lucrativas ao parasita, pois de fato, hospedeiros com um número elevado de parasitas tendem a ficar mais expostos à predação. Portanto é razoável sugerir que os parasitas evoluíram para manipular o comportamento de hospedeiros intermediários (LAFFERTY, 1999).

Parasitas modificam o comportamento de hospedeiros, coordenando componentes fisiológicos, secretando substâncias endócrinas em seus hospedeiros. Thompson, (1994) mostra que plerocercóides deslocaram hormônios do crescimento de hospedeiros intermediários, acelerando seu crescimento, podendo torná-los mais lentos e menos ágeis, deixando-os mais vulneráveis a ataques de predadores, aumentando as chances do parasita alcançar seu hospedeiro definitivo. Ainda tem a possibilidade de parasitas gerenciarem recursos de hospedeiros como nutrientes e oxigênio levando a um déficit, obrigando o peixe a procurar áreas mais oxigenadas ou fazer respiração aérea, no caso de peixes com essa adaptação, aumentando a exposição desses indivíduos a predadores visuais e a ataques aéreos (HURD, 1990).

A maioria dos estudos em modificações comportamentais causadas por parasitas, aceitam a hipótese de que parasitas evoluíram adaptativamente para manipular seus hospedeiros e assim aumentar seu *fitness*. Alguns estudos ainda vem com a proposta do fenótipo estendido proposto por Dawkins (1982) em que a presença do parasita é expressa diretamente no hospedeiro causando modificações importantes. O que muitos estudos procuram explicar é quais os mecanismos que estão por trás da manipulação, o que sabe-se é que fatores fisiológicos e mecânicos atuam diretamente nos hospedeiros (LAFFERTY, 1999; CHOISY et al., 2003 ; BARBER, 2007; SEPPALLA et al., 2012). Esse estudo apóia as hipóteses e teorias testadas por estudos anteriores, no entanto vem com uma abordagem diferente e uma metodologia mais robusta, apontando um novo parasita como agente manipulador e um novo hospedeiro.

5 CONCLUSÃO

A proposta desse estudo foi investigar experimentalmente os efeitos dos parasitas sobre a eficiência de forrageamento do cascudo chinelo. Houve diferenças marcantes em peixes parasitados, que forragearam menos intensamente. Esse experimento foi realizado em ambiente artificial, talvez observações em ambientes naturais poderiam diminuir o *stress* do experimento em laboratório e prover resultados mais ampliados. Novos estudos devem ser propostos com outras hipóteses a ser testadas para esclarecer dúvidas sobre a natureza da manipulação, se esta realmente é adaptativa ou se é fruto da infecção, se ela facilita a predação só por hospedeiros definitivos ou por outros potenciais predadores, como que essa interação funciona em um ambiente natural, e quais mecanismos fisiológicos são utilizados pelo parasita.

REFERÊNCIAS

ACOSTA, A. A.; CAFFARA, M.; FIORAVANTI, M. L.; UTSUNOMIA, R.; ZAGO, A. C.; FRANCESCHINI, L., SILVA, R. J. Morphological and molecular characterization of *Clinostomum detruncatum* (Trematoda: Clinostomidae) metacercariae infecting *Synbranchus marmoratus*. **The Journal of Parasitology**, v. 102, n. 1, p. 151-156, 2016.

AFFONSO, I. P; KARLING, L. C.; TAKEMOTO, R. M.; GOMES, L. C.; NILSSON, P. A. Light-induced eye-fluke behavior enhances parasite life cycle. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v 15, n.6, p. 340-341, 2017.

ARMBRUSTER, Jonathan, W. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes. **Copeia**,v. 1998, n. 3, p. 663-675, 1998.

BARBER, I.; HOARE, D.; KRAUSE, J. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 10, n. 2, p. 131-165, 2000.

BARBER, Iain. Parasites, behaviour and welfare in fish. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 104, n. 3, p. 251-264, 2007.

BORRÁS, Juan, Gefaell. Manipulación de la conducta del hospedador por el parásito en las relaciones interespecíficas de parasitismo: **Revisión y Perspectivas**, 2016.

BUSH, A. O; LAFFERTY, K, D; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. **The Journal of Parasitology**, v. 84, n. 4, p. 575-583, 1997.

CAFFARA, M.; BRUNI, G.; PAOLETTI, C.; GUSTINELLI, A.; FIORAVANTI, M. L. Metacercariae of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European newts *Triturus carnifex* and *Lissotriton vulgaris* (Caudata: Salamandridae). **Journal of Helminthology**, v. 88, n. 3, p. 278-285, 2014.

CHOISY, M.; BROWN, S. P.; LAFFERTY, K. D.; THOMAS, F. Evolution of trophic transmission in parasites: why add intermediate hosts? **The American Naturalist**, v. 162, n. 2, p. 172-181, 2003.

CONCEA: Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal. Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação (MCTI). Brasília, dezembro, 2015.

DAWKINS, Richard. **The Extended Phenotype**. Oxford: Oxford University Press. San Francisco, 1982.

EIRAS, J. C.; DIAS, M. L. G. G.; PAVANELLI, G. C.; MACHADO, M. H. Histological studies on the effects of *Clinostomum marginatum* (Digenea, Clinostomidae) in its second intermediate host *Loricariichthys platymetopon* (Osteichthyes, Loricariidae) of the upper Paraná river, Brazil. **Acta Scientiarum**, v. 21, n. 2, p. 237-241, 1999.

EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes**, 2. ed., Maringá: Eduem, 2006.

FREIRE, A. G.; AGOSTINHO, A. A. Ecomorfologia de oito espécies dominantes da ictiofauna do reservatório de Itaipu. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 13, n. 1, p. 1-9, 2001.

GOPKO, M.; MIKHEEV, V. N.; TASKINEN, J. Changes in host behaviour caused by immature larvae of the eye fluke: evidence supporting the predation suppression hypothesis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 69, n. 10, p. 1723-1730, 2015.

GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. Maringá: Eduem, 2007.

HOEINGHAUS, A. P. F. Taxonomia e ecologia de metazoários parasitos de *Loricariichthys platymetopon* Isbrücker & Nijssen, 1979 (Loricariidae, Siluriformes) da Planície de Inundação do Alto Rio Paraná, Brasil. Maringá – UEM, 2006. 63p. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá, 2006.

HURD, Hilary. Physiological and behavioural interactions between parasites and invertebrate hosts. In: **Advances in parasitology**. Academic Press, v. 29, p. 271-318, 1990.

LAFFERTY, Kevin, D. Foraging on prey that are modified by parasites. **The American Naturalist**, v. 140, n. 5, p. 854-867, 1992.

LAFFERTY, Kevin, D. The evolution of trophic transmission. **Parasitology Today**, v. 15, n. 3, p. 111-115, 1999.

PAVANELLI, G. C.; TAKEMOTO R.; M.; EIRAS, J. C. (Eds). **Parasitologia, Peixes de água doce do Brasil**, Maringá: Eduem, 2013.

POULIN, Robert. The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. **Parasitology**, v. 109, n. 1, p. 109-118, 1994.

POULIN, Robert. “Adaptive” changes in the behaviour of parasitized animals: A critical review. **International Journal for Parasitology**, v. 25, n. 12, p. 1371-1383, 1995.

POULIN, R.; THOMAS, F. Phenotypic variability induced by parasites: Extent and evolutionary implications. **Parasitology Today**, v. 15, n. 1, p. 28-32, 1999.

POULIN, Robert. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. **Advances in the Study of Behavior**, v. 41, p. 151-186, 2010.

SEPPÄLÄ, O.; KARVONEN, A.; VALTONEN, E. T. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke–fish interaction. **Animal Behaviour**, v. 68, n. 2, p. 257-263, 2004.

SEPPÄLÄ, O.; KARVONEN, A.; VALTONEN, E. T. Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 1, p. 145-150, 2008.

SEPPÄLÄ, O.; KARVONEN, A.; VALTONEN, E. T. Behavioural mechanisms underlying ‘specific’ host manipulation by a trophically transmitted parasite. **Evolutionary Ecology Research**, v. 14, n. 1, p. 73-81, 2012.

SZIDAT, Lothar. Structure, development, and behaviour of new strigeatoid metacercariae from subtropical fishes of South America. **Journal of the Fisheries Board of Canada**, v. 26, n. 4, p. 753-786, 1969.

THOMPSON, S. N.; KAVALIERS, M. Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. **Parasitology**, v. 109, p. 119-138, 1994.

WILLIAMS, H. H.; JONES, A.; CROMPTON, D. W. T. **Parasitic worms of fish**. London: Taylor & Francis, 1994.