



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

LUDDY SEAROM CARIAS DE MORAES

Sobre a invasão de parasitas de peixes em ambientes de água doce:
desenovelando eventos de *spillback* e *spillover*

Maringá-PR
2023

LUDDY SEAROM CARIAS DE MORAES

**Sobre a invasão de parasitas de peixes em ambientes de água doce:
desenovelando eventos de *spillback* e *spillover***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.
Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Andre Andrian Padial

Maringá-PR
2023

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

M827s Moraes, Luddy Searom Carias de, 1996-
Sobre a invasão de parasitas de peixes em ambientes de água doce : desenovelando eventos de *spillback* e *spillover* / Luddy Searom Carias de Moraes. -- Maringá, 2023.
56 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2023.
Orientador: Prof. Dr. André Andrian Padial.

1. Parasitas de águas continentais - Invasões biológicas - *Spillback* - *Spillover*. 2.
Parasitas de águas continentais - Invasões biológicas - Revisão sistematizada. I.
Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.18

LUDDY SEAROM CARIAS DE MORAES

**Sobre a invasão de parasitas de peixes em ambientes de água doce:
desenovelando eventos de spillback e spillover**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Banca Examinadora composta pelos membros:

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Universidade Estadual de Maringá/ PEA (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Karla Magalhães Campião
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

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

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

Dr. Fernando Miranda Lansac-Tôha
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovado em: 15 de dezembro de 2023.

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

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador, Andre Andrian Padial, pela persistência, palavras de apoio e, principalmente, pela orientação, caso contrário eu teria seguido dois anos de forma literalmente desorientada. Espero que continue sempre sendo o orientador excepcional que é.

Aos meus pais, Walter C. de Moraes e Jeanine C. de Oliveira, pelo apoio e amor infinito e doação de unidades monetárias válidas em território nacional quando necessário.

Ao Rafael Gasparoto Mendes, meu grande amigo, que fez parte de todas as etapas da minha trajetória, me apoiando e aconselhando sobre absolutamente tudo. Espero sempre me lembrar de você com carinho!

Aos meus amigos que fiz durante o mestrado, Marcella, Mateus, Lucas e Tayná, os quais me ajudaram em períodos de dúvida e angústia, mas, principalmente, estiveram presentes nos de alegria e conquistas. Foi muito bom aprender junto com todos vocês!

Menção honrosa também deve ser feita aos meus amigos da graduação que, embora não tenham contato direto com a trajetória deste trabalho, têm influência significativa sobre minha vida e minha visão de mundo. São estes: Fernanda, Laura, Carol, Felipe e Victor. Sem estes supracitados, a existência deste trabalho não teria sido de minha autoria.

Sem meu orientador, eu estaria absolutamente perdido durante estes últimos dois anos e não conseguiria entregar nem um terço do que consta nestas páginas.

Sem minha família, eu simplesmente não teria razão para continuar. Meus pais são a engrenagem que move o meu mundo.

Sem meus amigos, permanecer no ambiente acadêmico, incluindo a graduação, seria impossível. Foram eles quem despertaram a força que eu nem sabia que tinha. Todos eles. As pessoas que fizeram diferença na minha trajetória, pelas quais sou grato, sabem quem são. Se você está lendo isso e está em dúvida, provavelmente é uma delas.

Agradeço à bibliotecária Salete, por ter me ajudado a encontrar diversos artigos que não consegui acesso por conta própria. A sua ajuda foi imprescindível.

Agradeço também à secretária, Bete, que foi brilhante em seu trabalho!

Agradeço ao Nupélia pelo apoio.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Eu determino que termine aqui e agora.
Eu determino que termine em mim,
mas não acabe comigo.

(Linn da Quebrada)

Sobre a invasão de parasitas de peixes em ambientes de água doce: desenovelando eventos de *spillback* e *spillover*

RESUMO

Espécies invasoras de vida livre são frequentemente consideradas em estudos ecológicos, enquanto as invasoras parasitas são negligenciadas. Com as preocupações atuais relacionadas a doenças emergentes, parasitas que circulam em comunidades silvestres têm demonstrado sua relevância sobre o meio ambiente e saúde pública. Nesse contexto, foi conduzida uma revisão sistemática para identificar os focos de ocorrência de invasões de parasitas em peixes de ambientes aquáticos continentais no mundo e as características de hospedeiros e parasitas associados a estes eventos de invasão. Para tanto, buscou-se para o estado da arte do tema desenvolvido nas fontes de referências, *Web of Science* e *Scopus*, e foram encontrados 16121 estudos, dos quais 233 publicados no período de 1974 e 2021 sendo elegíveis de acordo com critérios pré-estabelecidos, com 834 registros de invasão. Não houve tendência em relação ao acréscimo ou decréscimo de estudos sobre o tema quando controlado pelo crescimento da produção acadêmica. Os principais grupos de parasitas registrados foram Platyhelminthes, Nematoda e Arthropoda, e em sua maioria endoparasitas, generalistas e de ciclo de vida heteróximo. Há maior prevalência de eventos de *spillover* (parasita invasor infectando hospedeiro nativo), se comparados com eventos de *spillback* (parasita nativo infectando hospedeiro invasor), em todos os continentes. Há maior abundância de registros na América do Norte e Europa, onde há maior esforço amostral. Pisciculturas, seguidos por aquarismo e água de lastro, foram as principais rotas de introdução de parasitas nos estudos analisados, mas uma quantidade considerável de estudos não reportou a rota de invasão ou esta não é conhecida. Os processos relacionados a *spillover* e *spillback* são complexos e, aparentemente, a maior frequência de eventos de *spillover* se deve à percepção de que parasitas invasores infectando espécies nativas são mais graves que parasitas nativos infectando espécies invasoras. A maior parte dos eventos de *spillover* estão associados a parasitas nativos da Ásia, onde há maior comércio global de peixes. Os resultados destacam a importância em considerar parasitas invasores em estudos ecológicos, bem como a potencial associação de rotas comerciais aos eventos de invasão registrados.

Palavras-chave: parasitas; invasão biológica; revisão sistematizada; *spillback*; *spillover*.

On the invasion of fish parasites in freshwater environments: unraveling spillback and spillover events

ABSTRACT

Free-living invasive species are frequently considered in ecological studies, while parasitic invaders are neglected. Given the current concerns regarding emerging diseases, parasites circulating in wildlife communities have demonstrated their significant impact on the environment and public health. In this context, this study aims to conduct a systematic review in order to identify the focal areas of parasite invasions in freshwater fish worldwide and the characteristics of hosts and parasites associated with these invasion events. Searches were conducted in Web of Science and Scopus, yielding 16,121 studies, of which 233 published between 1974 and 2021 were eligible according to pre-established criteria, with 834 invasion records. There was no trend regarding increase or decrease in studies on this subject when controlled for academic production growth. The main groups of recorded parasites were Platyhelminthes, Nematoda, and Arthropoda, mostly endoparasites, generalists, and with heteroxenous life cycles. Spillover events were found to be more prevalent compared to spillback across all continents. The North American and European regions exhibited greater abundance of invasion records, which can be attributed to higher sampling efforts in these areas. Regarding the introduction routes of parasites in the analyzed studies, pisciculture, followed by aquarism and ballast water, were identified as the main pathways. However, a considerable number of studies did not report the invasion route or lacked knowledge regarding it. The processes related to spillover and spillback are complex, and the higher frequency of spillover events seems to be due to the perception that invasive parasites infecting native species are more severe than native parasites infecting invasive species. Most of spillover events are associated to parasites indigenous to Asia, where is the global focus of fishing trade. These findings highlight the importance of considering parasitic invaders in ecological studies, and the potential association of commercial routes to the invasion events registered herein.

Keywords: parasites; biological invasion; systematic review; spillback; spillover.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
1.1	Objetivos	12
1.1.1	Objetivo geral.....	12
1.1.2	Objetivos específicos.....	12
2	MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1	Busca na literature	12
2.2	Análise dos dados	16
3	RESULTADOS	17
4	DISCUSSÃO	29
4.1	Grupos dominantes de patógenos	30
4.2	Ciclos de vida e especialização associados à invasão	31
4.3	Por que há mais eventos de <i>spillover</i> que de <i>spillback</i>	35
4.4	A estrutura das redes	37
4.5	Os parasitas invasores são nativos de onde?	38
4.6	Limitações e perspectivas futuras	39
5	CONCLUSÕES	40
	REFERÊNCIAS	41
	APÊNDICE A – Lista de termos utilizados individualmente nas buscas, incluindo o número de estudos capturados pela busca em cada uma das bases de dados. Note que alguns termos não capturaram nenhum estudo.....	53
	APÊNDICE B – Nome de cada traço junto com suas categorias e frequências.....	54

1 INTRODUÇÃO

As invasões biológicas são caracterizadas pela extensa redistribuição de espécies, geralmente concomitantes às atividades humanas (Ruiz et al., 2000). Ao aumentar a similaridade das comunidades ao longo do tempo, ou seja, a homogeneização biológica (McKinney & Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003; Olden et al., 2004), e a perda de biodiversidade (Cambray, 2003), são um dos principais fatores que ameaçam a biodiversidade global (Gaertner et al., 2009). Em ecossistemas aquáticos continentais, a introdução de espécies está fortemente associada à aquicultura, aquarismo e água de lastro (Davidson & Simkanin, 2012; Patoka et al., 2018). Nestes ambientes, há uma correlação positiva entre o número de espécies de peixes introduzidas e a intensidade das atividades humanas (Leprieur et al., 2008). Consequentemente, apesar da possível subestimação na detecção de espécies introduzidas (Vitule et al., 2019), as espécies de peixes constituem o grupo de animais com o maior número de espécies não nativas registradas na América do Sul (Bezerra et al., 2019).

Enquanto as espécies de vida livre são frequentemente o foco de estudos sobre invasões (Vilà et al., 2021), as espécies parasitas são comumente negligenciadas e subamostradas (Poulin, 2017). No entanto, a importância dos parasitas nas invasões biológicas tem sido reconhecida recentemente, principalmente devido ao aumento de doenças em populações selvagens e humanas (Dunn & Hatcher, 2015), uma vez que as invasões biológicas levam a novas interações entre parasitas e hospedeiros (Jenkins et al., 2015). Nesse sentido, existem vários exemplos de doenças emergentes em populações de vida selvagem, tais como: i) o fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Longcore, Pessier & D. K. Nichols, 1999), que tem causado declínios em espécies de anfíbios em todo o mundo, ao longo do último século (Farrer et al., 2011). Nativo do leste da Ásia, sua distribuição mundial está alinhada com a expansão do comércio de anfíbios para restaurantes (O'Hanlon et al., 2018); ii) o protozoário *Ichthyophthirius multifiliis* (Fouquet, 1876), que misteriosamente invadiu o Lago Titicaca, no Peru, causando a morte de aproximadamente 18 milhões de peixes (Wurtsbaugh & Tapia, 1988); iii) o mixozoário *Myxobolus cerebralis* (Hofer, 1903), nativo da Europa, causando altas taxas de mortalidade em populações de peixes *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), na América do Norte (Bergensen & Anderson, 1997); iv) o nematoide *Anguillicola crassus* (Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974) Moravec & Taraschewski, 1988, nativo do leste da Ásia, tem devastado populações nativas da enguia europeia por várias décadas (Lefebvre & Crivelli, 2004). Tem se adaptado a outros hospedeiros invasivos na Europa e atuando

como um "cavalo de Troia", encistando-se em acantocéfalos para facilitar a infecção em seu hospedeiro-alvo (Emde et al., 2014; Hohenadler et al., 2018a).

Espécies invasoras exercem influência substancial no ambiente, na economia e no bem-estar humano (Vilà & Hulme, 2017; Pysek et al., 2020), entre outros aspectos, ao promoverem a proliferação de doenças (Vilà et al., 2021). Isso destaca o papel crítico dos parasitas na saúde pública e na preservação da biodiversidade (Fagre et al., 2021). Na atual era de crescente globalização, a probabilidade de novos casos de invasões biológicas e, conseqüentemente, emergência de doenças está aumentando (Jones et al., 2008). As invasões biológicas e a propagação de doenças infecciosas são fenômenos que compartilham algumas de suas características centrais relacionadas à introdução e dispersão dentro de um determinado ecossistema (Mack et al., 2000). No entanto, essas ocorrências são inerentemente imprevisíveis, e os riscos associados são exacerbados pela escassez de conhecimento taxonômico relacionado aos parasitas envolvidos, seus hospedeiros potenciais e suas origens (Roy et al., 2017). Dada a falta de informações sobre eventos de invasão de parasitas e a ausência de revisões abrangentes sobre esse tema, é de suma importância obter uma compreensão mais profunda dos mecanismos subjacentes a essas invasões, rastreando as origens dos patógenos, identificando os fatores que facilitam suas invasões, determinando os grupos de hospedeiros e parasitas mais frequentemente impactados e identificando as regiões mais frequentemente invadidas.

Atualmente, é conhecida a importância crucial de integrar as comunidades parasitárias em estudos sobre invasões biológicas (Prenter et al., 2004) e conservação (Marcogliese, 2004). Entre os mecanismos conhecidos pelos quais os parasitas podem ser introduzidos, estão: i) *Spillover*, onde uma espécie hospedeira invade um ambiente, e seus parasitas podem infectar/invadir espécies hospedeiras nativas, resultando na reintrodução do parasita juntamente com sua espécie hospedeira nativa (Daszak, 2000); ii) *Spillback*, quando um organismo de vida livre invade um ambiente e adquire infecções de parasitas nativos desse novo ambiente, permitindo que esses parasitas completem seus ciclos de vida, aumentando assim a prevalência de infecção na população de hospedeiros nativos (Kelly et al., 2009); e iii) Efeito de diluição, onde um organismo invasor adquire parasitas nativos da região invadida, semelhante ao *spillback*, no entanto, os parasitas são incapazes de completar seu ciclo de vida ao infectar o novo hospedeiro, diluindo a abundância de parasitas presentes na comunidade local (Kopp & Jokela, 2007).

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo geral

Mapear as ocorrências de eventos de invasão de parasitas de peixes, a origem destes patógenos, fatores responsáveis pelas invasões e a ecologia dos parasitas e hospedeiros envolvidos nestes eventos de invasão.

1.1.2 Objetivos específicos

- Identificar estudos que contenham eventos de invasão de parasitas em ecossistemas aquáticos continentais;
- Documentar o maior número possível de eventos de *spillback*, efeitos de diluição e *spillover*;
- Mapear as ocorrências de invasão de parasitas de peixes em ecossistemas aquáticos continentais no mundo, incluindo os grupos de parasitas e hospedeiros envolvidos nestas invasões;
- Identificar a origem de espécies não nativas e rotas primárias pelas quais foram introduzidas;
- Explorar traços funcionais dos parasitas que potencialmente facilitam sua invasão, usando análise de redes;
- Estimar se a área de invasão de parasitas, no contexto deste estudo, está crescendo ou não, em relação a produção científica na área de Ecologia.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Busca na literatura

A revisão foi realizada por meio de buscas sistemáticas de estudos indexados nas bases de dados Clarivate Web of Science (WoS) e Elsevier Scopus, seguindo o protocolo PRISMA-EcoEvo (O’Dea et al., 2021), uma extensão do protocolo PRISMA (Page et al., 2021) para ecologia e biologia evolutiva. O objetivo era incluir todos os estudos que relataram eventos de introdução de parasitas de peixes em novos ambientes, independentemente do período de tempo.

A amostragem foi realizada em 22 de junho de 2022, utilizando palavras-chave específicas e operadores booleanos, após algumas tentativas piloto. Na WoS, a ferramenta de Busca Avançada foi aplicada da seguinte forma: TS = (invas* OR invad* OR introduc* OR nonnative* OR nonindigenous OR exotic* OR alien*) AND TS = (parasit* OR pathogen* OR spillover* OR spillback* OR “dilution effect”) AND TS = (freshwate*

OR lake* OR river* OR aquati* OR wetland* OR floodplain* OR "inland water*" OR bog* OR pool* OR "continental water*" OR stream* OR lagoon* OR swamp* OR marsh* OR reservoir*). No Scopus, a ferramenta de busca avançada foi aplicada da seguinte forma: TITLE-ABS-KEY (invas* OR invad* OR introduc* OR nonnative* OR nonindigenous OR exotic* OR alien* AND parasit* OR pathogen* OR spillover* OR spillback* OR “dilution effect” AND freshwater* OR lake* OR river* OR aquati* OR wetland* OR floodplain* OR "inland water*" OR bog* OR pool* OR "continental water*" OR stream* OR lagoon* OR swamp* OR marsh* OR reservoir*).

Esses termos foram utilizados para procurar especificamente no resumo, título e palavras-chave dos documentos. A maioria dos termos foi definida após buscas piloto, com a revisão de Poulin (2017) servindo como ponto de partida. Foram realizadas várias buscas com os termos individualmente para verificar quantos estudos seriam capturados individualmente (**APÊNDICE A**), além de cinco buscas preliminares para encontrar a melhor combinação possível.

Os estudos incluídos nesta revisão precisavam atender aos seguintes critérios: **i**) conter pelo menos um relato de um parasita realizando *spillover* ou *spillback* (incluindo efeitos de diluição, que serão chamados de *spillback* a partir de agora); **ii**) estar relacionados a ecossistemas aquáticos continentais, com peixes como hospedeiros; **iii**) ser um artigo científico, em vez de uma revisão sistemática, checklist, comunicação ou nota; **iv**) o resumo e o título deveriam estar disponíveis em inglês ou português.

Não foi definido um intervalo de datas específico para a seleção de documentos. Isso se deve à ausência de revisões anteriores sobre *spillback* e/ou *spillover*. O objetivo é coletar o maior número possível de estudos relacionados ao tópico. Estudos foram excluídos da revisão se: **i**) os registros de parasitas não foram identificados até o nível de espécie; **ii**) os hospedeiros estudados eram híbridos; **iii**) as invasões ocorreram devido a causas naturais conhecidas. A extração de dados dos artigos elegíveis para esta revisão foi realizada de forma independente, e as variáveis coletadas estão listadas na **Tabela 1**.

Tabela 1 – Variáveis extraídas dos artigos elegíveis e suas definições.

Variáveis extraídas	Definição
Sobre o estudo	
a) ID do artigo.	Código numérico sequencial atribuído ao artigo, variando de 1 a n, onde n é o número de artigos.
b) Periódico.	Nome do periódico científico que publicou o estudo.
c) Ano de publicação.	Ano de publicação do artigo.
d) Metodologia utilizada para identificação.	Metodologia de identificação, classificada como: DNA ou Morfometria/Morfologia.
e) Ambiente de estudo.	Onde o estudo foi conduzido, se exclusivamente em laboratório, em um rio, lago, riacho, reservatório, estuário ou fazenda de peixes.
f) Experimento.	Se experimentos foram conduzidos no estudo. Categorizado como: "sim", "não" ou "sim, exclusivamente".
g) Fator que induziu a invasão.	O fator que levou à invasão registrada no estudo. Categorizado como: "aquarismo", "água de lastro", "controle biológico", "piscicultura", "pescador", "experimentos" ou "desconhecido ou não mencionado".
h) Modo de invasão.	Modo de invasão, classificado como " <i>spillback</i> " ou " <i>spillover</i> ".
i) Continente invadido.	Continente onde ocorreu a invasão.
j) País invadido.	País onde ocorreu a invasão.
k) Região biogeográfica invadida.	Região biogeográfica na qual ocorreu a invasão, classificada de acordo com Wallace (1876).
l) Se houve <i>invasional meltdown</i> .	Se o estudo registra a invasão de um parasita em uma espécie hospedeira que não é nativa da região nativa do parasita e também é exótica ou invasora na região onde o registro é feito.
Sobre o parasita	
Definição	
a) Hospedeiro nativo do parasita.	Quando possível, o hospedeiro nativo do parasita que invadiu um ambiente específico, seja o único hospedeiro, o mais frequente hospedeiro ou o destacado no estudo.
b) Filo a espécie.	Identificação taxonômica do parasita, do filo à espécie.
c) Região nativa.	A localização onde o parasita é nativo, no nível de bacia, país, continente ou região biogeográfica.
d) Ciclo de vida.	Se o ciclo de vida do parasita foi heteróximo ou monóximo.
e) Modo de reprodução.	Forma de reprodução, classificada como: "sexual", "assexual", "ambos" ou "não identificado".
f) Especialização.	Se o parasita é especialista ou generalista. Inicialmente, a classificação foi baseada na classe do parasita para determinar sua natureza especialista ou generalista. Quando possível, a definição foi feita a nível da espécie, sendo especialista se registrado infectando mais de uma família de hospedeiros.
g) Número de ordens hospedeiras infectadas.	O número de ordens de hospedeiros nas quais o parasita ocorreu nos registros desta revisão.
h) Número de famílias hospedeiras infectadas.	O número de famílias de hospedeiros nas quais o parasita ocorreu nos registros desta revisão.

i) Região nativa ambígua.

Como acessar a área de ocorrência nativa de parasitas requer esforço significativo, foi verificado se, entre os registros da revisão, a área de ocorrência nativa era concordante ou discordante. Aqui, as respostas foram "Sim" quando a distribuição foi discordante de um registro para outro, em escala continental, e "Não" quando a distribuição foi concordante. Em casos em que apenas um estudo registrou a espécie, a resposta foi "Único", indicando que o registro era único na revisão.

j) Natureza.

Onde o parasita se aloja. Classificado como: "endoparasita" ou "ectoparasita".

k) Tamanho.

Quando era unicelular, foi classificado como "microparasita", caso contrário, era um "macroparasita".

l) Invólucro nuclear.

Classificado como "eucariota", "procariota" ou "vírus".

m) Sítio de infecção.

Órgão ou região onde o parasita foi encontrado.

Sobre o hospedeiro*

Definição

a) Filo a espécie.

Identificação taxonômica do hospedeiro infectado, de filo à espécie.

b) Região nativa.

A região nativa do hospedeiro infectado no estudo.

c) Região nativa do hospedeiro original do parasita.

A região nativa do hospedeiro original do parasita registrado no estudo.

d) Comportamento alimentar.

Hábito alimentar, classificado como "carnívoro", "herbívoro", "detritívoro" ou "onívoro".

e) Especialização.

Se o hospedeiro invadido é especialista ou generalista em seu hábito alimentar.

f) Nível trófico.

Nível(éis) trófico(s) que o hospedeiro é capaz de ocupar, classificado como "consumidor primário", "consumidor secundário" ou "decompositor". Combinações entre essas três categorias são possíveis.

g) Migrador.

Se o hospedeiro é migratório ou não.

h) Hábito de *schoaling* ou *schooling*.

Se o comportamento de *schoaling* ou *schooling* está presente no hospedeiro ou não.

i) Tamanho médio.

O tamanho médio da espécie do hospedeiro.

*: Todas as informações sobre os hospedeiros foram obtidas doFishBase (Froese & Pauly, 2023) e Eschmeyer's Catalog of Fishes (2023).

Nesta revisão, espécies não nativas foram definidas como aquelas registradas ocorrendo fora de sua distribuição geográfica natural conhecida (ver a definição em Falk-Petersen et al., 2006), utilizando dados disponíveis de Tedesco et al. (2017), o site FishBase (Froese & Pauly, 2023) e o Eschmeyer's Catalog of Fishes (2023). Adicionalmente, eventos de *spillover* (Daszak, 2000) serão considerados como todos aqueles nos quais um parasita, cointroduzido ou não com um hospedeiro típico de sua distribuição nativa, infecta um hospedeiro na região introduzida, considerando que o hospedeiro não ocorre na distribuição nativa do parasita. Eventos de *spillback* (Kelly et al., 2009) incluirão todos aqueles nos quais um parasita em sua área nativa infecta um hospedeiro introduzido, mesmo que não possa completar seu ciclo de vida neste hospedeiro. Em outras palavras, eventos de efeito de diluição (Kopp & Jokela, 2007) também serão considerados nesta categoria.

A definição de generalista ou especialista é complexa, então esse traço funcional para parasitas foi definido com base em estudos sobre cada espécie e no que se sabe sobre suas identidades taxonômicas, razão pela qual não foi possível identificar a natureza generalista ou especialista conhecida de algumas espécies de parasitas.

Após eliminar todas as duplicatas entre as bases de dados, os estudos foram selecionados com base na leitura de seus títulos e resumos, usando os critérios de elegibilidade estabelecidos. Os estudos que atenderam a esses critérios foram submetidos a leitura do texto completo para verificar se abordavam o tema desta revisão, incluindo pelo menos um registro de invasão de parasitas.

2.2 Análise dos dados

Para analisar a tendência de crescimento das publicações científicas sobre o tema ao longo do tempo, foram realizadas regressões no número de estudos encontrados de 1974 a 2021, controladas pela produção científica total nos campos de ecologia e evolução (ou os campos mais relacionados dentro da biologia, devido às limitações de filtragem nos bancos de dados de pesquisa) indexados em cada um dos bancos de dados utilizados.

Análises exploratórias de dados foram conduzidas usando gráficos de frequência para identificar locais com maior esforço amostral, maior número de eventos de invasão e os fatores mais comuns que facilitam as invasões em cada um desses locais. Para ilustrar as invasões, um mapa mundial com gráficos de pizza foi criado, mostrando as frequências e proporções de eventos de *spillback* e *spillover* registrados em todo o mundo.

Análises de rede foram empregadas para entender as associações entre parasitas e hospedeiros e para entender sua estrutura. A estrutura das redes bipartidas foi analisada construindo uma rede de interações entre espécies de parasitas e hospedeiros e interações entre seus filos e ordens, respectivamente. A conectância da rede, conexões por espécie, compartimentos, modularidade e métrica de aninhamento com base em sobreposição e preenchimento decrescente (NODF), que varia de 0 a 100, foram calculados para cada uma das redes bipartidas de hospedeiros-parasitas. Outra rede bipartida foi criada para entender de onde são nativos os parasitas que invadiram um ambiente específico.

Gráficos de frequência de publicações por continentes foram gerados para identificar quais continentes tiveram o maior número de registros de *spillback* e *spillover*, bem como os fatores associados a esses eventos de invasão.

Todas as análises neste estudo foram realizadas usando o software R, versão 4.2.3 (R Core Team, 2023), e os gráficos foram construídos usando ggplot2 (Wickham, 2016).

3 RESULTADOS

Foram encontrados 16.121 estudos, dos quais 9.254 foram mantidos após a remoção de duplicatas, seleção apenas de artigos científicos (excluindo revisões, listas de verificação, comunicações, notas e comentários) e a exclusão de estudos que não tinham versões de seus resumos e títulos em português ou inglês. Por meio de inspeção dos resumos e títulos, 707 documentos permaneceram para leitura do texto completo. Dentre esses, 474 foram eliminados com base em seu conteúdo, resultando em 233 estudos que documentaram 834 registros de invasão. O número de estudos capturados em cada uma das bases de dados de pesquisa, bem como o processo de eliminação de artigos ilegíveis, é ilustrado na **Figura 1**. Os critérios de eliminação estão descritos na metodologia.

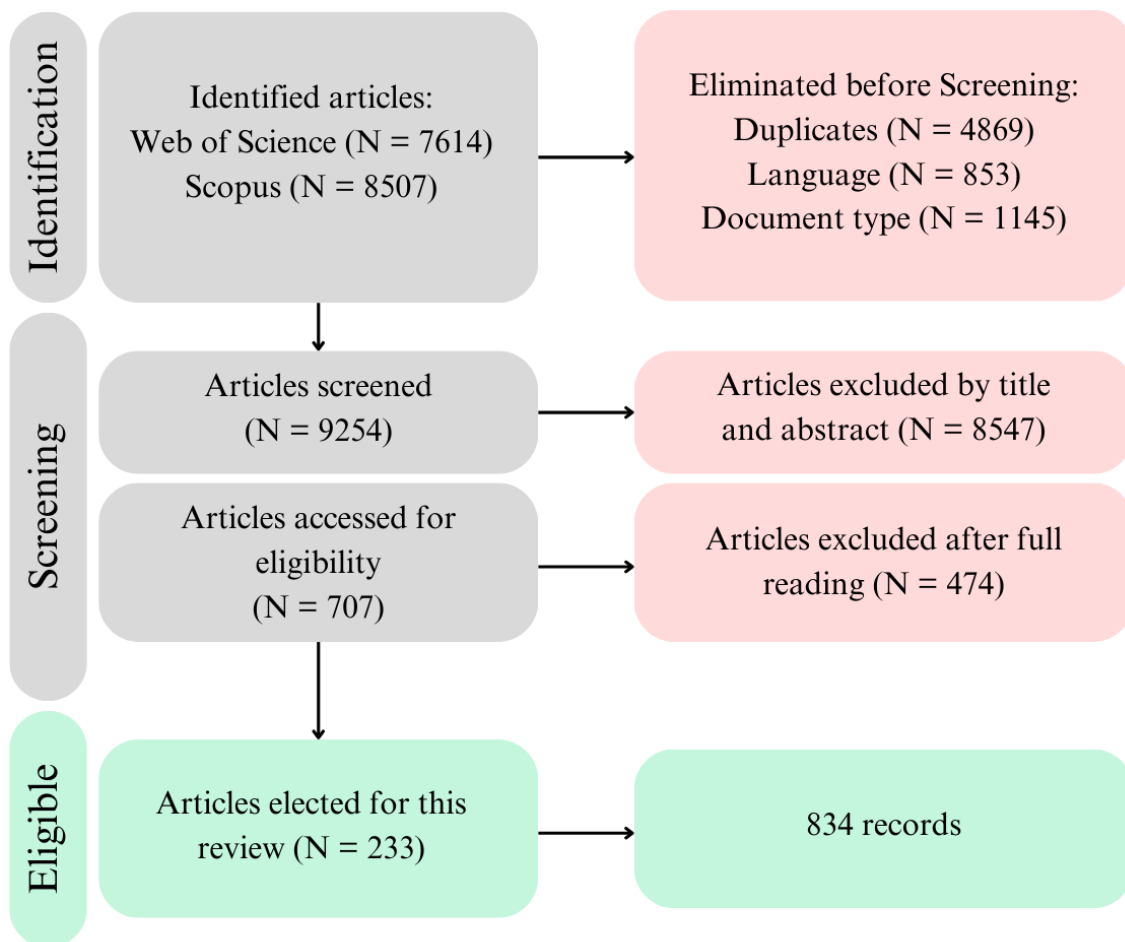


Figura 1 – Fluxograma segundo o protocolo PRISMA, ilustrando o processo de seleção dos estudos eleitos para revisão.

Os artigos eleitos para a revisão foram publicados entre 1974 e 2021, com aproximadamente metade dos estudos (49,79%) publicados nos últimos 10 anos e 25% nos últimos 5 anos (**Figura 2**).

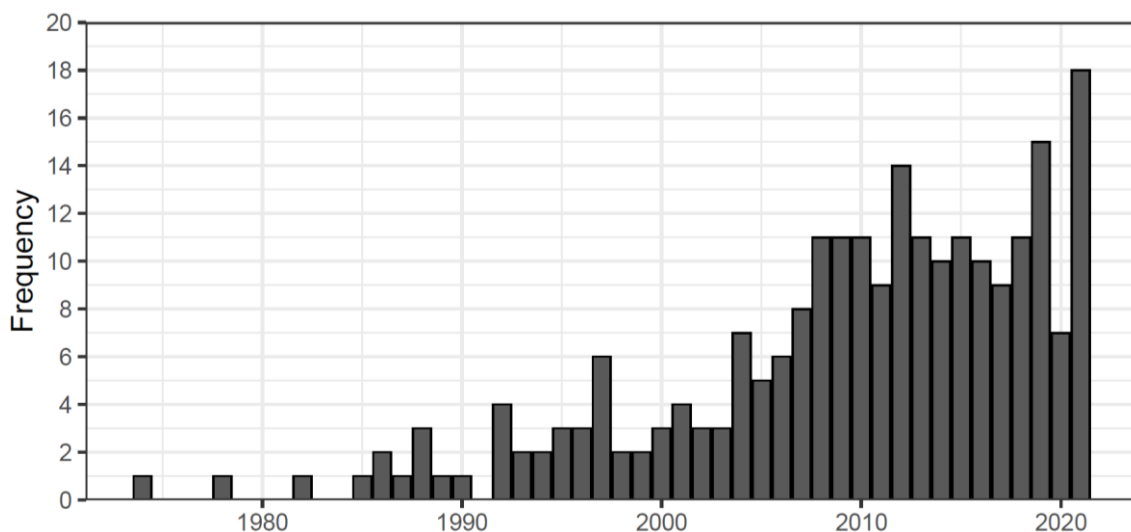


Figura 2 – Número de artigos publicados por ano.

No total 116 revistas científicas publicaram registros de invasões por parasitas. As revistas com o maior número de publicações são "Diseases of Aquatic Organisms", "Journal of Aquatic Animal Health", "Journal of Parasitology" e "Parasitology Research", cada uma com 10 publicações. Entre os estudos elegíveis para esta revisão, 25 foram conduzidos exclusivamente em laboratório, enquanto outros 28 envolveram pesquisa de campo e experimentos.

Embora haja aumento no número de publicações ao longo do tempo, não há uma tendência de acréscimo ou decréscimo no número de estudos, quando controlado pela produção científica nos campos biológicos, conforme indicado pelo número de estudos indexados nos bancos de dados usados nesta revisão (**Figura 3**).

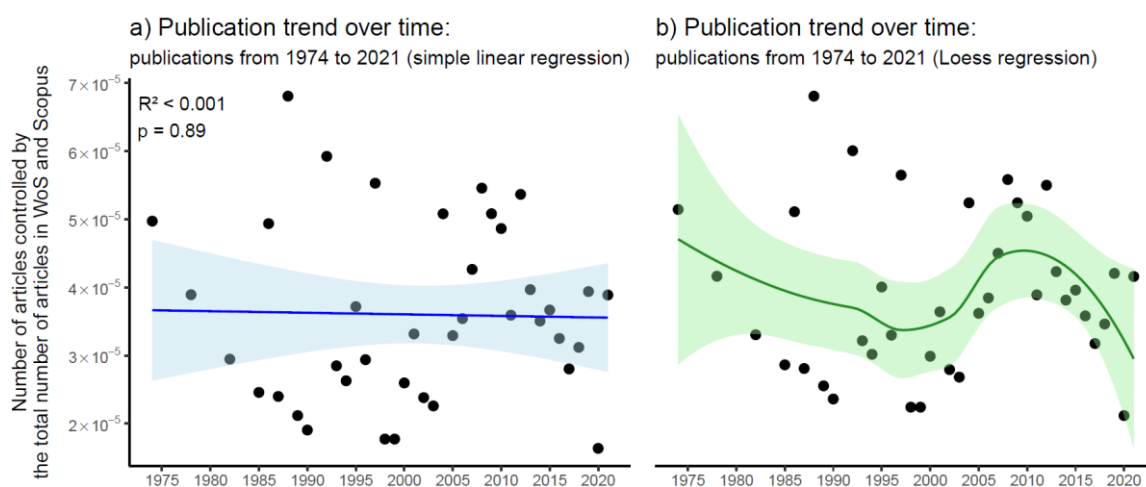


Figura 3 - Relationship between the number of publications in parasite invasions, controlled by scientific production in related areas of biology, indexed in the search databases used in this review. Simple linear regression (a) and local regression (b) were performed, following Cleveland et al. (1992) for local regression.

Ao todo, 262 espécies de peixes (nativas e invasivas) e 187 espécies de parasitas foram registradas, das quais 121 parasitas foram registrados apenas uma vez. As famílias de parasitas mais frequentes foram Anguillicolidae (Nematoda, $n = 115$), Bothriocephalidae (Platyhelminthes, $n = 86$) e Lernaeidae (Arthropoda, $n = 58$). Os filos mais frequentemente registrados foram Platyhelminthes ($n = 337$), seguidos por Nematoda ($n = 210$) e Arthropoda ($n = 114$). Entre os hospedeiros mais registrados estão espécies das famílias Gobiidae ($n = 100$), Salmonidae ($n = 94$) e Anguillidae ($n = 87$). Suas proporções estão ilustradas na Figura 4. No total, houve 300 registros de *spillback* e 534 de *spillover*, dos quais 82 foram *invasional meltdowns*. Platelminhos foram os mais frequentemente registrados em ambos os eventos de *spillback* e *spillover*, seguidos por Nematoda. No entanto, acantocéfalos foram mais frequentemente encontrados em

spillback do que em eventos de *spillover*, enquanto artrópodes foram mais frequentemente encontrados em *spillover* do que em eventos de *spillback* (**Figura 4**).

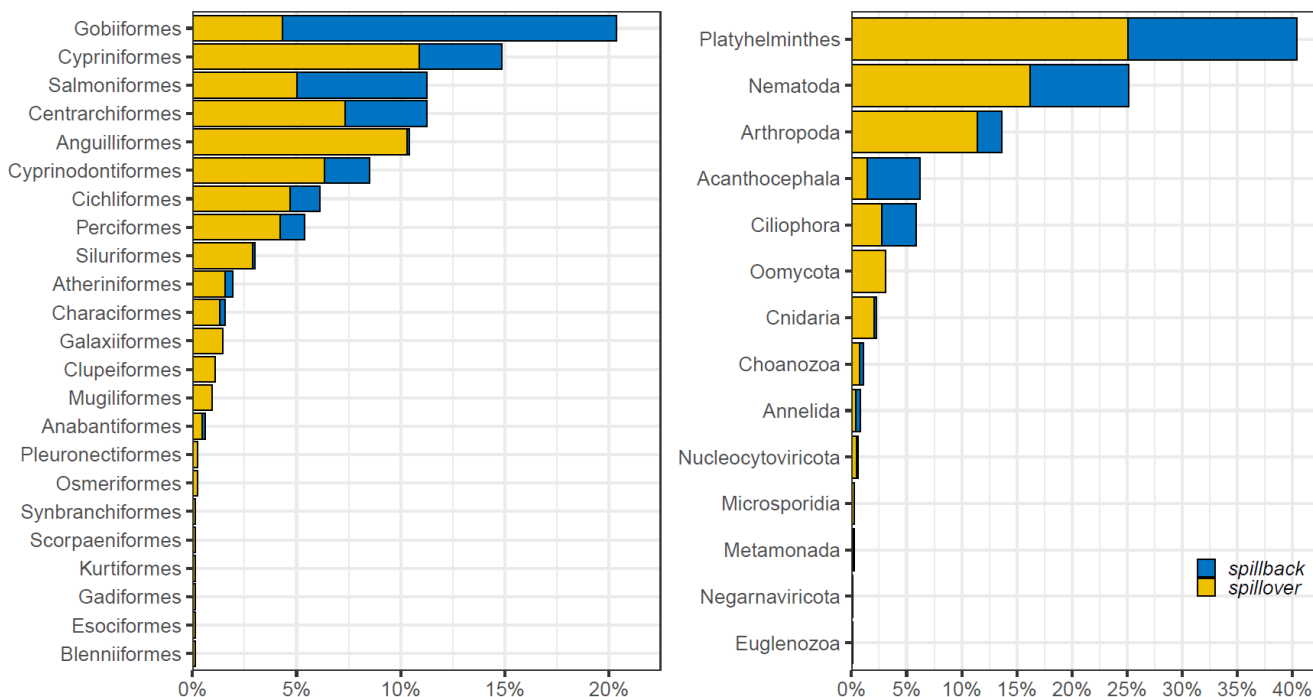


Figura 4 - Percentual de ordens de hospedeiros de peixes e filos de parasitas invasivos, preenchido pela proporção de *spillback* e *spillover*.

Os registros de invasão foram separados por "local de infecção", "estilo de vida do parasita" e "ciclo de vida do parasita", indicando uma frequência mais alta de eventos de *spillover* em todos os casos em que a classificação do parasita foi possível. A maioria dos parasitas registrados neste estudo são endoparasitas (68,94%), generalistas (53,24%) e têm um ciclo de vida heteróximo (68,47%) (**Figura 5**). As proporções de características funcionais em hospedeiros e outros dados de contagem sobre todos os resultados podem ser encontradas no Material Suplementar 2 (**APÊNDICE B**).

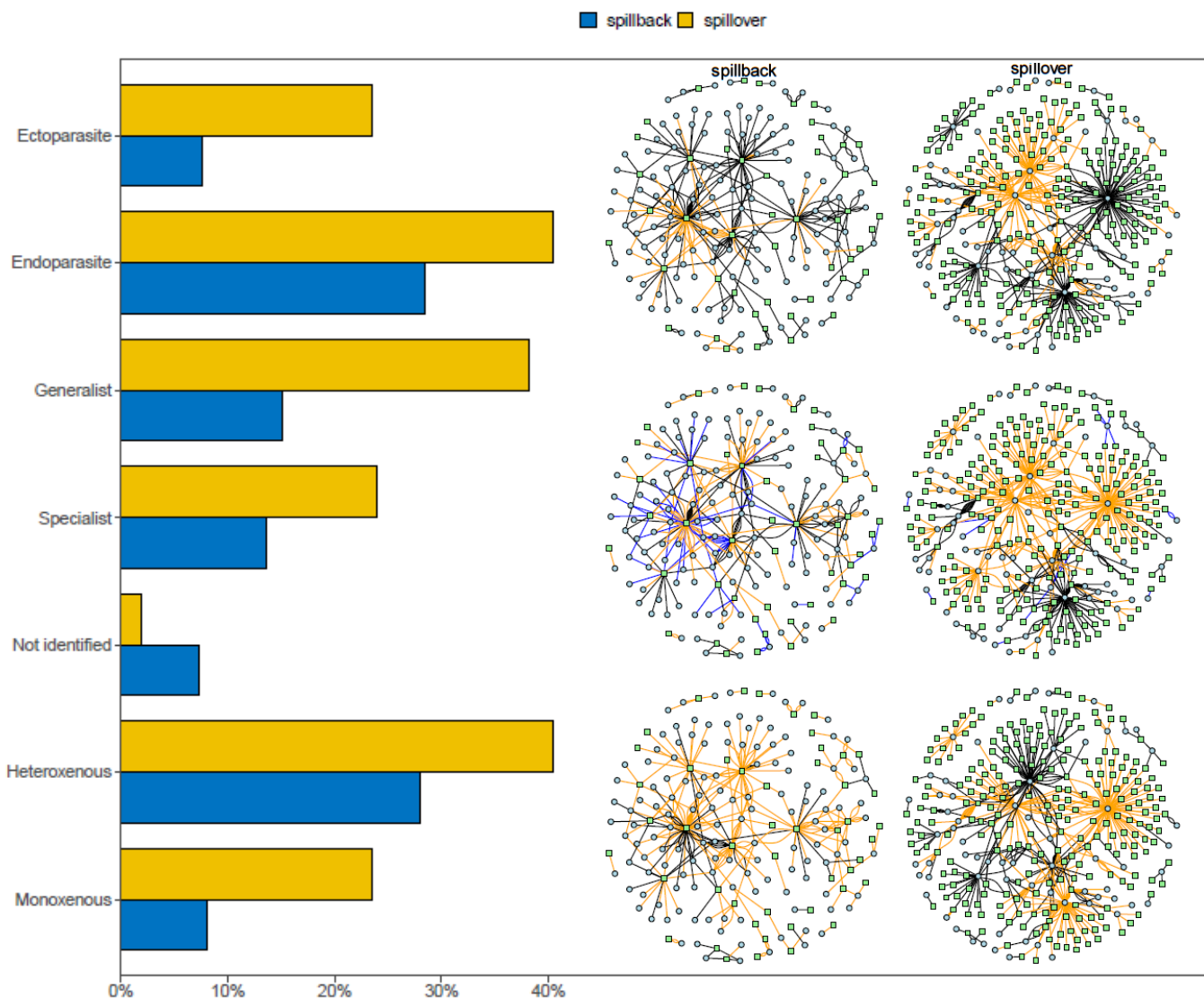


Figura 5 - Gráfico de barras dividido em três características funcionais distintas relacionadas a parasitas: local de infecção (ectoparasita ou endoparasita), estilo de vida (generalista, especialista ou não identificado) e ciclo de vida (heteróximo ou monóximo). A soma dos percentuais para cada uma dessas categorias é 100%, e ela é preenchida proporcionalmente aos eventos de *spillback* e *spillover* para cada opção dentro de cada categoria. Ao lado do gráfico de barras, redes de interação de espécies de parasitas e hospedeiros são ilustradas, para *spillback* e *spillover*, em que os nós são divididos por forma e cor: quadrados verdes representam hospedeiros e círculos azuis representam parasitas. A cor das conexões entre os nós indica a natureza do parasita dentro da categoria na qual a rede está localizada. A cor laranja será sempre a cor da primeira opção dentro da categoria, preto será a cor da segunda opção, e azul será a cor da terceira opção, se aplicável.

Os grupos mais frequentemente registrados de patógenos são Platyhelminthes, Nematoda e Arthropoda, e as três espécies mais frequentes também pertencem a esses grupos (**Figura 6**). Juntas, elas representam cerca de 30% de todas as 187 espécies de parasitas contidas nos registros desta revisão. Nos parágrafos abaixo, há alguns pontos relevantes sobre essas três principais espécies: *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974, *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934) Brabec, Waeschenbach, Scholz, Lottlewood & Kuchta, e *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758.



Figura 6 – As três espécies invasoras mais registradas, da esquerda para a direita: o swimbladder nematode, *A. crassus* (Kennedy, 2009), o asian fish tapeworm, *S. acheilognathi* (Palermo et al., 2021), e o anchor worm, *L. cyprinacea* (Benson, 2023).

Ao visualizar a frequência de invasões por país, é evidente que a maioria dos registros ocorreu na Europa e na América do Norte, onde há um maior número de estudos e, conseqüentemente, maior frequência de registros de invasão (**Figura 7**).

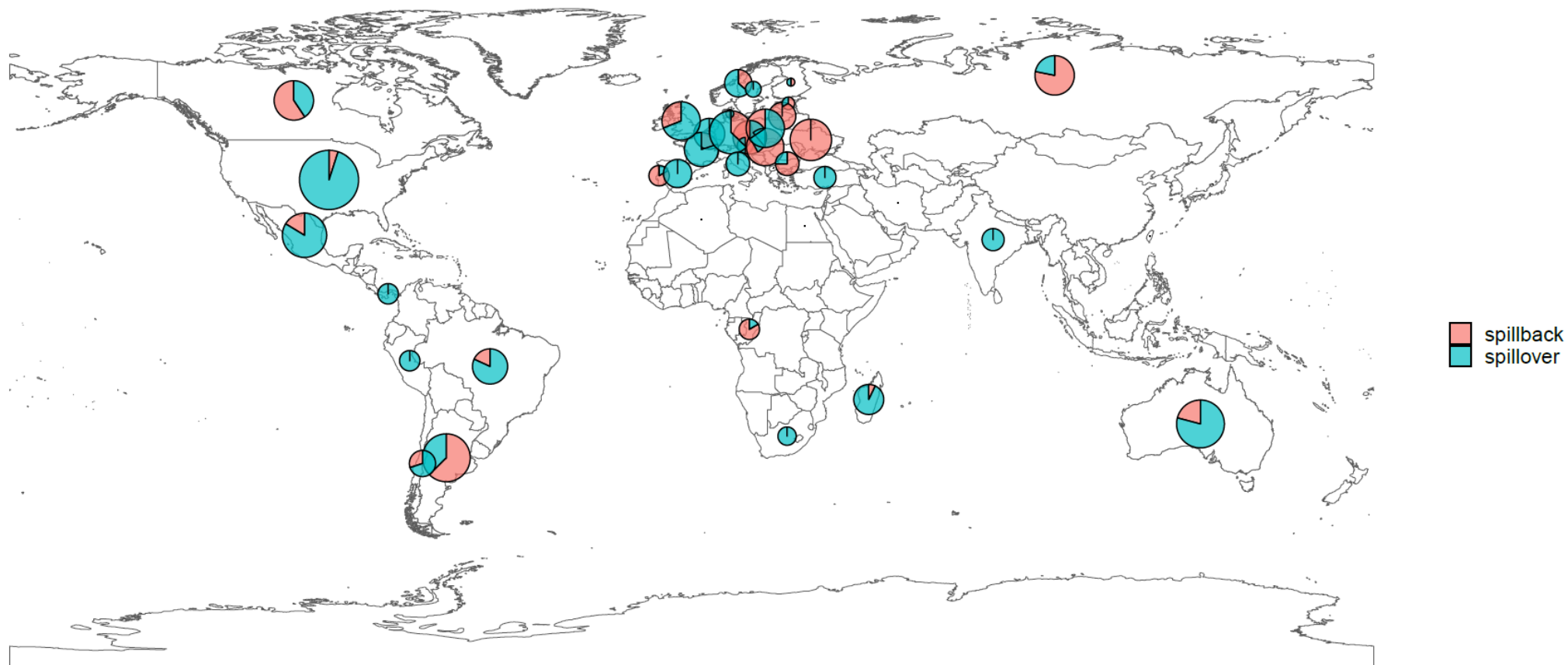


Figura 7 - Mapa do mundo mostrando a proporção de eventos de *spillback* e *spillover* em cada país e a quantidade de eventos de invasão. Cada círculo foi preenchido pela proporção de *spillback* e *spillover* a partir dos registros totais, enquanto o tamanho varia com base na quantidade de eventos de invasão registrados. Países sem gráficos indicam que nenhum estudo foi incluído nesta revisão para aquela região.

Considerando os resultados obtidos nesta revisão, foi possível observar quantos parasitas foram registrados em mais de uma ordem ou família de hospedeiros e se foram considerados generalistas ou especialistas nesta revisão (Figura 8). Uma projeção de rede unipartida foi construída, ilustrando a ordem de espécies de hospedeiros que estão conectadas entre si por alguma espécie comum de parasita (Figura 9).

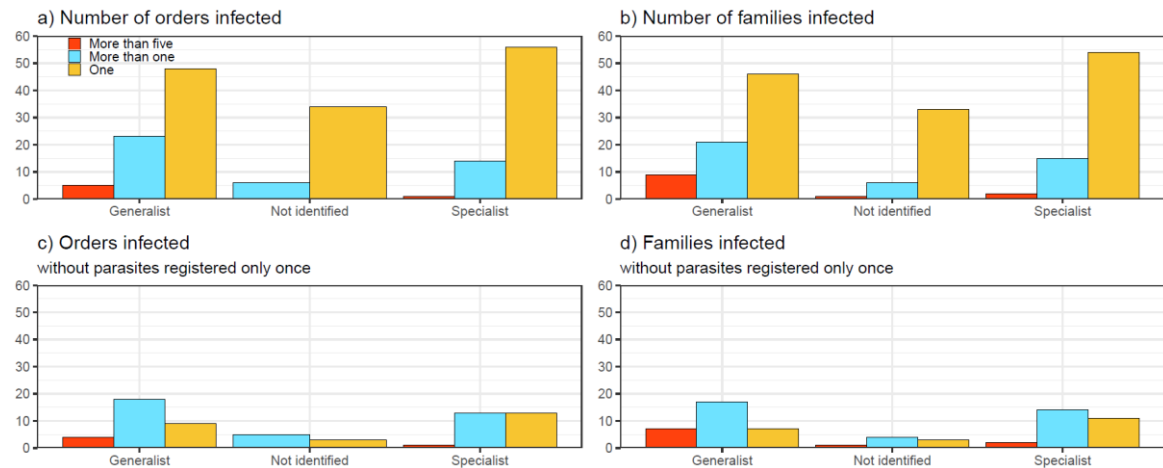


Figura 8 - Parasitas identificados como especialistas ou generalistas nesta revisão, coloridos pelo número de ordens ou famílias nas quais foram registrados. a) Número de ordens infectadas, contabilizando parasitas registrados apenas uma vez; b) Número de famílias infectadas, contabilizando parasitas registrados apenas uma vez; c) Número de ordens infectadas, removendo todos os parasitas que ocorreram apenas uma vez ou em apenas um artigo nesta revisão; d) Número de famílias infectadas, removendo todos os parasitas que ocorreram apenas uma vez ou em apenas um artigo nesta revisão.

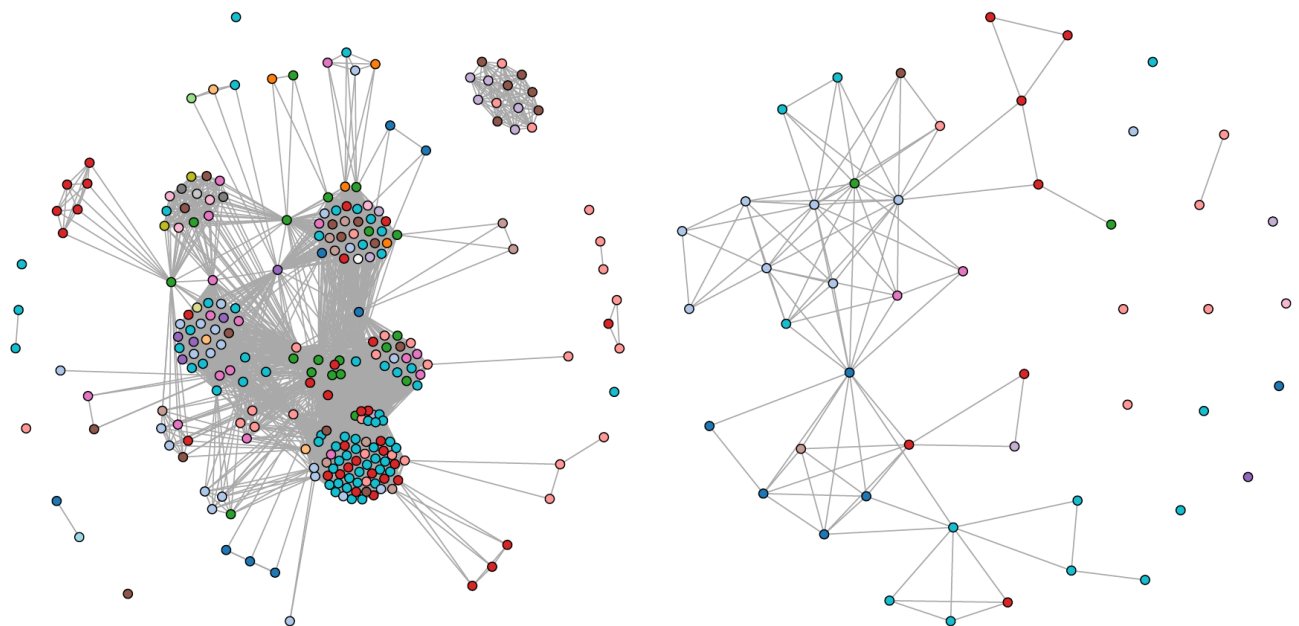


Figura 9 - Projeção de rede unipartida de espécies de hospedeiros que estão conectadas entre si por espécies de parasitas em comum. Cada nó representa uma espécie de hospedeiro, colorida de acordo com sua ordem. A rede à esquerda mostra conexões de *spillover*, e a rede à direita mostra conexões de *spillback*. As cores em ambas as redes correspondem às mesmas ordens de hospedeiros, permitindo comparação entre as duas redes.

O principal fator associado tanto ao *spillback* quanto ao *spillover* foi a piscicultura; no entanto, muitos estudos não especificaram como o parasita invadiu o ambiente, ou essa informação é desconhecida (**Figura 10**). As formas de invasão foram semelhantes para *spillback* e *spillover*, com a piscicultura sendo a principal via. Para *spillback*, o segundo fator mais comum foi o aquarismo (n = 31), seguido por água de lastro (n = 21). Para *spillover*, também foi o aquarismo (n = 45), mas seguido pelo controle biológico (n = 36). Um número significativo de estudos não relatou a rota de invasão ou é desconhecida, representando 25,47% de todos os registros de *spillover* e 40,40% de todos os registros de *spillback*.

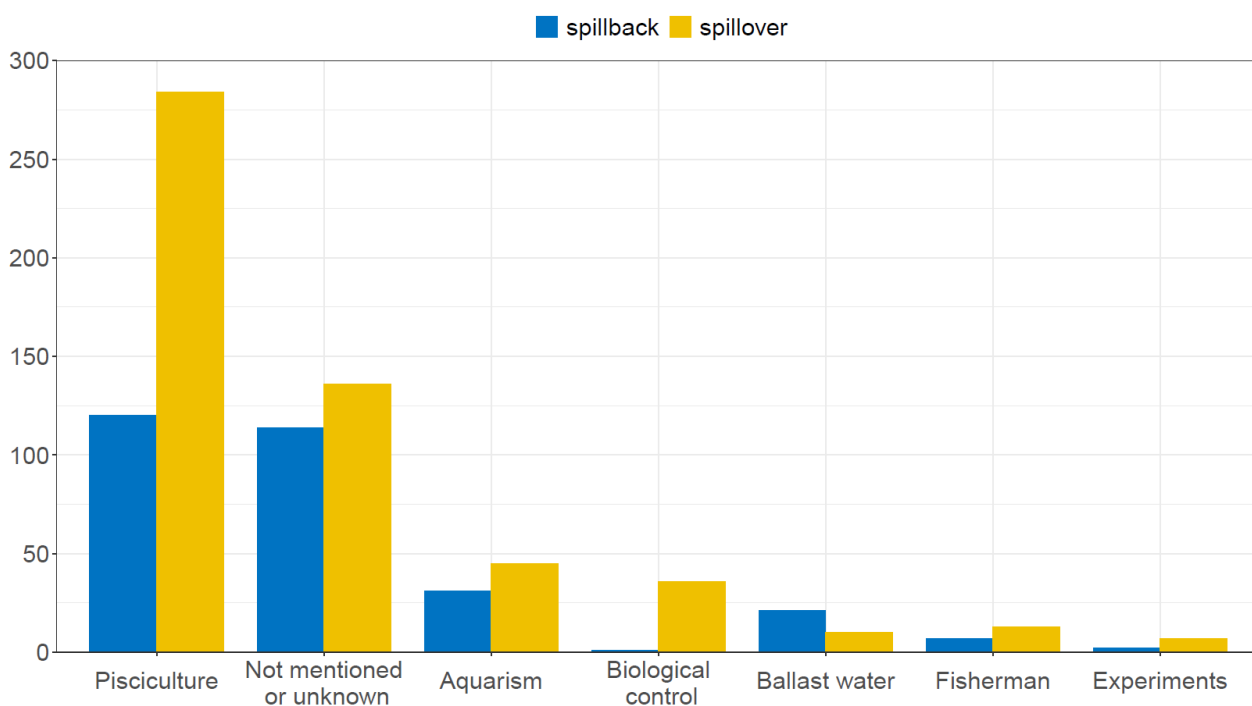


Figura 10 - Formas de invasão de parasitas de peixes de água doce, por *spillback* e *spillover*.

Ao analisar as principais vias de invasão por continente, é possível observar que continentes com maior esforço de amostragem também tiveram maior diversidade de vias de invasão e quantidade de registros de invasão (**Figura 11**). A principal via de invasão nos continentes também é composta por pisciculturas, e há também uma proporção

significativa de registros nos quais a rota de invasão é desconhecida ou não foi mencionada pelos autores dos estudos em todos os continentes.

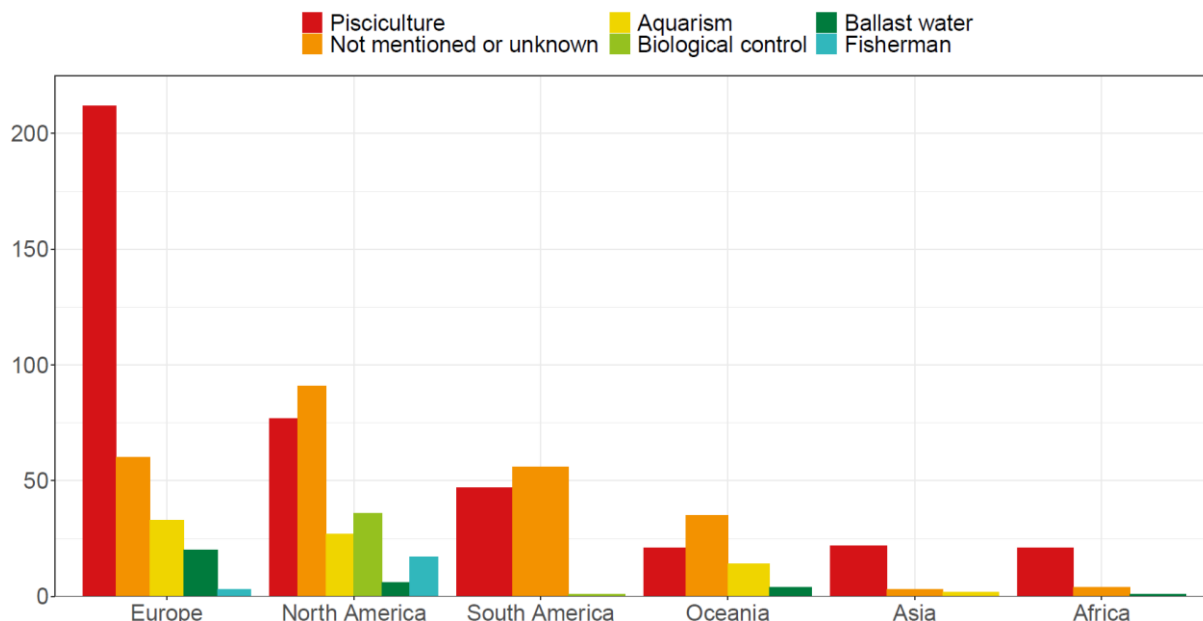


Figura 11 - Formas de invasão de parasitas de peixes de água doce, por continente.

Eventos de *spillover* são mais frequentes do que eventos de *spillback* em todos os continentes, exceto na Europa (**Figura 12**). No entanto, esses resultados devem ser interpretados com cautela, pois a **Figura 7** mostra que há um esforço de amostragem diferencial entre os continentes. Portanto, os padrões observados podem refletir um viés na coleta de dados, em vez da verdadeira distribuição de eventos de invasão.

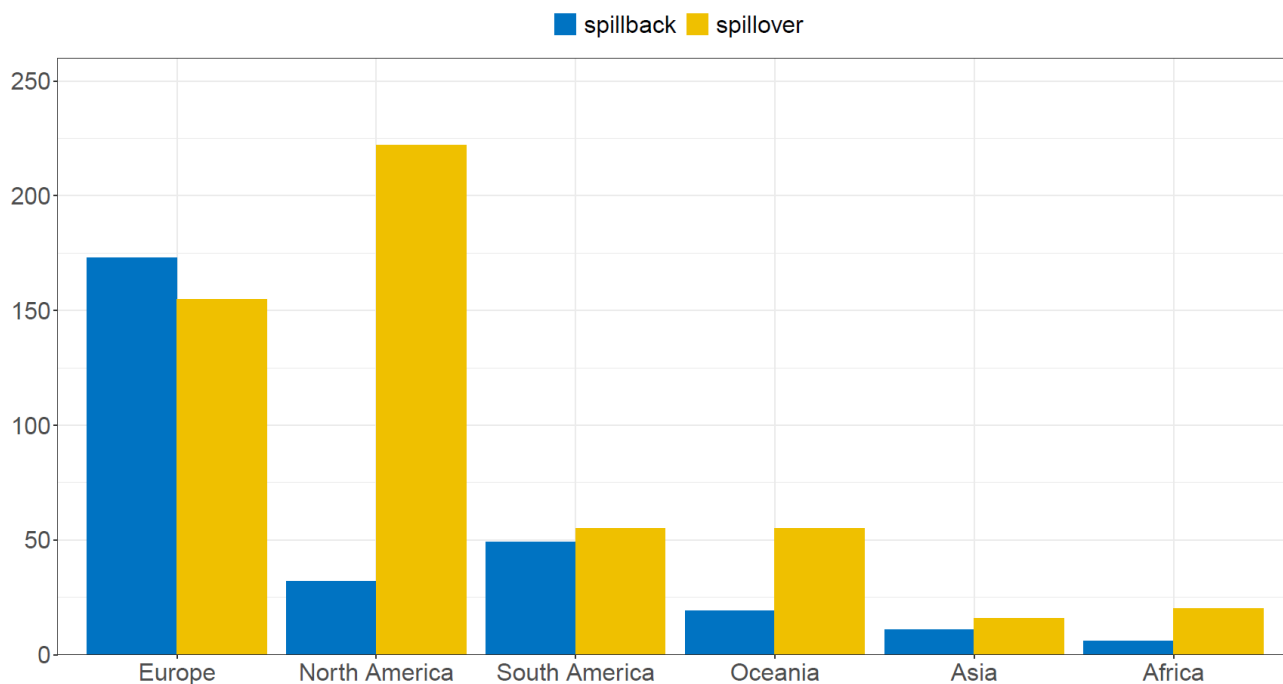


Figura 12 - Frequência de eventos de *spillback* e *spillover* por continente. Estudos conduzidos exclusivamente em laboratórios e exclusivamente experimentais não foram considerados.

Dois redes bipartidas ilustram as interações entre espécies de parasitas e hospedeiros, bem como seus filos e ordens, respectivamente (**Figura 13**). A rede de espécies (à esquerda) possui valores métricos de rede diferentes em comparação com a rede que usa o nível taxonômico mais alto possível (à direita) para parasitas e hospedeiros, apesar de ter uma estrutura semelhante. A rede à esquerda, composta por conexões entre cada espécie de parasita e hospedeiro, possui uma conectância de 01,20%; 1,31 conexões por espécie; 17 compartimentos (devido a várias conexões únicas); 0,6970 modularidade; e 7,7707 NODF. A rede à direita, composta por conexões nos níveis taxonômicos mais altos possíveis, que ainda diferenciam os organismos entre grupos, possui uma conectância de 26,38%; 2,30 conexões por nó; apenas 1 compartimento; 0,2507 modularidade; e 61,7144 NODF. Apesar de visualmente semelhantes, a rede de espécies é pouco aninhada, provavelmente devido aos seus vários compartimentos, enquanto a outra rede possui apenas um compartimento, mas seu aninhamento é de 61,71, tornando-a moderadamente aninhada.

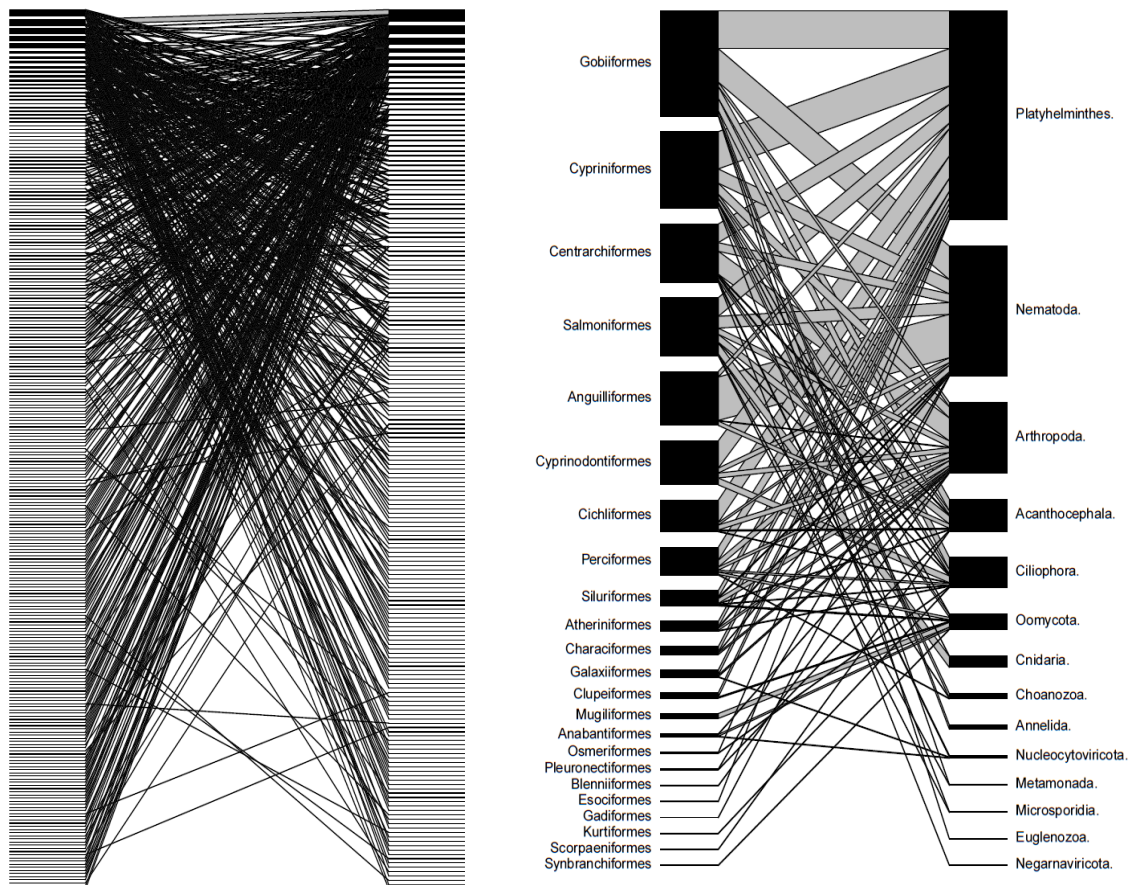


Figura 13 - Redes de interação. À esquerda, a rede é construída com hospedeiros e parasitas conectados no nível de espécie; à direita, a conexão é ilustrada a nível de filo para parasitas e ordem para hospedeiros (esses sendo os mais altos níveis taxonômicos nos quais os indivíduos ainda poderiam ser separados em mais de uma categoria).

A maioria dos parasitas envolvidos em *spillover* é de origem asiática, e eles invadiram a Europa e a América do Norte em grande extensão, sem correção para o esforço de amostragem (**Figura 14**). A Europa parece ser o segundo continente com o maior número de registros de parasitas nativos envolvidos em *spillover*. Invasões intercontinentais foram consideradas.

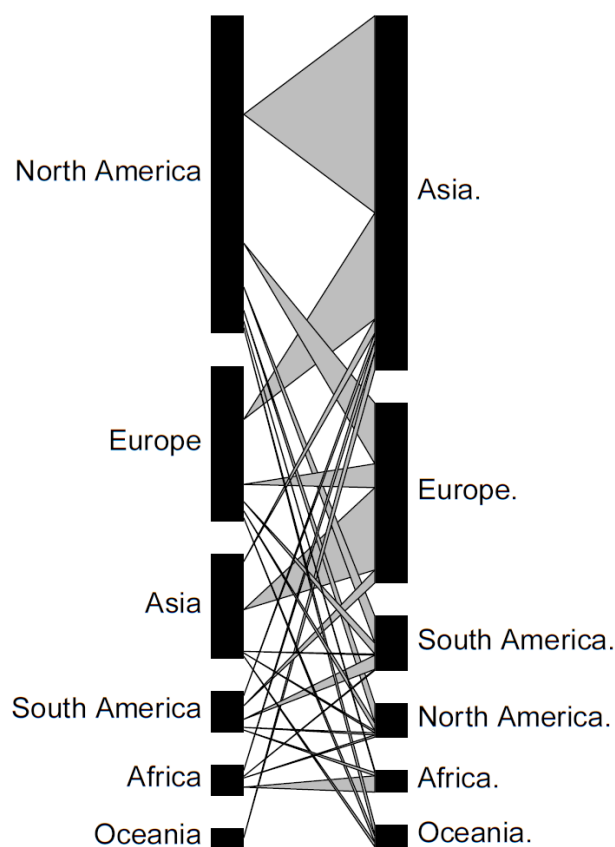


Figura 14 - Rede bipartida de interações, ilustrando o continente nativo do parasita que se envolveu em *spillover* (lado direito) e o continente invadido (lado esquerdo). Invasões intercontinentais foram consideradas, então é possível que um parasita nativo de um continente invada o mesmo continente.

4 DISCUSSÃO

Apesar do aumento na pesquisa científica sobre *spillback* e *spillover* ao longo do tempo, ainda há poucas pesquisas e elas não estão aumentando, nas invasões de parasitas em ecossistemas aquáticos de água doce. Isso sugere que este importante campo científico ainda tem espaço para crescer. Timi e Poulin (2020) sugerem em sua revisão que a negligência de parasitas em sistemas naturais tem consequências para a interpretação de padrões ecológicos. Kuris et al. (2008) sugerem que, apesar do equívoco de que os parasitas representam uma fração ínfima da biomassa de uma comunidade, esses organismos podem corresponder a uma biomassa total maior do que a de predadores de topo em suas comunidades. Estudos ecológicos da comunidade de parasitas em ecossistemas são desafiadores e exigem o envolvimento de profissionais qualificados, mas isso ainda não justifica negligenciar parasitas em estudos de biodiversidade.

A maioria das introduções de parasitas está associada piscicultura, seguido principalmente por água de lastro e aquarismo na maioria dos continentes. As doenças emergentes desempenham um papel significativo no contexto das invasões biológicas, enfatizando a importância do conceito de "One Health", que reconhece a saúde humana, animal e ambiental como um sistema global de saúde integrado (Zinsstag, 2012). Os ecossistemas estão interconectados, e a compreensão da biodiversidade da vida selvagem, incluindo vírus, é crucial para mitigar o surgimento de patógenos, impactando a saúde pública, uma vez que a maioria das zoonoses emergentes tem origem em populações selvagens (Jones et al., 2008). No Antropoceno (Crutzen & Stoermer, 2000; Lewis & Maslin, 2015), as atividades humanas alteraram profundamente a biodiversidade global (Rahel, 2002), aumentando exponencialmente a incidência de invasões biológicas (Laginhas et al., 2023; Seebens et al., 2017), e facilitando conseqüentemente o surgimento de doenças (Brooks et al., 2019). À medida que os impactos humanos continuam a aumentar, patógenos são translocados globalmente, principalmente por meio do comércio de animais, o que traz múltiplos benefícios financeiros (Gippet & Bertelsmeier, 2021), ao mesmo tempo que representa riscos para a saúde da vida selvagem e humana (Dunn et al., 2012; Dunn & Hatcher, 2015; Kim et al., 2020).

Ambientes aquáticos são muito mais suscetíveis a eventos de invasão em comparação com ambientes terrestres (Gherardi et al., 2008), e ecossistemas de água doce estão constantemente ameaçados por espécies invasoras em todo o mundo (Strayer, 2010). Essa vulnerabilidade sugere uma frequência maior de eventos de *spillover* e *spillback* em ambientes aquáticos. Os principais ambientes aquáticos continentais associados a

invasões de parasitas são rios e lagos, em parte devido ao maior esforço de amostragem nesses sistemas. Esses sistemas estão diretamente ou indiretamente ligados à fauna terrestre, incluindo humanos, o que aumenta o potencial para o surgimento de doenças. Há um exemplo em que a ocorrência de invasão meltdown e spillback preocupa com o surgimento da malária em populações humanas, decorrente da invasão de um caramujo norte-americano e de uma planta sul-americana no Lago Kariba, Zimbábue, África (Carolus et al., 2019, e Schols et al., 2021). Com essas considerações, eventos de spillover e, especialmente, spillback devem ser mais fortemente e frequentemente considerados em pesquisas sobre biodiversidade, conservação, evolução e saúde.

4.1 Os grupos dominantes de parasitas

O Nematoda *A. crassus* (**Figura 6**) é nativo da Ásia Oriental (Kuwahara et al., 1974), infecta a enguia japonesa *Anguilla japonica* Schrank (1798), alojando-se na bexiga natatória (Kuwahara et al., 1974). Esse parasita foi translocado juntamente com seu hospedeiro nativo para a Europa (Koops & Hartmann, 1989), onde foi detectado pela primeira vez em 1982 (Neumann, 1985). Atualmente, é considerado um dos parasitas mais prejudiciais para as enguias europeias, que estão criticamente ameaçadas de acordo com a IUCN (Pike et al., 2020). Esse helminto é considerado um invasor global excepcional, principalmente devido à sua baixa especificidade para hospedeiros intermediários (Kennedy, 2007). Emde et al. (2014) observaram que algumas larvas de *A. crassus* são capazes de se encapsular dentro do Acanthocephala *Pomphorhynchus laevis* Zoega (1776), encontrado nos intestinos da espécie de peixe *Neogobius melanostomus* Pallas (1814), um dos invasores mais eficientes na Europa (Roche et al., 2013). Com a abertura do Canal Danúbio-Meno na década de 1990, a invasão desse peixe e seu parasita nativo, *P. laevis*, ocorreu (Roche et al., 2013; Hohenadler et al., 2018b). O peixe hospedeiro, *N. melanostomus*, tornou-se um novo hospedeiro intermediário para o Nematoda *A. crassus*, que, ao infectar *P. laevis*, o parasita nativo do peixe, foi capaz de evadir mais facilmente o sistema imunológico de *Neogobius* e atingir seu hospedeiro-definitivo, a enguia europeia, de forma mais eficiente, marcando o primeiro evento detectado de meltdown de invasão em parasitas (Hohenadler et al., 2018a). Para uma revisão detalhada da biologia, distribuição e outros aspectos ecológicos relevantes de *A. crassus*, consulte Kennedy (2022).

O platelminto *S. acheilognathi* (**Figura 6**) também é indígena da Ásia Oriental (Choundhury & Cole, 2012) e foi descrito pela primeira vez no Lago Ogura, Japão, como

Bothriocephalus acheilognathi (Yamaguti, 1934). Ele tem um ciclo de vida heteróxico com apenas um hospedeiro intermediário, uma característica incomum para um Cestoda (Hansen et al., 2007). A dispersão inicial dessa espécie ocorreu por meio da importação das espécies de peixes *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, e *Ctenopharyngodon idella* Valenciennes, 1844, principalmente para o controle biológico do crescimento de vegetação aquática (Choundhury & Cole, 2012), o que explica a alta proporção dessa categoria de invasão representada nas **Figuras 10 e 11**. A espécie de parasita *S. acheilognathi* é reconhecida como o invasor mais bem-sucedido de ambientes de água doce globalmente (Kuchta et al., 2018), encontrada em todos os continentes (exceto Antártica) com registros de ocorrência em pelo menos 312 espécies de peixes (Kuchta et al., 2018), indicando sua especificidade extremamente baixa (Scholz et al., 2012). A maioria dos registros é originária da América do Norte, seguida pela Oceania. Curiosamente, não há registros da Ásia. No entanto, Kuchta et al. (2018) relatam que o maior número de registros é da América do Norte, seguido por Ásia e Europa. Para uma revisão completa e detalhada desta espécie de parasita, consulte Kuchta et al. (2018).

Lernaea Linnaeus (1758) é um gênero de copépodes parasitas, com aproximadamente 80 espécies descritas (Walter & Boxshall, 2019), e a espécie *L. cyprinacea* (**Figura 6**) exibe alta plasticidade morfológica (Moreno et al., 1986). Essa espécie é a mais conhecida do gênero e foi introduzida em todos os continentes (exceto Antártica, Waicheim et al., 2019). Sua rota de invasão na maioria dos continentes não é bem conhecida, mas sua introdução na América do Sul ocorreu no século 20 por meio de cyprinídeos importados (Piasecki et al., 2004). Atualmente, infecta pouco mais de 40 espécies nativas e introduzidas neste continente (Waicheim et al., 2019). Essa espécie é de importância comercial, pois pode causar danos significativos a pisciculturas e também representa riscos para a vida selvagem (Gervasoni et al., 2018).

4.2 Ciclos de vida e especialização associados à invasão

Não há um padrão observado capaz de determinar a invasão de um parasita em um novo ambiente, principalmente porque "parasita" se refere a diferentes filos de animais, e não é possível criar uma generalização para uma diversidade tão ampla. No entanto, quase 70% dos parasitas registrados neste estudo têm ciclo de vida heteróxico, o que significa que eles requerem mais de um hospedeiro para completar seu ciclo de vida, e a maioria deles são generalistas

À primeira vista, é contraintuitivo que a maioria dos parasitas envolvidos em eventos de invasão sejam heteróxenos, considerando que parasitas com ciclo de vida heteróxeno correm mais riscos quando comparados àqueles com ciclo de vida monóxeno, pois têm uma probabilidade maior de morrer antes de atingir seu hospedeiro definitivo (Benesh et al., 2021a). No entanto, várias estratégias foram selecionadas durante a evolução desses organismos, permitindo que parasitas com ciclos de vida heteróxeno maximizem suas chances de atingir seu hospedeiro definitivo. Essas estratégias incluem baixa especificidade em estágios larvais (Benesh et al., 2021b), manipulação do comportamento do hospedeiro para aumentar a transmissão (Cézilly et al., 2010) ou até mesmo mudança de sua própria morfologia para facilitar a infecção (Hammerschmidt & Kutz, 2005). Portanto, mesmo que o risco de comprometer seu sucesso reprodutivo pareça maior, ainda existem características associadas aos ciclos de vida heteróxeno que aumentam sua capacidade de infectar hospedeiros (Benesh et al., 2021a).

Dentro dos grupos de parasitas registrados com mais frequência, há maiores frequências de indivíduos que se enquadram em diferentes categorias funcionais (local de infecção, especialização e ciclo de vida). Discutir esses grupos torna-se complicado, então é mais viável focar nos grupos observados em menor frequência, Acanthocephala e Arthropoda, uma vez que são funcionalmente homogêneos e mostram proporções inversas de eventos de *spillback* e *spillover*. No entanto, a prevalência de espécies parasitas generalistas em eventos de *spillback* e *spillover* está alinhada com o conceito de Homogeneização Biótica (McKinney & Lockwood, 1999). Este conceito descreve o aumento da similaridade das comunidades ao longo do tempo, à medida que os generalistas se tornam mais comuns às custas dos especialistas devido às invasões biológicas.

Os acantocéfalos foram registrados com mais frequência em eventos de *spillback* do que em eventos de *spillover*. Esses organismos são endoparasitas obrigatórios capazes de infectar todas as classes de vertebrados e estão presentes em todos os continentes (Kennedy, 2006), apesar de sua baixa diversidade de espécies (Santos et al., 2013). Parasitas com ciclo de vida heteróxeno geralmente têm hospedeiros maiores como seus hospedeiros-alvo, onde deixam de alocar energia para a transmissão e investem na reprodução, pois a probabilidade de hospedeiros maiores serem predados é baixa (Benesh et al., 2021b; Lafferty & Kuris, 2002). Geralmente, eles infectam primeiro hospedeiros menores (Benesh et al., 2021a; Benesh et al., 2014) que são mais abundantes (Cohen et

al., 2003; Hatton et al., 2019), pois animais menores e mais abundantes têm uma maior chance de encontrar propágulos de parasitas.

Consistentemente, hospedeiros generalistas, que são carnívoros ou onívoros, como a maioria registrada neste estudo, tendem a ter uma dieta diversificada, aumentando a possibilidade de rotas de transmissão de parasitas (Chen et al., 2008; Park, 2019). Assim, quando um hospedeiro generalista invade um novo ambiente, pode se tornar um hospedeiro intermediário para um acantocéfalo ou até mesmo um hospedeiro definitivo se se tornar um predador de topo no novo ambiente, facilitando assim eventos de *spillback* com mais frequência quando em contato com as comunidades nativas de parasitas. Seguindo esse raciocínio, é provável que eventos de *spillover* não sejam tão favorecidos por parasitas com ciclos de vida envolvendo mais de dois hospedeiros, como observado em alguns Acanthocephala, uma vez que estão menos presentes em redes de interação e em termos de frequência de invasão. Isso faria sentido, pois o parasita *S. acheilognathi* é uma exceção entre os Cestoda, com um único hospedeiro intermediário em seu ciclo de vida (Hansen et al., 2007), e ainda assim é um dos parasitas que mais frequentemente invade novos ambientes (Kuchta et al., 2018).

Os artrópodes nesta revisão foram exclusivamente representados por crustáceos, com a maioria pertencente à ordem Copepoda. A maioria dos parasitas deste grupo possui ciclo de vida monóxeno e é ectoparasita (Boxshall, 2005). Ambas essas características foram relativamente raras quando consideramos todos os registros de todos os parasitas, mas os copépodes registrados mostraram uma presença significativa dessas características: 100% das ocorrências foram classificadas como ectoparasitas monóxeno, e 88,79% foram classificadas como generalistas.

Em Goedknecht et al. (2016), uma revisão de ambientes marinhos, Copepoda foi o segundo macroparasita mais prevalente envolvido em *spillover*, seguido por monogenóides, o que é intrigante, uma vez que os monogenóides geralmente são considerados especialistas (Whittington et al., 2000), e, portanto, não se espera que sejam invasores promissores. Uma possível razão pela qual esses copépodes são tão frequentemente relatados é sua importância comercial, pois podem causar doenças e altas taxas de mortalidade, especialmente em peixes juvenis e larvas (Demopoulos & Sikkil, 2015; Crafford et al., 2014). É natural, portanto, que haja numerosos estudos focados nesses organismos. No entanto, sugere-se que o motivo principal da maior prevalência desse grupo em eventos de *spillover* é que esses parasitas são generalistas e têm um ciclo de vida monóxeno, não dependendo da presença de múltiplos hospedeiros para completar

seu ciclo de vida (Elsner et al., 2011), potencialmente permitindo uma maior ocorrência de eventos de invasão. No entanto, isso não explica a baixa ocorrência de eventos de *spillback*, mesmo que essas características também favoreçam a infecção em hospedeiros exóticos, embora com uma preferência por seus hospedeiros nativos (Šimková et al., 2006), portanto esse fenômeno pode simplesmente derivar da negligência de eventos de *spillback* (Kelly et al., 2009). A influência do ambiente externo nos hospedeiros, como temperatura e outras variáveis ambientais, parece ser significativa em ectoparasitas (Gilbert & Avenant-Oldewage, 2017; Costa et al., 2023), mas infelizmente, informações abióticas precisas de cada ponto de invasão não podem ser acessadas com os dados desta revisão.

Aparentemente, o sucesso da colonização de um parasita em um novo hospedeiro está condicionado às semelhanças bióticas e abióticas entre as comunidades nativas e invadidas. Maior congruência entre as duas comunidades aprimora a viabilidade da invasão (Malcicka et al., 2015). Nesse contexto, a introdução simultânea de um parasita com seu hospedeiro nativo pode desempenhar um papel crucial durante a dinâmica de invasão. A população de hospedeiros nativos pode funcionar como um reservatório, disseminando propágulos do parasita até encontrarem outro hospedeiro adequado no novo ambiente (Sokurenko et al., 2006; Hoberg, 2010). Sugere-se que a composição das espécies de hospedeiros seja de importância primordial para facilitar a invasão do parasita no novo ambiente/hospedeiro (Santa et al., 2021).

Em nossa revisão, torna-se evidente que existem aglomerados de espécies de parasitas com base em suas características funcionais (local de infecção, especialização e ciclo de vida) em eventos de *spillback* e *spillover*, formando uma rede heterogênea. Isso sugere que as características funcionais podem exercer uma influência maior na estrutura da comunidade em comparação com os táxons de hospedeiros. Ademais, a pressão de propágulos parece ser crucial para manter as populações de parasitas no ambiente invadido, capaz de superar os efeitos fundadores (Lockwood et al., 2005). O comércio contínuo de espécies exóticas e invasivas representa, assim, um caminho contínuo para a introdução de propágulos em comunidades invadidas, facilitando a invasão. Isso pode explicar a maior incidência de eventos de *spillback* e *spillover* associados à piscicultura e aquarismo em todos os continentes. É concebível que, além do esforço de amostragem, a superação contínua dos efeitos fundadores devido à pressão constante de propágulos, potencialmente iniciada pela piscicultura, seja responsável pela maior prevalência de

eventos de *spillover* associados a essa rota de invasão, em comparação com eventos de *spillback*.

4.3 Por que há mais eventos de *spillover* que de *spillback*?

Quando uma espécie é introduzida em um novo ambiente, ela deve superar várias barreiras relacionadas à sua introdução, estabelecimento e dispersão antes de ser considerada invasiva (Kolar & Lodge, 2001). Espera-se que essas barreiras também se apliquem a parasitas. As barreiras são descritas da seguinte forma: **i)** parasitas nativos da espécie hospedeira introduzida são geralmente perdidos antes ou durante a translocação do hospedeiro (*Enemy Release*) (Blakeslee et al., 2013; Goedknecht et al., 2016); **ii)** parasitas e/ou hospedeiros infectados podem morrer durante a translocação, impedindo a chegada do parasita à comunidade invadida. Organismos introduzidos para fins comerciais, como a piscicultura, muitas vezes são tratados com medicamentos anti-parasitários (Vignon et al., 2009) antes de serem transportados para um novo ambiente. No entanto, frequentemente apenas indivíduos aparentemente saudáveis são selecionados para o transporte, o que pode reduzir a probabilidade de translocação de hospedeiros infectados (Colautti et al., 2004); e **iii)** mesmo que um hospedeiro infectado seja transportado para um novo ambiente, ainda há a chance de que o parasita não encontre um hospedeiro adequado para completar seu ciclo de vida (Blakeslee et al., 2013) ou pode ser prejudicado pelas condições ambientais ou predadores no novo ambiente (Hatcher et al., 2012; Vignon et al., 2009). No final, a disseminação de propágulos de parasitas após chegarem a um novo ambiente pode ser relativamente baixa, resultando em densidade insuficiente para estabelecer o parasita na comunidade (Torchin et al., 2002; Hatcher et al., 2012).

A translocação inicial de um organismo reduz a variabilidade genética, o que pode ser crucial para o sucesso da invasão (Roman & Darling, 2007), porque a redução da diversidade genética diminui as chances de adaptação a condições novas e adversas (Barrett & Schluter, 2008). Isso significa que, para ocorrer uma invasão, a população invasiva deve demonstrar alta plasticidade fenotípica (Yeh & Price, 2004; Lucek et al., 2014) ou conter variabilidade genética suficiente para se adaptar (Facon et al., 2006). No entanto, se a invasão ocorrer repetidamente, isso pode diluir o efeito fundador, trazendo diversidade genética contínua para a população invasiva (Rius et al., 2014). Isso pode ser o caso com as pisciculturas, que representam a rota mais comum de introdução de parasitas em todos os continentes. Em relação aos parasitas, a baixa diversidade genética

nem sempre parece influenciar sua capacidade de realizar *spillover* (Goedknecht et al., 2016). Por exemplo, *A. crassus* apresentava baixa diversidade genética após realizar *spillover* para enguias europeias nativas (Wielgoss et al., 2008) e é atualmente uma espécie amplamente dispersa e ecologicamente preocupante. Durante as fases iniciais de introdução, espera-se que parasitas generalistas sejam selecionados porque podem tolerar uma gama mais ampla de variabilidade ambiental e podem explorar diferentes recursos.

Em contraste, para um parasita nativo infectar um hospedeiro invasor, ele simplesmente precisa encontrar o hospedeiro e superar barreiras imunológicas (Combes, 2001). Existem consideravelmente menos barreiras em comparação com eventos de *spillover*. Na realidade, é provável que um hospedeiro invasor acumule um número crescente de parasitas nativos ao longo do tempo (Colautti et al., 2004), o que pode aumentar os níveis de infecção dentro da comunidade nativa (Kelly et al., 2009; Poulin et al., 2011) ou atuar como uma armadilha para os parasitas, diluindo assim sua prevalência de infecção (Telfer & Brown, 2012). Em sua revisão, Kelly et al. (2009) descobriram que 70% dos hospedeiros invasores adquirem mais de três parasitas nativos, com 21% adquirindo mais de dez, a maioria dos quais são parasitas generalistas. Da mesma forma, Goedknecht et al. (2016) descobriram que hospedeiros invasores marinhos, em média, adquirem 3,2 parasitas nativos após sua invasão em um novo ambiente.

Essas condições podem favorecer aleatoriamente uma maior frequência de eventos de *spillback*, no entanto, neste estudo, os eventos de *spillover* foram registrados com mais frequência. É possível que os eventos de *spillback* sejam simplesmente negligenciados, sendo que parasitas nativos infectando um hospedeiro invasivo parecem ser percebidos como menos ecologicamente significativos (Kelly et al., 2009), apesar de sua capacidade de causar danos significativos às comunidades (para exemplos, veja Goedknecht et al., 2017). Postular-se-ia que os eventos de *spillover* são mais comuns quando um hospedeiro é transportado e invade um ambiente com baixa biodiversidade, tendo assim menor chance de ser infectado por parasitas nativos, enquanto eventos de *spillback* seriam mais comuns em ambientes biodiversos, onde uma população invasiva encontraria uma maior diversidade de parasitas. No entanto, as diferenças na quantidade de eventos de invasão e na proporção de *spillover* e *spillback* documentadas nesta revisão não parecem seguir gradientes de biodiversidade, exibindo uma associação mais evidente com o esforço de amostragem. Eventos nos quais um hospedeiro invasivo adquire parasitas nativos (*spillback*) deveriam ser muito mais frequentes do que eventos nos quais um hospedeiro nativo adquire parasitas invasivos (*spillover*) em todos os ecossistemas.

Em conjunto, nossos resultados destacam a importância de aumentar o esforço para detectar eventos de *spillover* e *spillback*.

4.4 A estrutura das redes

No caso de sistemas parasita-hospedeiro, características funcionais de parasitas e hospedeiros parecem ser os descritores mais adequados da estrutura da comunidade (Coux et al., 2016). No contexto de características funcionais, parasitas em diferentes estágios de desenvolvimento podem assumir papéis distintos dentro de uma rede, mesmo pertencendo à mesma espécie (Preston et al., 2013). Por exemplo, uma espécie de parasita pode ser especialista como adulto, mas generalista em seu estágio larval. Sistemas compostos principalmente por parasitas generalistas tendem a exibir baixa modularidade e altos valores de aninhamento, indicando uma presença reduzida de compartimentos dentro de uma rede (Campião et al., 2015). Isso ocorre porque parasitas generalistas têm mais propensão a se deslocar entre hospedeiros. Aparentemente, o grau de aninhamento resulta da coevolução, onde o aninhamento aumenta com maior transmissibilidade, refletindo a extensão em que os parasitas podem se mover dentro da população hospedeira (McQuaid & Britton, 2013). Conseqüentemente, a robustez da rede também aumenta, pois a perda de um hospedeiro não resulta necessariamente na perda de um parasita.

Os dados desta revisão abrangem escala global e ampla faixa temporal, então nem sempre foi possível identificar em qual estágio ontogenético a maioria dos parasitas estava nos artigos elegíveis. Outra dificuldade consiste no fato de que as informações sobre muitas espécies são escassas, o que leva a algumas limitações discutidas na próxima seção.

Um padrão aninhado é evidente nas redes bipartidas de hospedeiros-parasitas. No entanto, os valores métricos da rede indicam que apenas a rede representando os filões de parasitas conectados com as ordens de hospedeiros (Figura 13, no lado direito) é aninhada (NODF = 61,71). Devido a vários registros únicos, houve uma inflação no número de compartimentos na rede espécie-espécie ($n = 17$), reduzindo sua conectividade e aninhamento, embora essas características sejam visualmente aparentes.

Poucos estudos utilizam análises de redes para medir o impacto de invasões de hospedeiros e/ou parasitas (Runghen et al., 2021), mas é sabido que parasitas transmitidos por cadeias tróficas, com ciclos de vida heteróxeos, podem causar mudanças substanciais na estrutura da rede de uma comunidade (Hernandez & Sukhdeo, 2008; Poulin & Leung, 2011). Nesta revisão, a maioria dos parasitas registrados é heteróxeo e

endoparasita, geralmente transmitida pela cadeia trófica, destacando a importância do monitoramento regional tanto antes quanto depois das invasões em diversos ecossistemas. O monitoramento seria valioso para futuros estudos que examinam o impacto de espécies invasoras nas estruturas de redes comunitárias.

Runghen et al. (2021) sugerem que a filogenia do hospedeiro é uma característica importante para a estrutura das redes de sistemas parasita-hospedeiro. Nesta revisão, os dados mostram que não há uma influência forte da filogenia do hospedeiro na composição das comunidades de parasitas, pelo menos em escala global. Isso ocorre porque, na projeção unipartida da rede bipartida, a maioria dos hospedeiros conectados entre si pertence a diferentes ordens. Talvez a possibilidade de um parasita infectar uma espécie e explorar seus recursos, mais do que a filogenia dos hospedeiros, seja modulada pelas características funcionais dos hospedeiros e parasitas (Brooks et al., 2006) ou simplesmente pela oportunidade contínua de uma nova infecção hospedeira.

4.5 De onde vem os parasitas invasores?

Ao observar a distribuição nativa dos parasitas que realizam *spillover*, torna-se evidente que a maioria é nativa da Ásia (48,95%), invadindo todos os continentes (incluindo a própria Ásia, pois invasões intercontinentais foram consideradas). Isso não é surpreendente, pois as principais fontes de invasão estão associadas à piscicultura e ao aquarismo, e os países asiáticos são os principais produtores e exportadores de peixes do mundo (Muldoon et al., 2004).

O comércio de frutos do mar representa uma parte substancial do comércio global, contribuindo com aproximadamente 17% da proteína animal consumida por humanos (FAO, 2022; Gephart & Pace, 2015). De acordo com o Observatory of Economic Complexity (OEC, 2021a; 2021b), os países asiáticos estão entre os cinco principais exportadores e importadores de peixes vivos e exportadores de peixes ornamentais em todo o mundo, sendo a China o maior produtor, consumidor, importador e exportador de frutos do mar (Asche et al., 2022). Em 2010, a aquicultura representou quase metade do fornecimento global de peixes destinados ao consumo humano, com a maioria da produção localizada na Ásia (Bostock et al., 2010). Em relação à aquicultura de água doce, a Ásia é responsável por 92,68% da produção (FAO, 2022), embora haja dados limitados disponíveis sobre a importação e exportação de produtos derivados de fontes de água doce.

4.6 Limitações e perspectivas futuras

Revisões sistemáticas estão sujeitas a limitações intrínsecas: **i)** viés de seleção - é impossível incluir todos os artigos do mundo, pois a revisão se baseia em um conjunto finito de bancos de dados; **ii)** estratégias de busca imperfeitas - sempre pode haver estratégias de busca alternativas dentro dos bancos de dados selecionados que poderiam potencialmente capturar mais estudos. No entanto, essas limitações podem ser mitigadas no futuro com a utilização de inteligência artificial como assistentes de pesquisa (Kok, 2023). Apesar dessas limitações, foram empregados dois bancos de dados e buscas piloto para minimizar o viés. Assim, defendemos que nosso estudo é uma revisão abrangente de eventos de transbordamento e retorno no reino aquático, apesar das limitações intrínsecas dos estudos originais.

Uma das principais limitações em estudos que exploram a diversidade de parasitas é a presença de numerosas espécies crípticas (De León & Nadler, 2010), que só podem ser identificadas usando ferramentas moleculares, enquanto a maioria dos estudos incluídos nesta revisão não empregou nenhum método molecular para a identificação de parasitas (**APÊNDICE B**). Adicionalmente, algumas espécies mudam seus nomes ao longo do tempo, como exemplificado pela espécie *S. acheilognathi*, anteriormente conhecida como *B. acheilognathi*. Essa inconsistência da nomenclatura pode apresentar desafios ao procurar informações ou conduzir revisões em grandes escalas temporais, especialmente quando estudos mais antigos investigam a biologia de um parasita menos conhecido. Outra questão reside no fato de que os parasitas são difíceis de serem trabalhados, exigindo frequentemente mais expertise do que organismos de vida livre.

Os parasitas de peixes são pouco conhecidos (Luque et al., 2016). Consequentemente, mesmo que a distribuição de seus hospedeiros seja bem definida, a distribuição dos parasitas frequentemente é desconhecida ou mal definida (Byers et al., 2019). Por exemplo, a distribuição de *I. multifiliis* permanece controversa, apesar de sua importância comercial e ecológica (Jørgensen, 2017; Wurtsbaugh & Tapia, 1988). Muitos estudos não especificam o estágio de desenvolvimento dos parasitas (**APÊNDICE B**), tornando difícil ou impossível conduzir qualquer análise eficaz com base na ontogenia do parasita. A maioria dos estudos fornece métricas de rede apenas para descrever a topologia da rede sem realmente entender os mecanismos subjacentes (Runghen et al., 2021). Pesquisas desse tipo frequentemente negligenciam outras facetas da diversidade, como filogenia e composição funcional (Runghen et al., 2021).

No futuro, as pesquisas que utilizam os dados contidos nesta revisão poderiam se concentrar em redes que exploram hospedeiros, principalmente com base em suas características funcionais, juntamente com sua filogenia. Outra aplicação seria aprofundar a distribuição nativa de hospedeiros e áreas onde ocorreram eventos de *spillover*. Mais características funcionais dos parasitas podem ser incluídas; características funcionais relacionadas à especificidade do parasita podem ser ajustadas com base no estágio de desenvolvimento à medida que as informações sobre cada espécie são atualizadas ao longo do tempo; e também há espaço para análises mais aprofundadas da relação entre rotas comerciais globais e invasões.

5 CONCLUSÕES

Com esta revisão, é possível observar um viés significativo no esforço de amostragem de estudos sobre eventos de invasão de parasitas em todo o mundo. Os dados demonstram que a maioria dos parasitas envolvidos em *spillover* ou *spillback* são predominantemente generalistas, o que sugere a Homogeneização Biótica para as comunidades de parasitas. Provavelmente, rotas comerciais relacionadas à piscicultura e ao comércio de aquários estão fortemente associadas a esses eventos de invasão, especialmente parasitas que causam *spillover*, uma vez que a maioria das espécies é nativa da Ásia, o principal continente associado ao comércio de peixes. Medidas precisam ser tomadas em relação a essas rotas comerciais para evitar aumento na pressão propágulos de invasões de parasitas em vários ambientes. Embora eventos de *spillback* sejam mais propensos a ocorrer por acaso, eventos de *spillover* são relatados com mais frequência, possivelmente porque os eventos de *spillover* estão mais diretamente relacionados aos impactos da invasão.

Recomenda-se que pesquisas em biodiversidade e invasão biológica considerem com mais frequência os mecanismos de dispersão de parasitas, em todos os ecossistemas do planeta. Monitoramentos mais extensos de populações invasoras de parasitas e de suas interações com hospedeiros devem ser conduzidos, avaliando como essas interações se transformam ao longo do tempo. É necessário desenvolver e avaliar estratégias de manejo adicionais para controlar a disseminação de parasitas invasores, especialmente na aquicultura e no comércio de peixes ornamentais. Técnicas analíticas avançadas podem ser empregadas nesses dados, em busca de *insights* sobre a estrutura e dinâmica das redes parasita-hospedeiro em ecossistemas invadidos. A multidisciplinaridade entre pesquisadores em ecologia, parasitologia, aquicultura e agências reguladoras do comércio

será útil para lidar de maneira holística com os desafios complexos apresentados pelos parasitas invasores.

REFERÊNCIAS

ASCHE, F.; YANG, B.; GEPHART, J. A.; SMITH, M. D.; ANDERSON, J. L.; CAMP, E. V.; GARLOCK, T. M.; LOVE, D. C.; OGLEND, A.; STRAUME, H. **CHINA'S SEAFOOD IMPORTS – NOT FOR DOMESTIC CONSUMPTION?** SCIENCE, v. 375, n. 6579, p. 386-388. 2022.

BARRET, R. D. H. & SCHLUTER, D. **ADAPTATION FROM STANDING GENETIC VARIATION.** TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION, v. 23, p. 38-44. 2008.

BENESH, D. P.; CHUBB, J. C.; PARKER, G. A. **THE TROPHIC VACUUM AND THE EVOLUTION OF COMPLEX LIFE CYCLES IN TROPICALLY TRANSMITTED HELMINTHS.** PROC. R. SOC. B-BIOLOGICAL SCI., v. 281, n. 1793. 2014.

BENESH, D. P.; PARKER, G. A.; CHUBB, J. A.; LAFFERTY, K. D. **TRADE-OFFS WITH GROWTH LIMIT HOST RANGE IN COMPLEX LIFE-CYCLE HELMINTHS.** THE AMERICAN NATURALIST, v. 197, n. 2. 2021B.

BENESH, D. P.; PARKER, G.; CHUBB, J. C. **LIFE-CYCLE COMPLEXITY IN HELMINTHS: WHAT ARE THE BENEFITS.** INTERNATIONAL JOURNAL OF ORGANIC EVOLUTION, v. 75, n. 8, p. 1936-1952. 2021A.

BENSON, A. J. **LERNAEA CYPRINACEA LINNAEUS, 1758:** U.S. GEOLOGICAL SURVEY, NONINDIGENOUS AQUATIC SPECIES DATABASE. GAINESVILLE: FL, [HTTPS://NAS.ER.USGS.GOV/QUERIES/FACTSHEET.ASPX?SPECIESID=2875](https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?speciesid=2875), REVISION DATE: 4/3/2015 AND ACCESS DATE: 10/21/2023. 2023.

BERGENSEN, E. P. & ANDERSON, D. E. **THE DISTRIBUTION AND SPREAD OF *MYXOBOLUS CEREBRALIS* IN THE UNITED STATES.** FISHERIES, v. 22, n. 8, p. 6-7. 1997.

BEZERRA, L. A. V.; FREITAS, M. O.; DAGA, V. S.; OCCHI, T. V. T.; FARIA, L.; COSTA, A. L. P.; PADIAL, A. A.; PRODOCIMO, V.; VITULE, J. R. S. **A NETWORK META-ANALYSIS OF THREATS TO SOUTH AMERICAN FISH BIODIVERSITY.** FISH AND FISHERIES, p. 1-20. 2019.

BLAKESLEE, A. M. H.; FOWLER, A. E.; KEOGH, C. L. **MARINE INVASIONS AND PARASITE ESCAPE: UPDATES AND NEW PERSPECTIVES.** ADVANCES IN MARINE BIOLOGY, v. 66, p. 87-169. 2013.

BOSTOCK, J.; MCANDREW, B.; RICHARDS, R.; JAUNCEY, K.; TELFER, T.; LORENZEN, K.; LITTLE, D.; ROSS, L.; HANDISYDE, N.; GATWARD, I.; CORNER, R. **AQUACULTURE: GLOBAL STATUS AND TRENDS.** PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY B: BIOLOGICAL SCIENCES, v. 365, n. 1554, p. 2897–2912. 2010. DOI:10.1098/RSTB.2010.0170.

BOXSHALL, G. **CHAPTER 4: CRUSTACEAN PARASITES.** IN: **MARINE PARASITOLOGY.** ROHDE, K. (ED.). 565 p. UNITED KINGDOM, OXFORD UNIVERSITY PRESS. 2005.

BROOKS, D. R.; HOBERG, E. P.; BOEGER, W. A. **EMERGING DISEASES: THE COST OF HUMAN EVOLUTION.** IN: THE STOCKHOLM PARADIGM: CLIMATE CHANGE AND EMERGING DISEASES. THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS, CHICAGO AND LONDON. 2019.

BROOKS, D. R.; LEÓN-RÉGAGNON, V.; MCLENNAN, D. A.; ZELMER, D. **ECOLOGICAL FITTING AS A DETERMINANT OF THE COMMUNITY STRUCTURE OF PLATYHELMINTH PARASITES OF ANURANS.** ECOLOGY, v. 87, p. 76-85. 2006.

BYERS, J. E.; SCHMIDT, J. P.; PAPPALARDO, P.; HAAS, S. E.; STEPHENS, P. R. **WHAT FACTORS EXPLAIN THE GEOGRAPHICAL RANGE OF MAMMALIAN PARASITES?** PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B: BIOLOGICAL SCIENCES, v. 286, n. 1903, 2019. DOI:10.1098/rspb.2019.0673

CAMBRAY, J. A. **THE NEED FOR RESEARCH AND MONITORING ON THE IMPACTS OF TRANSLOCATED SHARPTOOTH CATFISH, *CLARIAS GARIEPINUS*, IN SOUTH AFRICA.** AFRICAN JOURNAL OF AQUATIC SCIENCE, v. 28, p. 191-195. 2003.

CAMPIÃO, K. M.; RIBAS, A.; TAVARES, L. E. R. **DIVERSITY AND PATTERNS OF INTERACTION OF NA ANURAN-PARASITE NETWORK IN A NEOTROPICAL WETLAND.** PARASITOLOGY, v. 142, n. 14, p. 1751-1757. 2015.

CAROLUS, H.; MUZARABANI, K. C.; HAMMOUD, C.; SCHOLS, R.; VOLCKAERT, F. A. M.; BARSON, M.; HUYSE, T. **A CASCADE OF BIOLOGICAL INVASIONS AND PARASITE SPILLBACK IN MAN-MADE LAKE KARIBA.** SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT, v. 659, p. 1283-1292. 2019.

CÉZILLY, F.; THOMAS, F.; MÉDOC, V.; PERROT-MINNOT, M. J. **HOST-MANIPULATION BY PARASITES WITH COMPLEX LIFE CYCLES: ADAPTATIVE OR NOT?** TENDS PARASITOL., v. 26, p. ADAPTATIVE OR NOT? TENDS PARASITOL., v. 26, p. 311-317. 2010.

CHEN, H.; LIU, W.; DAVIS, A. J.; JORDÁN, F.; HWANG, M.; SHAO, K. **NETWORK POSITION OF HOSTS IN FOOD WEBS AND THEIR PARASITE DIVERSITY.** OIKOS, v. 117, n. 12, p. 1847-1855. 2008.

CHOUNDHURY, A. & COLE, R. A. ***BOTHRIOCEPHALUS ACHEILOGNATHI* YAMAGUTI (ASIAN TAPEWORM).** PP. 385-400, IN FRANCIS, R. A. (ED.) **A HANDBOOK OF GLOBAL FRESHWATER INVASIVE SPECIES.** LONDON, UK, EARTHSCAN. 2012.

CLEVELAND, W. S.; GROSSE, E.; SHYU, W. M. **LOCAL REGRESSION MODELS.** CHAPTER 8 OF STATISTICAL MODELS IN S. EDS. CHAMBERS, J. M.; HASTIE, T. J. WADSWORTH & BROOKS/COLE. 1992.

COHEN, J. E.; JONSSON, T.; CARPENTER, S. R. **ECOLOGICAL COMMUNITY DESCRIPTION USING THE FOOD WEB, SPECIES ABUNDANCE, AND BODY SIZE.** PROC. NATL. ACAD. SCI., v. 100, n. 4, p. 1781-1786. 2003.

COLAUTTI, R. I.; RICCIARDI, A.; GRIGOROVICH, I. A.; MACISAAC, H. J. **IS INVASION SUCCESS EXPLAINED BY THE ENEMY RELEASE HYPOTHESIS?** ECOL. EVOL. LETT., v. 7, p. 721-733. 2004.

COMBES, C. C. **PARASITISM.** THE ECOLOGY AND EVOLUTION OF INTIMATE INTERACTIONS. THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS, CHICAGO, USA. 2001.

COSTA, A. P. L.; BASCOMPTE, J.; PADIAL, A. A. **MODULARITY IN HOST-PARASITE MIXED NETWORKS: INTERACTION CONFIGURATION SHIFTS BASED ON HUMAN PERTURBATION AND PARASITISM FORM.** INT. J. PARASITOL. v. 53, n. 10, p. 885-894. 2023.

COUX, C.; RADER, R.; BARTOMEUS, I.; TYLIANAKIS, J. M. **LINKING SPECIES FUNCTIONAL ROLES TO THEIR NETWORK ROLES.** ECOLOGY LETTERS, v. 19, n. 7, p. 762–770. 2016. DOI:10.1111/ELE.12612

CRAFFORD, D.; LUUS-POWELL, R.; AVENANT-OLDEWAGE, A. **MONOGENEAN PARASITES FROM FISHES OF THE VAAL DAM, GAUTENG PROVINCE, SOUTH AFRICA. I. WINTER SURVEY VERSUS SUMMER SURVEY COMPARISONS FROM *LABEO CAPENSIS* (SMITH, 1841) AND *LABEO UMBRATUS* (SMITH, 1841) HOSTS.** ACTA PARASITOLOGICA, v. 59, p. 17-24. 2014.

DASZAK, P. **EMERGING INFECTIOUS DISEASES OF WILDLIFE – THREATS TO BIODIVERSITY AND HUMAN HEALTH.** SCIENCE v. 287, p. 443–449. 2000.

DE LEÓN, G. P. P. & NADLER, S. A. **WHAT WE DON'T RECOGNIZE CAN HURT US: A PLEA FOR AWARENESS ABOUT CRYPTIC SPECIES.** JOURNAL OF PARASITOLOGY, v. 96, n. 2, p. 453–464. 2010. DOI:10.1645/GE-2260.1

DEMOPOULOS, A. W. & SIKKEL, P. C. **ENHANCED UNDERSTANDING OF ECTOPARASITE-HOST TROPHIC LINKAGES ON CORAL REEFS THROUGH STABLE ISOTOPE ANALYSIS.** INTERNATIONAL JOURNAL FOR PARASITOLOGY: PARASITES AND WILDLIFE . v. 4, p. 125-134. 2015.

DUNN, A. M. & HATCHER, M. J. **PARASITES AND BIOLOGICAL INVASIONS: PARALLELS, INTERACTIONS, AND CONTROL.** TRENDS IN PARASITOLOGY v. 31, p. 189–199. 2015.

DUNN, A. M.; TORCHIN, M. E.; HATCHER, M. J.; KOTANNEN, P. M.; BLUMENTHAL, D. M.; BYERS, J. E.; COON, C. A. C.; FRANKEL, V. M.; HOLT, R. D.; HUFBAUER, R. A.; KANAREK, A. R.; SCHIERENBECK, K. A.; WOLFE, L. M. PERKINS, S. E. **INDIRECT EFFECTS OF PARASITES IN INVASIONS.** FUNCTIONAL ECOLOGY. 2012.

ECoF, **ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES, 2023.** CATALOG OF FISHES. 1985 - ONWARDS. AUTHORSHIP VARIES IN TIME: ESCHMEYER, W. N.; FRICKE, R.; VAN DER LAAN, R. WEB DATABASE. DISPONIBLE IN: < [HTTP://RESEARCHARCHIVE.CALACADEMY.ORG/RESEARCH/ICHTHYOLOGY/CATALOG/FISHCATMAIN.ASP](http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp) >. 2023.

ELSNER, N. O.; JACOBSEN, S.; THIELTGES, D. W.; REISE, K. **ALIEN PARASITIC COPEPODS IN MUSSELS AND OYSTERS OF THE WADDEN SEA.** HELGOL. MAR. RES., v. 65, p. 299-307. 2011.

EMDE, S.; RUECKERT, S.; KOCHMANN, J.; KNOPF, K.; SURES, B.; KLIMPEL, S. **NEMATODE EEL PARASITE INSIDE ACANTHOCEPHALAN CYSTS – A “TROJAN HORSE” STRATEGY?** PARASITES & VECTORS, v. 7, n. 504. 2014.

FACON, B.; GENTON, B. J.; SHYKOFF, J.; JARNE, P.; ESTOUP, A.; DAVID, P. **A GENERAL ECOEVOLUTIONARY FRAMEWORK FOR UNDERSTANDING BIOINVASIONS.** TRENDS ECOL. EVOL., v. 21, p. 130–135. 2006.

FAGRE, A. C.; COHEN, L.; ESKEW, E. A.; FARRELL, M.; GLENNON, E.; JOSEPH, M. B.; FRANK, H. K.; RYAN, S. J.; CARLSON, C. J.; ALBERY, G. **SPILLBACK IN THE ANTHROPOCENE: THE RISK OF HUMAN-TO-WILDLIFE PATHOGEN TRANSMISSION FOR CONSERVATION AND PUBLIC HEALTH. (PREPRINT).** ECOEVOXIV. 2021.

FALK-PETERSON, J.; BOHN, T.; SANDBLUND, O. T. **ON THE NUMEROUS CONCEPTS IN INVASION BIOLOGY.** BIOLOGICAL INVASIONS, v. 8, p. 1409-1424. 2006.

FAO. **THE STATE OF WORLD FISHERIES AND AQUACULTURE 2022.** TOWARDS BLUE TRANSFORMATION. ROME, FAO. 2022. DOI.ORG/10.4060/CC0461EN

FARRER, R. A.; WEINERT, L. A.; BIELBY, J.; GARNER, T. W. J.; BALLOUX, F.; CLARE, F.; BOSCH, J.; CUNNINGHAM, A. A.; WELDON, C.; PREEZ, L. H.; ANDERSON, L.; POND, S. L. K.; SHAHAR-GOLAN, R.; HENK, D. A.; FISHER, M. C. **MULTIPLE EMERGENCES OF GENETICALLY DIVERSE AMPHIBIAN-INFECTION CHYTRIDS INCLUDE A GLOBALIZED HYPERVIRULENT RECOMBINANT LINEAGE.** PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, v. 108, n. 46, p. 18732-1876. 2011.

FROESE, R. & PAULY, D. [EDITORS]. **FISHBASE.** WORLD WIDE WEB ELETRONIC PUBLICATION. WWW.FISHBASE.ORG. 2023.

GAERTNER, M.; BREEYEN, A. D.; HUI, D.; RICHARDSON, M. **IMPACTS OF ALIEN PANT INVASIONS ON SPECIES RICHNESS IN MEDITERRANEAN-TYPE ECOSYSTEMS: A META-ANALYSIS.** PROGRESS IN PHYSICAL GEOGRAPHY, v. 33, n. 3, p. 319-338. 2009.

GEPHART, J. A. & PACE, M. L. **STRUCTURE AND EVOLUTION OF THE GLOBAL SEAFOOD TRADE NETWORK.** ENVIRONMENTAL RESEARCH LETTERS, v. 10. 2015.

GERVASONI, S. H.; CHEMES, S. B.; SCAGLIONE, M. C.; CERUTTI, R. D. **FIRST REPORT OF *LERNEA CYPRINACEA* (CRUSTACEA: LERNAEIDAE) PARASITING *RHAMDIS QUELEN* (PISCES: HEPTAPTERIDAE) IN SANTA FE (ARGENTINA) UNDER HATCHERY CONDITIONS.** REVISTA COLOMBIANA DE CIENCIAS PECUARIAS, v. 31, n. 3, p. 229-234. 2018.

GHERARDI, F.; BERTOLINO, S.; BODON, M.; CASELLATO, S.; CIANFANELLI, S.; FERRAGUTI, M.; LORI, E.; MURA, G.; NOCITA, A.; RICCARDI, N.; ROSSETTI, G.; ROTA, E.; SCALERA, R.; ZERUNIAN, S.; TRICARICO, E. **ANIMAL XENODIVERSITY IN ITALIAN INLAND WATERS: DISTRIBUTION, MODES OF ARRIVAL, AND PATHWAYS.** BIOLOGICAL INVASIONS, v. 10, p. 435-454. 2008.

GILBERT, B. M. & AVENANT-OLDEWAGE, A. **PARASITES AND POLLUTION: THE EFFECTIVENESS OF TINY ORGANISMS IN ASSESSING THE QUALITY OF AQUATIC ECOSYSTEMS, WITH FOCUS ON AFRICA.** ENVIRON. SCI. POLLUT. RES. INT. v. 24, n. 23, p. 18742-18769. 2017.

GIPPET, J. M. W. & BERTELSMEIER, C. **INVASIVENESS IS LINKED TO GREATER COMMERCIAL SUCCESS IN THE GLOBAL PET TRADE.** PNAS, v. 118, n. 14. 2021.

GOEDKNEGT, M. A.; FEIS, M. E.; WEGNER, K. M.; LUTTIKHUIZEN, P. C.; BUSCHBAUM, C.; CAMPHUYSEN, K. C. J.; MEER, J.; THIELTGES, D. W. **PARASITES AND MARINE INVASIONS: ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY PERSPECTIVES.** JOURNAL OF SEA RESEARCH. 2016.

HAMMERSCHMIDT, H. & KUTZ, J. **SURFACE CARBOHYDRATE COMPOSITION OF A TAPEWORM IN ITS CONSECUTIVE INTERMEDIATE HOSTS: INDIVIDUAL VARIATION AND FITNESS CONSEQUENCES.** INT. J. PARASITOL., v. 35, p. 1499-1507. 2005.

HANSEN, S. P.; CHOUDHURY, A.; COLE, R. A. **EVIDENCE OF EXPERIMENTAL POSTCYCLIC TRANSMISSION OF *BOTHRIOCEPHALUS ACHEILOGNATHI* IN BONYTAIL CHUB (*GILA ELEGANS*).** JOURNAL OF PARASITOLOGY, v. 93, n. 1, p. 202-204. 2007.

HATCHER, M. J.; DICK, J. T. A.; DUNN, A. M. **DISEASE EMERGENCE AND INVASIONS.** FUNCTIONAL ECOLOGY, v. 26, n. 6, p. 1275-1287. 2012

HATTON, I. A.; DOBSON, A. P.; STORCH, D.; GALBRAITH, E. D.; LOREAU, M. **LINKING SCALING LAWS ACROSS EUKARYOTES.** PROC. NATL. ACAD. SCI., v. 116, n. 43, p. 21616-21622. 2019.

HERNANDEZ, A. D. & SUKHDEO, M. V. K. **PARASITES ALTER THE TOPOLOGY OF A STREAM FOOD WEB ACROSS SEASONS.** OECOLOGIA, v. 156, n. 3, p. 613–624. 2008. DOI:10.1007/s00442-008-0999-9.

HOBERG, E. P. **INVASIVE PROCESSES, MOSAICS AND THE STRUCTURE OF HELMINTH PARASITE FAUNAS.** REVUE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE v. 29, p. 255–272. 2010.

HOHENADLER, M. A. A.; HONKA, K. I.; EMDE, S.; KLIMPEL, S.; SURES, B. **FIRST EVIDENCE FOR A POSSIBLE INVASIONAL MELTDOWN AMONG INVASIVE FISH PARASITES.** NATURE: SCIENTIFIC REPORTS, v. 8, n. 15085. 2018A.

HOHENADLER, M. A. A.; NACHEV, M.; THIELEN, F.; TARACHEWSKI, H.; GRABNER, D.; SURES, B. ***POMPHORHYNCHUS LAEVIS*: AN INVASIVE SPECIES IN THE RIVER RHINE?** BIOLOGICAL INVASIONS, v. 20, p. 207-217. 2018B.

JENKINS, E. J.; SIMON, A.; BACHARD, N.; STEPHEN, C. **WILDLIFE PARASITES IN A ONE HEALTH WORLD.** TRENDS IN PARASITOLOGY, v. 31, n. 5, p. 174-180. 2015.

JONES, K. E.; PATEL N. G.; LEVY M.A.; STOREYGARD A.; BALK D.; GITTLEMAN J. L.; DASZAK P. **GLOBAL TRENDS IN EMERGING INFECTIOUS DISEASES.** NATURE v. 451, p. 990–993. 2008.

JØRGENSEN, L. G. **THE FISH PARASITE *ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS* – HOST IMMUNOLOGY, VACCINES AND NOVEL TREATMENTS.** FISH & SHELLFISH IMMUNOLOGY, v. 67, p. 586–595. 2017. DOI:10.1016/j.fsi.2017.06.044

KELLY, D. W.; PATERSON, R. A.; TOWNSEND, C. R.; POULIN, R.; TOMPKINS, D. M. **PARASITE SPILLBACK: A NEGLECTED CONCEPT IN INVASION ECOLOGY?** ECOLOGY, v. 90, n. 8, p. 2047-2056. 2009.

KENNEDY, C. **ANGUILLICOLOIDES CRASSUS.** CABI COMPENDIUM. CABI. DOI: 10.1079/CABICOMPENDIUM.93709. 2022.

KENNEDY, C. **ANGUILLICOLOIDES CRASSUS.** CABI COMPENDIUM, DATASHEET. 2009.

KENNEDY, C. **ECOLOGY OF THE ACANTHOCEPHALA.** CAMBRIDGE, NEW YORK: CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, p. 249. 2006.

KENNEDY, C. R.; CAVE, D.; BERRILLI, D.; ORECCHIA, F. **COMPOSITION AND STRUCTURE OF HELMINTH COMMUNITIES IN EELS *ANGUILLA ANGUILLA* FROM ITALIAN COASTAL LAGOONS.** JOURNAL OF HELMINTHOLOGY, v. 71, p. 35-40. 2007.

KIM, J.; YOON, S.; PARK, Y.; KIM, S.; RYU, C. **CROSSING THE KINGDOM BORDER: HUMAN DISEASES CAUSED BY PLANT PATHOGENS.** ENVIRONMENTAL MICROBIOLOGY. 2020.

KOK, T. **GENERATIVE LLMs AND TEXTUAL ANALYSIS IN ACCOUNTING: (CHAT)GPT AS RESEARCH ASSISTANT?** SSRN, DISPONÍVEL EM: < [HTTPS://SSRN.COM/ABSTRACT=4429658](https://ssrn.com/abstract=4429658) >. 2023.

KOLAR, C. S. & LODGE, D. M. **PROGRESS IN INVASION BIOLOGY: PREDICTING INVADERS.** TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION, v. 16, n. 4, p. 199-204. 2001.

KOOPS, H. & HARTMANN, F. **ANGUILLICOLA-INFESTATIONS IN GERMANY AND IN GERMAN EEL IMPORTS.** JOURNAL OF APPLIED ICHTHYOLOGY, v. 5, p. 41-45. 1989.

KOPP, K. & JOKELA J. **RESISTANT INVADERS CAN CONVEY BENEFITS TO NATIVE SPECIES.** OIKOS v. 116, p. 295–301. 2007.

KUCHTA, R.; CHOUNDHURY, A.; SCHOLZ, T. **ASIAN FISH TAPEWORM: THE MOST SUCCESFUL INSAVISE PARASITE IN FRESHWATERS.** TRENDS IN PARASITOLOGY. 2018.

KURIS, A. M.; HECHINGER, R. F.; SHAW, J. C.; WHITNEY, K. L.; AGUIRRE-MACEDO, L.; BOCH, C. A.; DOBSON, A. P.; DUNHAM, E. J.; FREDENSBORG, B. L.; HUSPENI, T. C.; LORDA, J.; MABABA, L.; MANCINI, F. T.; MORA, A. B.; PICKERING, M.; TALHOUK, N. L.; TORCHIN, M. E.; LAFFERTY, K. D. **ECOSYSTEM ENERGETIC IMPLICATIONS OF PARASITE AND FREE-LIVING BIOMASS IN THREE ESTUARIES.** NATURE, v. 454. 2008.

KUWAHARA, A.; NIIMI, A.; ITAGAKI, H. **STUDIES ON A NEMATODE PARASITIC IN THE AIR BLADDER OF THE EEL. I. DESCRIPTION OF *ANGUILLICOLA CRASSA* N. SP. (PHILOMETRIDEA, ANGUILLICOLIDAE).** JPN. J. PARASITOL. v. 23, p. 275-279. 1974.

LAFFERTY, K. D. & KURIS, A. M. **TROPHIC STRATEGIES, ANIMAL DIVERSITY AND BODY SIZE.** TRENDS ECOL. EVOL., v. 17, p. 507-513. 2002.

LARGINHAS, B. B.; FERTAKOS, M. E.; BRADLEY, B. A. **WE DON'T KNOW WHAT WE'RE MISSING: EVIDENCE OF A VASTLY UNDERSAMPLED INVASIVE PLANT POOL.** ECOLOGICAL APPLICATIONS, v. 33, n. 2. 2023.

LEFEBVRE, F. S. & CRIVELLI, A. J. **ANGUILLICOLOSIS: DYNAMICS OF THE INFECTION OVER TWO DECADES.** DISEASE OF AQUATIC ORGANISMS, v. 62, p. 227-232. 2004.

LEPRIEUR, F.; BEAUCHARD, O.; BLANCHET, S.; OBERDORFF, T.; BROSE, S. **FISH INVASIONS IN THE WORLD'S RIVER SYSTEMS: WHEN NATURAL PROCESSES ARE BLURRED BY HUMAN ACTIVITIES.** PLOS BIOLS., v. 6, n. 28. 2008.

LEWIS, S. L. & MASLIN, M. A. **DEFINING THE ANTHROPOCENE.** NATURE, v. 519. p. 171-180. 2015.

LOCKWOOD, J. L.; CASSEY, P.; BLACKBURN, T. **THE ROLE OF PROPAGULE PRESSURE IN EXPLAINING SPECIES INVASIONS.** TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION, v. 20, n. 5, p. 223–228. 2005. DOI:10.1016/J.TREE.2005.02.004

LUCEK, K.; SIVASUNDAR, A.; SEEHAUSEN, O. **DISENTANGLING THE ROLE OF PHENOTYPIC PLASTICITY AND GENETIC DIVERGENCE IN CONTEMPORARY ECOTYPE FORMATION DURING A BIOLOGICAL INVASION.** EVOLUTION v. 68, p. 2619–2632. 2014.

LUQUE, J. L.; PEREIRA, F. B.; ALVES, P. V.; OLIVA, M. E.; TIMI, J. T. **HELMINTH PARASITES OF SOUTH AMERICAN FISHES: CURRENT STATUS AND CHARACTERIZATION AS A MODEL FOR STUDIES OF BIODIVERSITY.** JOURNAL OF HELMINTHOLOGY, v, 91, n. 02), p. 150–164. 2016. DOI:10.1017/S0022149X16000717.

MACK, R. N.; SIMBERLOFF D.; MARK L. W.; EVANS H.; CLOUT M.; BAZZAZ F. A. **BIOTIC INVASIONS: CAUSES, EPIDEMIOLOGY, GLOBAL CONSEQUENCES, AND CONTROL.** ECOLOGICAL APPLICATIONS v. 10, p. 689–710. 2000.

MALCICKA, M.; AGOSTA, S. J.; HARVEY, J. A. **MULTI LEVEL ECOLOGICAL FITTING: INDIRECT LIFE CYCLES ARE NOT A BARRIER TO HOST SWITCHING AND INVASION.** GLOBAL CHANGE BIOLOGY, v. 21, n. 9, p. 3210–3218. 2015. DOI:10.1111/GCB.12928.

MARCOGLIESE, D. J. **PARASITES: SMALL PLAYERS WITH CRUCIAL ROLES IN THE ECOLOGICAL THEATER.** ECOHEALTH, n. 1, p. 151-164. 2004.

MCKINNEY, M. L. & LOCKWOOD, J. L. **BIOTIC HOMOGENEIZATION: A FEW WINNERS REPLACING MANY LOSERS IN THE NEXT MASS EXTINCTION.** TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION, v. 14, n. 11. 1999.

MCQUAID, C. F. & BRITTON, N. F. **HOST–PARASITE NESTEDNESS: A RESULT OF CO-EVOLVING TRAIT-VALUES.** ECOLOGICAL COMPLEXITY, v. 13, p. 53–59. 2013. DOI:10.1016/J.ECOCOM.2013.01.001.

MORENO, O.; GRANADO, C.; NOVO, G. F. **VARIABILIDAD MORFOLÓGICA DE *LERNAEA CYPRINACEA* (CRUSTACEA: COPEPODA) EM EL EMBALSE DE ARROCAMPO (CUENCA DEL TAJO: CACERES).** LIMNETICA, v. 2, n. 1, p. 265-270. 1986.

MULDOON, G.; PETERSON, L.; JOHNSTON, B. **TRADE AND MARKET TRENDS IN THE LIVE REEF FOOD FISH TRADE.** MARINE FISH AQUACULTURE NETWORK, v. 1, n. 2. 2004.

NEUMANN, W. **SCHWIMMBLASENPARASIT *ANGUILLICOLA* BEI AALEN.** FISCHER UND TEICHWIRT, v. 35, n. 11. 1985.

O'DEA, R. E.; LAGISZ, M.; JENNIONS, M. D.; KORICHEVA, J.; NOBLE, D. W. A.; PARKER, T. H.; GUREVITCH, J.; PAGE, M. T.; STEWART, G.; MOHER, D.; NAKAGAWA, S. **PREFERRED REPORTING ITEMS FOR SYSTEMATIC REVIEWS AND META-ANALYSES IN ECOLOGY AND EVOLUTIONARY BIOLOGY: A PRISMA EXTENSION.** BIOLOGICAL REVIEWS, v. 96, p. 1695-1722. 2021.

O'HANLON, S. J.; RIEUX, A.; FARRER, R. A.; ROSA, G. M.; WALDMAN, B.; BATAILLE, A.; KOSCH, T. A.; MURRAY, K. A.; BRANKOVICS, B.; FUMAGALLI, M.; MARTIN, M. D.; WALES, N.; ALVARADO-RYBAK, M.; BATES, K. A.; BERGER, L.; BÖLL, S.; BROOKES, L.; CLARE, F.; COURTOIS, E. A.; CUNNINGHAM, A. A.; DOHERTY-BONE, T. M.; GHOSH, P.;

GOWER, D. J.; HINTZ, W. E.; HÖGLUND, J.; JENKINSON, T. S.; LIN, C.; LAURILA, A.; LOYAU, A.; MARTEL, A.; MEURLING, S.; MIAUD, C.; MINTING, P.; PASMANS, F.; SCHMELLER, D. S.; SCHMIDT, B. R.; SHELTON, J. M. G.; SKERRATT, L. F.; SMITH, F.; SOTO-AZAT, C.; SPAGNOLETTI, M.; TESSA, G.; TOLEDO, L. F.; VALENZUELA-SÁNCHEZ, A.; VERSTER, R.; VÖRÖS, J.; WEBB, R. J.; WIERZBICKI, C.; WOMBWELL, E.; ZAMUDIO, K. R.; AANENSEN, D. M.; JAMES, T. Y.; GILBERT, M. T. P.; WELDON, C.; BOSCH, J.; BALLOUX, F.; GARNER, T. W. J.; FISHER, M. C. **RECENT ASIAN ORIGIN OF CHYTRID FUNGI CAUSING GLOBAL AMPHIBIAN DECLINES.** SCIENCE, v. 360, n. 6389, p. 621-627. 2018.

OEC, OBSERVATORY OF ECONOMIC COMPLEXITY. **FRESHWATER ORNAMENTAL FISH.** 2021B. DISPONÍVEL EM: < FRESHWATER ORNAMENTAL FISH | OEC - THE OBSERVATORY OF ECONOMIC COMPLEXITY >.

OEC, OBSERVATORY OF ECONOMIC COMPLEXITY. **LIVE FISH.** 2021A. DISPONÍVEL EM: < LIVE FISH | OEC - THE OBSERVATORY OF ECONOMIC COMPLEXITY >.

OLDEN, J. D. & POFF, N. L. **TOWARD A MECHANISTIC UNDERSTANDING AND PREDICTION OF BIOTIC HOMOGENISATION.** AM. NAT. v. 162, p. 442–460. 2003.

OLDEN, J. D.; POFF, N. L.; DOUGLAS, M. R.; DOUGLAS, M. E.; FAUSCH, K. D. **ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY CONSEQUENCES OF BIOTIC HOMOGENISATION.** TRENDS ECOLOGY & EVOLUTION, v. 19, p. 18–24. 2004.

PAGE, M. T.; MCKENZIE, J. E.; BOSSUYT, P. M.; BOUTRON, I.; HOFFMAN, T. C.; MULROW, C. D.; SHAMSEER, L.; TETZLAFF, J. M.; AKL, E. A.; BRENNAN, S. E.; CHOU, R.; GLANVILLE, J.; GRIMSHAW, J. M.; HRÓBJARTSSON, A.; LALU, M. M.; LI, T.; LODER, E. W.; MAYO-WILSON, E.; MCDOLNARD, S.; MCGUINNESS, L. A.; STEWART, L. A.; THOMAS, J.; TRICCO, A. C.; WELCH, V. A.; WHITING, P.; MOHER, D. **THE PRISMA 2020 STATEMENT: AN UPDATE GUIDELINE FOR REPORTING SYSTEMATIC REVIEWS.** BMJ. 2021.

PALERMO, C. J.; MORGAN, D. L.; BEATY, S. J.; ELLIOT, A.; GREAY, T. L. **THE ASIAN FISH TAPEWORM (SCHYZOCOTYLE ACHEILOGNATHI) DISCOVERED IN WESTERN AUSTRALIA MAY POSE A THREAT TO THE HEALTH OF ENDEMIC NATIVE FISHES.** JOURNAL OF HELMINTHOLOGY, v. 95, e60. 2021.

PARK, A. W. **FOOD WEB STRUCTURE SELECTS FOR PARASITE HOST RANGE.** PROC. R. SOC. B-BIOLOGICAL SCI., v. 286, n. 1908. 2019.

PIASECKI, W.; GOODWIN, A. E.; EIRAS, J. C.; NOWAK, B. F. **IMPORTANCE OF COPEPODA IN FRESHWATER AQUACULTURE.** ZOOLOGICAL STUDIES, v. 43, p. 193-205. 2004.

PIKE, C.; CROOK, V.; GOLLOCK, M. **ANGUILLA ANGUILLA.** THE IUCN RED LIST OF THREATENED SPECIES. 2020.

POULIN, R. & LEUNG, T. L. F. **BODY SIZE, TROPHIC LEVEL, AND THE USE OF FISH AS TRANSMISSION ROUTES BY PARASITES.** OECOLOGIA, v. 166, n. 3, p. 731–738. 2011. DOI:10.1007/s00442-011-1906-3.

POULIN, R. **INVASION ECOLOGY MEETS PARASITOLOGY: ADVANCES AND CHALLENGES.** INT. J. PARASITOL., v. 6, p. 361–363. 2017.

POULIN, R.; PATERSON, R. A.; TOWNSEND, C. R.; TOMPKINS, D. M.; KELLY, D. W. **BIOLOGICAL INVASIONS AND THE DYNAMICS OF ENDEMIC DISEASES IN FRESHWATER ECOSYSTEMS.** FRESHW. BIOL., v. 56, p. 676–688. 2011.

PRENTER, J.; MACNEIL, C.; DICK, J. T. A.; DUNN, A. M. **ROLES OF PARASITES IN ANIMAL INVASIONS.** TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION, v. 19, n. 7. 2004.

PRESTON, D. L.; JACOBS, A. Z.; ORLOFSKE, S. A.; JOHNSON, P. T. J. **COMPLEX LIFE CYCLES IN A POND FOOD WEB: EFFECTS OF LIFE STAGE STRUCTURE AND PARASITES ON NETWORK PROPERTIES, TROPHIC POSITIONS AND THE FIT OF A PROBABILISTIC NICHE MODEL.** OECOLOGIA, v. 174, n. 3, p. 953–965. 2013. doi:10.1007/s00442-013-2806-5

PYSEK, P.; HULME, P. E.; SIMBERLOFF, D.; BACHER, S.; BLACKBURN, T. M.; CARLTON, J. T.; DAWSON, W.; ESSL, F.; FOXCROFT, L. C.; GENOVESI, P.; JESCHKE, J. M.; KÜHN, I.; LIEBHOLD, A. M.; MANDRAK, N. E.; MEYERSON, L. A.; PAUCHARD, A.; PERGL, J.; ROY, H. E.; SEEBENS, H.; KLEUNEN, M.; VILÀ, M.; WINGFIELD, M. J.; RICHARDSON, D. M. **SCIENTISTS' WARNING ON INVASIVE ALIEN SPECIES.** BIOLOGICAL REVIEWS, v. 95, p. 1511–1534. 2020.

R CORE TEAM. **R: A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING.** R FOUNDATION FOR STATISTICAL COMPUTING, VIENNA, AUSTRIA. URL: [HTTPS://WWW.R-PROJECT.ORG/](https://www.R-project.org/). 2023.

RAHEL, F. J. **HOMOGENEIZATION OF FRESHWATER FAUNAS.** ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS, v. 33, n. 1, p. 291-315. 2002.

RIUS, M.; TURON, X.; BERNARDI, G.; VOLCKAERT, F. A. M.; VIARD, F. **MARINE INVASION GENETICS: FROM SPATIO-TEMPORAL PATTERNS TO EVOLUTIONARY OUTCOMES.** BIOLOGICAL INVASIONS, v. 17, p. 869-885. 2014.

ROCHE, K. F.; JANAC, M.; JURAJDA, P. **A REVIEW OF GOBIID EXPANSION ALONG THE DANUBE-RHINE CORRIDOR – GEOPOLITICAL CHANGE AS A DRIVER FOR INVASION.** KNOWLEDGE AND MANAGEMENT OF AQUATIC ECOSYSTEMS, v. 411. 2013.

ROMAN, J. & DARLING, J. A. **PARADOX LOST: GENETIC DIVERSITY AND THE SUCCESS OF AQUATIC INVASIONS.** TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION, v. 22, p. 454-464. 2007.

ROY, H. E.; HESKETH, H.; PURSE, B. V.; EILENBERG, J.; SANTINI, A.; SCALERA, R.; STENTIFORD, G. D.; ADRIAENS, T.; BACELA-SPYCHALSKA, K.; BASS, D.; BECKMANN, K. M.; BESSELL, P.; BOJKO, J.; BOOY, O.; CARDOSO, A. C.; ESSL, F.; GROOM, Q.; HARROWER, C.; KLEESPIES, R.; MARTINOU, A. F.; OERS, M. M.; PEELER, E. J.; PERGL, J.; RABISTSCH, W.; ROQUES, A.; SCHAFFNER, F.; SCHINDLER, S.; SCHMIDT, B. R.; SCHÖNRÖGGE, K.; SMITH, J.; SOLARZ, W.; STEWART, A.; STROO, A.; TRICARICO, E.; TURVEY, K. M. A.; VANNINI, A.; VILÁ, M.; WOODWARD, S.; WYNNIS, A. A.; DUNN, A. M. **ALIEN PATHOGENS ON THE HORIZON: OPPORTUNITIES FOR PREDICTING THEIR THREAT TO WILDLIFE.** CONSERV. LETT. v. 10, p. 477-484. 2017.

RUIZ, D. M.; RAWLINGS, T. K.; DOBBS, F. C.; DRAKE, L. A.; MULLADY, T.; HUQ, A.; COLWELL, R. R. **GLOBAL SPREAD OF MICROORGANISMS BY SHIPS.** NATURE, v. 408. 2000.

RUNGHEN, R.; POULIN, R.; MONLLEÓ-BORRULL, C.; LLOPIS-BELENGUER, C. **NETWORK ANALYSIS: TEN YEARS SHINING LIGHT ON HOST–PARASITE INTERACTIONS**. TRENDS IN PARASITOLOGY, v. 37, n. 5, p. 445–455. 2021. DOI:10.1016/J.PT.2021.01.005.

SANTA, M. A.; MUSIANI, M.; RUCKSTUHL, K. E.; MASSOLO, A. **A REVIEW ON INVASION BY PARASITES WITH COMPLEX LIFE CYCLES: THE EUROPEAN STRAIN OF *ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS* IN NORTH AMERICA AS A MODEL**. PARASITOLOGY, v. 148, p. 1532-1544. 2021.

SANTOS, C. P.; MACHADO, P. M.; SANTOS, E. G. N. **ACANTHOCEPHALA**. IN: PAVANELLI, G. C.; TAKEMOTO, R. M.; EIRAS, J. C. **PARASITOLOGIA: PEIXES DE ÁGUA DOCE DO BRASIL**. EDITORA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ, MARINGÁ - PR. 2013.

SCHOLS, R.; CAROLUS, H.; HAMMOUD, C.; MUZARABANI, K. C.; BARSON, M.; HYUSE, T. **INVASIVE SNAILS, PARASITE SPILLBACK, AND POTENTIAL PARASITE SPILLOVER DRIVE PARASITIC DISEASE IN HIPPOPOTAMUS AMPHIBIUS IN ARTIFICIAL LAKES OF ZIMBABWE**. BMC BIOLOGY, v. 19, n. 160. 2021.

SCHOLZ, T.; KUCHTA, R.; WILLIAMS, C. ***BOTHRIOCEPHALUSACHEILOGNATHI***. PP. 282-297 IN WOO, P. T. & BUCHMANN, K. (EDS.) **FISH PARASITES: PATHOBIOLOGY AND PROTECTION**. WALLINGFORD, UK, CABI. 2012.

SEEBENS, H.; BLACKBURN, T. M.; DYER, E. E.; GENOVESI, P.; HULME, P. E.; JESCHKE, J. M.; PAGAD, S.; PYSEK, P.; WINTER, M.; ARIANOUTSOU, M.; BACHER, S.; BLASIUS, B.; BRUNDU, G.; CAPINHA, C.; CELESTI-GRAPOW, L.; DAWSON, W.; DULLINGER, S.; FUENTES, N.; JÄGER, H.; KARTESZ, J.; KENIS, M.; KREFT, H.; KÜHN, I.; LENZNER, B.; LIEBHOLD, A.; MOSENA, A.; MOSER, D.; NISHINO, M.; PEARMAN, D.; PERGL, J.; RABITSCH, W.; ROJAS-SANDOVAL, J.; ROQUES, A.; RORKE, S.; ROSSINELLI, S.; ROY, H. E.; SCALERA, R.; SCHINDLER, S.; STAJEROVÁ, K.; TOKARSKA-GUZYK, B.; KLEUNEN, M.; WALKER, K.; WEIGELT, P.; YAMANAKA, T.; ESSL, F. **NO SATURATION IN THE ACCUMULATION OF ALIEN SPECIES WORLDWIDE**. NATURE COMMUNICATIONS, v. 8. 2017.

ŠIMKOVÁ, A.; VERNEAU, O.; GELNAR, M.; MORAND, S. **SPECIFICITY AND SPECIALIZATION OF CONGENERIC MONOGENEANS PARASITIZING CYPRINID FISH**. EVOLUTION, v. 60, n. 5, p. 1023–1037. 2006. DOI:10.1111/J.0014-3820.2006.TB01180.X

SOKURENKO, E. V.; GOMULKIEWICZ, R.; DYKHUIZEN, D. E. **SOURCE–SINK DYNAMICS OF VIRULENCE EVOLUTION**. NATURE REVIEWS MICROBIOLOGY, v. 4, p. 548–555. 2006.

STRAYER, D. L. **ALIEN SPECIES IN FRESH WATERS: ECOLOGICAL EFFECTS, INTERACTIONS WITH OTHER STRESSORS, AND PROSPECTS FOR THE FUTURE**. FRESHWATER BIOLOGY, v. 55, p. 152-174. 2010.

TEDESCO, P. A.; BEAUCHARD, O.; BIGORNE, R.; BLANCHET, S.; BUISSON, L.; CONTI, L.; CORNU, J.; DIAS, M. S.; GRENOUILLET, G.; HUGUENY, B.; JÉZÉQUEL, C.; LEPRIEUR, F.; BROSSE, S.; OBERDORFF, T. **A GLOBAL DATABASE ON FRESHWATER FISH SPECIES OCCURRENCE IN DRAINAGE BASINS**. SCIENTIFIC DATA, v. 4, n. 170141. 2017.

TELFER, S. & BROWN, K. **INVASIONS AND INFECTIONS — THE EFFECTS OF INVASION ON PARASITE DYNAMICS AND COMMUNITIES**. FUNCT. ECOL., v. 26, p. 1288–1299. 2012.

TIMI, J. T. & POULIN, R. **WHY IGNORING PARASITES IN FISH ECOLOGY IS A MISTAKE.** INTERNATIONAL JOURNAL FOR PARASITOLOGY. 2020.

TORCHIN, M. E.; LAFFERTY, K. D.; KURIS, A. M. **PARASITES AND MARINE INVASIONS.** PARASITOLOGY, v. 124, p. 137-151. 2002.

VIGNON, M.; SASAL, P.; RIGBY, M. C.; GALZIN, R. **MULTIPLE PARASITE INTRODUCTION AND HOST MANAGEMENT PLAN: CASE STUDY OF LUTJANID FISH IN THE HAWAIIAN ARCHIPELAGO.** DIS. AQUAT. ORG., v. 85, p. 133-145. 2009.

VILÀ, M. & HULME, P. E. **IMPACT OF BIOLOGICAL INVASIONS ON ECOSYSTEM SERVICES.** SPRINGER. 2017.

VILÀ, M.; DUNN, A. M.; ESSL, F.; GÓMEZ-DÍAZ, E.; HULME, P. E.; JESCHKE, J. M.; NÚÑEZ, M. A.; OSTFELD, R. S.; PAUCHARD, A.; RICCIARDI, A.; GALLARDO, B. **VIEWING EMERGENT HUMAN INFECTIOUS EPIDEMICS THROUGH THE LENS OF INVASION BIOLOGY.** BIOSCIENCE, 2021.

VITULE, J. R. S.; OCCHI, T. V. T.; KANG, B.; MATUZAKI, S.; BEZERRA, L. A.; DAGA, V. S.; FARIA, L.; FREHSE, F. A.; WALTER, F.; PADIAL, A. A. **INTRA-COUNTRY INTRODUCTIONS UNRAVELING GLOBAL HOTSPOTS OF ALIEN FISH SPECIES.** BIODIVERS. CONSERV., v. 28, p. 3037-3043. 2019.

WAICHEIM, M. A.; ARBETMAN, M.; RAUQUE, C.; VIOZZI, G. **THE INVASIVE PARASITIC COPEPOD *LERNAEA CYPRINACEA*: UPDATED HOST-LIST AND DISTRIBUTION, MOLECULAR IDENTIFICATION AND INFECTION RATES IN PATAGONIA.** AQUATIC INVASIONS, v. 14, n. 2, p. 350-364. 2019.

WALLACE, A. R. **THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF ANIMALS.** CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, v. 1, 2011. FIRST PUBLISHED: 1876.

WALTER, T. C. & BOXSHALL, G. **WORLD OF COPEPODS DATABASE.** 2019.

WHITTINGTON, I. D.; CRIBB, B. W.; HAMWOOD, T. E.; HALLIDAY, J. A. **HOST-SPECIFICITY OF MONOGENEAN (PLATYHELMINTH) PARASITES: A ROLE FOR ANTERIOR ADHESIVE AREAS?** INTERNATIONAL JOURNAL FOR PARASITOLOGY, v. 30, n. 3, p. 305–320. 2000. DOI:10.1016/S0020-7519(00)00006-0.

WICKHAM, H. **GGPLOT 2 ELEGANT GRAPHS FOR DATA ANALYSIS.** SPRINGER-VERLAG. 2016.

WIELGOSS, S.; TARASCHEWSKI, H.; MEYER, A.; WIRTH, T. **POPULATION STRUCTURE OF THE PARASITIC NEMATODE *ANGUILLICOLA CRASSUS*, AN INVADER OF DECLINING NORTH ATLANTIC EEL STOCKS.** MOL. ECOL., v. 17, p. 3478–3495. 2008.

WURTSBAUGH, W. A. & TAPIA, R. A. **A MASS MORTALITY OF FISHES IN LAKE TITICACA (PERU-BOLIVIA) ASSOCIATED WITH THE PROTOZOAN PARASITE *ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS*.** TRANSACTIONS OF THE AMERICAN FISHERIES SOCIETY, v. 117, p. 213-217. 1988.

YAMAGUTI, S. **STUDIES ON THE HELMINTH FAUNA OF JAPAN. PART 4. CESTODES OF FISHES.** JPN J. ZOOL., v. 6, p. 1-112. 1934.

YEH, P. J. & PRICE, T. D. **ADAPTIVE PHENOTYPIC PLASTICITY AND THE SUCCESSFUL COLONIZATION OF A NOVEL ENVIRONMENT.** AM. NAT. v. 164, p. 531–542. 2004.

ZINSSTAG, J. **CONVERGENCE OF ECOHEALTH AND ONE HEALTH.** ECOHEALTH, v. 9, p. 371-373. 2012.

MATERIAL SUPLEMENTAR

APÊNDICE A – Lista de termos utilizados individualmente nas buscas, incluindo o número de estudos capturados pela busca em cada uma das bases de dados. Note que alguns termos não capturaram nenhum estudo.

Termos	Web of Science	Scopus
invas*	2348	2185
invad*	507	616
introduc*	2850	3597
nonnative*	19	19
non native*	0	0
non-native*	0	0
nonindigenous	7	5
non indigenous	0	0
non-indigenous	0	0
exotic*	215	256
alien*	36	46
parasit*	2313	2988
pathogen*	4392	4379
spillover*	107	116
spill-over*	0	0
spill over*	0	0
spillback*	4	4
spill-back*	0	0
spill back*	0	0
dilution effect	23	37
freshwate*	394	496

lake*	284	368
river*	545	699
aquati*	566	777
wetland*	90	98
floodplain*	12	13
inland water*	3	4
fresh water*	0	0
fresh-water*	0	0
bog*	44	58
pool*	1092	1234
continental water*	3	2
stream*	1083	649
lagoon*	35	39
swamp*	46	53
marsh*	179	223
reservoir*	1572	2058

APÊNDICE B – Nome de cada traço junto com suas categorias e frequências.

Traço	Categoria	Frequência (n)	Frequência (%)	Comentários
Parasite reproduction*	Sexually	576	69.06	Parasite information regarding its reproduction are not reliable.
	Asexually	37	4.44	
	Both	163	19.54	
	Replication	6	0.72	
	Not identified	52	6.24	
Parasite life cycle	Heteroxenous	571	68.47	
	Monoxenous	263	31.53	

Parasite specialization	Generalist	444	53.24
	Specialist	313	37.53
	Not specified	77	9.23
Identification methodology	DNA	120	14.38
	Morphology	675	80.94
	Not identified or mentioned	39	4.68
Parasite nuclear envelope	Eukaryotic	828	99.28
	Prokaryotic	0	0.00
	Virus	6	0.72
Parasite nature	Ectoparasite	259	31.06
	Endoparasite	575	68.94
Host feeding behavior	Carnivory	488	58.51
	Detritivory	5	0.60
	Herbivory	15	1.80
	Omnivory	198	23.74
	Not identified	128	15.35
Host specialization	Generalist	657	78.78
	Specialist	49	5.88
	Not identified	128	15.35
Laboratory	Yes, entirely	25	3.00
	Yes	28	3.36
	No	781	93.65
Spillmode	Spillback	300	35.97
	Spillover	534	64.03

Invasional meltdown	Yes	82	9.83	The "not applicable" are all studies conducted exclusively in the laboratory
	No	727	87.17	
	Not applicable	25	3.00	
Ambiguous native range	No	559	67.03	
	Unique	198	23.74	
	Yes	77	9.23	
Invaded biogeographic region	Australian	66	7.91	The "not applicable" are all studies conducted exclusively in the laboratory
	Ethiopian	24	2.88	
	Neartic	214	25.66	
	Neotropical	145	17.39	
	Oriental	8	0.96	
	Palaearctic	352	42.21	
	Not applicable*	25	3.00	
Invaded continent	Africa	26	3.12	The "not applicable" are all studies conducted exclusively in the laboratory
	Asia	28	3.36	
	Europe	330	39.57	
	North America	253	30.34	
	Oceania	70	8.39	
	South America	102	12.23	
	Not applicable*	25	3.00	