

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

**Metazoários parasitos de peixes: uma metanálise em trabalhos
com abordagem temporal e ecologia de comunidades no
Pantanal**

Danielle Ajala Cruz



Campo Grande
Maio 2015

Metazoários parasitos de peixes: uma metanálise em trabalhos com abordagem temporal e ecologia de comunidades no Pantanal

Danielle Ajala Cruz

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de **Mestre em Ecologia** pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Luiz Eduardo Roland Tavares

Banca Avaliadora

Dr^a. Claudia Portes Santos Silva
[Fundação Oswaldo Cruz]

Dr. Gustavo Gracioli
[Universidade Federal de Mato Grosso do Sul]

José Luis Fernando Luque Alejos
[Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro]

Maurício Laterça Martins
[Universidade Federal de Santa Catarina]

Ricardo Massato Takemoto
[Universidade Estadual de Maringá]

À minha avó Ramona Ajala Paiva.
Por todo seu amor.

Agradecimentos

À minha família pelo incentivo, apoio e compreensão principalmente durante as crises de "aaaaaaaah eu não consigo fazer isso!"

Ao meu orientador Luiz Eduardo R. Tavares, pelas orientações que muitas vezes foram além da dissertação e meio acadêmico. Alguém com quem aprendi muito e tenho enorme admiração e carinho.

Ao Eurico Sczesny e a Maria Eleticia B.P. Mota por transformarem as horas de bancadas em momentos muito mais proveitosos e divertidos.

Aos colegas de laboratório: Isabela Caroline O. da Silva, Karla Magalhães Campião, Celso Cardeal Jr. e Augusto Ribas por proporcionarem uma agradável rotina de laboratório e por sempre se mostrarem solidários e prestativos em ajudar.

À minha mané (Luisa Rodrigues Baraldi) pela parceria de sempre e por deixar um pouco a sua pequena, Alice, de lado para ler meus capítulos e discutir teorias e análises.

Ao Alcir Lucas B. Ferreira, Áttila Teixeira Gomes, Josiane Vogel C. Theodoro e Rosilene P. Bejarano por sempre se mostrarem dispostos a fazer ao máximo, dentro de seus cargos, para ajudar.

Costumo pensar que por trás desta dissertação há três caras fundamentais, são eles:

Raul Costa-Pereira pela enorme disposição e interesse em me ajudar, desde a elaboração do projeto para seleção até nas correções da dissertação.

Fernando Paiva, um professor de grande competência e um excelente jogador de tarrafa, que me ajudou nas coletas até na páscoa.

Friedrich Wolfgang Keepeler pela paciência em me ajudar (sempre com soluções e explicações geniais), por ter sido um grande professor de estatística e por ter contribuído em grande peso para o meu crescimento nesses dois anos de mestrado.

Índice

Resumo geral.....	7
General abstract.....	9
Introdução geral.....	11
Capítulo 1. Comunidades parasitárias de peixes: uma metanálise em trabalhos com abordagem temporal	
Resumo.....	14
Abstract.....	16
Introdução.....	18
Métodos.....	20
Resultados.....	23
Discussão	29
Capítulo 2. Decaimento temporal e organização de comunidades parasitárias em uma lagoa de planície de inundação	
Resumo.....	38
Abstract.....	40
Introdução.....	41
Métodos.....	45
<i>Área de estudo</i>	45
<i>Coleta dos hospedeiros e processamento dos parasitos</i>	47
<i>Análise de dados</i>	50
<i>Similaridade temporal</i>	50
<i>Aninhamento</i>	51
Resultados.....	52
<i>Similaridade temporal</i>	52
<i>Aninhamento</i>	57
Discussão.....	57
Capítulo 3. Comunidades parasitárias de hospedeiros de peixes sintópicos em um ambiente sazonal	
Resumo.....	67
Abstract.....	69
Introdução.....	70
Métodos.....	72
Resultados.....	76
Discussão.....	81
Conclusão geral.....	91
Literatura citada.....	93

Resumo Geral

Uma das principais questões em ecologia é compreender os mecanismos que determinam a composição e a montagem de comunidades. Considerando que as comunidades ecológicas são reguladas por fatores bióticos e abióticos e que esses fatores variam no tempo, o ambiente pode agir como um importante agente estruturador de comunidades. Esse trabalho tem por objetivo geral, verificar como as comunidades parasitárias respondem às variações temporais do ambiente. O trabalho foi dividido em três partes: 1) Uma metanálise foi utilizada para verificar a influência do tempo sobre a similaridade das comunidades parasitárias de peixes, bem como para averiguar se há diferença na similaridade e na riqueza parasitária entre ambientes sazonais e não sazonais; 2) Um estudo de caso foi realizado com o hospedeiro *Psectrogaster curviventris*, a fim de verificar se há um decaimento temporal na similaridade da estrutura das comunidades parasitárias na estação seca, em uma lagoa sob influência do pulso de inundação no Pantanal; para o mesmo hospedeiro também foi verificado se as comunidades parasitárias estão distribuídas de forma aninhada entre os hospedeiros ao longo de estações secas e 3) A fauna parasitária do *P. curviventris* foi comparada com a do hospedeiro sintópico *Potamorhina squamoralevis*, tanto na seca como na cheia. Também testamos se a variabilidade entre as infracomunidades parasitárias é maior na estação cheia do que na seca, para as duas espécies de peixes. Não houve diferença nas similaridades e na riqueza entre ambientes sazonais e não sazonais. Com os dados obtidos por meio da metanálise e com a fauna parasitária de *P. curviventris* no Pantanal sul, encontramos um decaimento temporal na similaridade da estrutura das comunidades parasitárias. A fauna parasitária de *P. curviventris* não está distribuída de forma aninhada entre as estações secas e não é similar à comunidade parasitária de *P.*

squamoralevis. Uma maior variabilidade na infracomunidade foi encontrada para *P. curviventris* na estação cheia do que na seca e o contrário ocorreu para *P.*

squamoralevis. Nossos resultados fornecem evidências de que as comunidades parasitárias respondem às variações no ambiente no decorrer do tempo e que as diferenças intraespecíficas dos hospedeiros são cruciais para determinar a montagem das comunidades parasitárias em estações seca e cheia do pantanal.

Palavras-chave: Decaimento temporal, ecologia de parasitos, espécies sintópicas

General abstract:

One of the main questions in ecology is to understand the mechanisms that determine the community assembly. Given that ecological communities are regulated by biotic and abiotic factors and that these factors vary over time, the environment can structure the communities. The overall purpose of this study is to verify how the parasite communities respond to the environmental temporal variations. The study was divided in three parts: 1) A meta-analysis was used to verify the influence of time on the similarity of fish parasite communities, as well as to investigate if there are differences in similarity and richness of parasites between seasonal and non-seasonal environments; 2) A case study was realized with *Psectrograster curviventris* host, to verify if there is a temporal decay in similarity in the structure of parasite communities, in a lake under influence of flood pulse in Pantanal. For the same host, was also verified if parasite communities are distributed of nested form between hosts over dry season. 3) The parasite fauna of *P. curviventris* was compared with the syntopics host *Potamorhina squamoralevis*, in dry and flood seasons. We also tested if variability between parasite infracommunities is greater in dry season than flood season, for two hosts studied. There was no difference in similarities and richness between seasonal and non-seasonal environments. With the data obtained by meta-analysis and the parasite fauna of *P. curviventris* in southern Pantanal, we found a temporal decay on the similarity of the structure of parasite communities. The parasite fauna of *P. curviventris* is not distributed in nested form in dry season and is not similar to the parasite community of *P. squamoralevis*. A greater variability in infracommunity was found for *P. curviventris* in flood season than in the dry, the opposite happened to *P. squamoralevis*. Our results provide evidence that the parasite communities respond to variations in the environment

over time and that intraspecific differences of the hosts are crucial in determining the assembly of parasite communities in dry and flood season's wetland.

Key words: Temporal decay, Parasites ecology, Syntopic species

Introdução geral

Os parasitos são comumente vistos como "vilões", principalmente pela influência da visão parasitológica médica. No entanto, estes organismos exercem um relevante papel ecológico, pois podem promover uma maior diversidade por possibilitar a coexistência em diferentes espécies de seus hospedeiros (Minchella & Scott 1991, Brooks et al. 2001, Mouritsen & Poulin 2002). Além disso, os parasitos podem estabilizar cadeias alimentares (alterando a abundância de populações do mesmo modo que um predador de topo) e influenciar na estrutura de comunidades e funcionamento do ecossistema, por exemplo: debilitando diretamente os hospedeiros ou influenciando-os indiretamente, modificando seus fenótipos e assim afetando sua importância para comunidade (Minchella & Scott 1991, Poulin 1999, Brooks et al. 2001, Mouritsen & Poulin 2002, Marcogliese 2004).

Apesar dos parasitos serem importantes componentes da biodiversidade global, para estes organismos, ainda há poucas informações sobre os processos e mecanismos que determinam a composição e estrutura de suas comunidades (Valtonen et al. 2001, Mouritsen & Poulin 2002).

A fauna parasitária é altamente variável entre os tipos de habitats e entre as espécies de hospedeiros (Poulin 2007), deste modo, a busca por padrões, ainda esbarra na ausência de informações básicas quanto à composição da comunidade de parasitos para muitas espécies (Poulin 2007, Kennedy 2009).

Muitas vezes motivados pela ânsia de se conhecer novas espécies de parasitos, novos hospedeiros e explorar ambientes distintos, poucos estudos replicam suas pesquisas na mesma espécie de hospedeiro, na mesma localidade e em mais de um momento no tempo, e quando os fazem, os estudos são conduzidos em curto prazo (González & Poulin 2005a, Kennedy 2009). No entanto, há fortes evidências de que a

variação temporal das comunidades parasitárias está associada com as modificações que ocorrem no habitat dos hospedeiros (Kennedy 2009), uma vez que, além de influenciarem na biologia e ecologia dos organismos de vida livre, as variáveis do ambiente também incidem sobre as formas infectantes e no ciclo de vida dos parasitos (Altizer et al. 2006).

O ambiente, por sua vez, pode mudar de forma abrupta, ou em outros casos, ciclicamente, proporcionando variações na abundância, distribuição espacial, reprodução, composição, diversidade e densidade de organismos ao longo do tempo (Muñoz & Delorme 2011). Áreas de inundação sazonal são exemplos de sistemas que variam ciclicamente, de modo que o pulso de inundação é a principal força estruturadora para as mais distintas comunidades, tais como as de parasitos (Junk et al. 1989, Thomas et al. 1997, Junk 2006). Desta forma, compreender como as variações do ambiente influenciam nas dinâmicas parasitárias, é essencial para tentar prever como as comunidades de parasitos podem se comportar ao longo do tempo.

O Pantanal é a maior planície de inundação contínua do mundo, de clima marcadamente sazonal, com intensidade de chuvas variável de ano para ano e sujeita à alternância de períodos anuais de seca e de cheia (Amaral Filho 1986, Suárez et al. 2001, Junk 2011). Apesar de ser um interessante sistema de estudos para dinâmicas populacionais e comunitárias de parasitos, estudos parasitológicos ainda são escassos nessa região (Junk et al 2006), bem como estudos icoparasitológicos (Ceccarelli 2006, Tavares et al. “in press”).

Dentre as inúmeras espécies de peixes existentes no Pantanal, e que não há registro quanto a sua fauna parasitária, estão *Potamorhina squamoralevis* e *Psectrogaster curviventris*, ambas representantes da família Curimatidae e que estão

entre as espécies mais abundantes em corixos e baías da região (Monaco & Resende 2012, Gimenes et al. 2013).

A presente dissertação, além de contribuir com informações sobre a biodiversidade parasitária da região do Pantanal e do estado de Mato Grosso do Sul, busca colaborar com evidências sobre como as comunidades de parasitos variam no tempo e são influenciadas pelo pulso de inundação. O primeiro capítulo refere-se a uma metanálise utilizando trabalhos que abordaram comunidades parasitárias de peixes em escala temporal; no segundo capítulo, avaliamos como a estrutura e a organização das comunidades parasitárias de *P. curviventris* se comporta no tempo, e já no terceiro capítulo, comparamos a fauna parasitária de *P. squamoralevis* e *P. curviventris*, e avaliamos se a variabilidade entre as infracomunidades é maior na estação cheia do que na seca.

Capítulo 1

Comunidades parasitárias de peixes: uma metanálise em trabalhos com abordagem temporal

Resumo: Comunidades parasitárias respondem às variações no ambiente. O ambiente, por sua vez, pode variar de modo previsível e modal, ou apresentar mudanças graduais e contínuas ao longo do tempo. Este trabalho apresenta uma metanálise que busca entender como as variações temporais influenciam as comunidades de parasitos de peixes. Procurou-se responder as seguintes perguntas: A composição e estrutura das comunidades parasitárias separadas por longos períodos de tempo são mais distintas do que comunidades temporalmente próximas? Em ambientes sazonais a similaridade tanto da composição quanto da estrutura das comunidades parasitárias entre períodos de tempo é menor do que ambientes não sazonais? A riqueza de espécies de parasitos é maior em ambientes sazonais ou em ambientes não sazonais? Os dados foram compilados de 35 artigos selecionados pelas bases de dados Web of Science e Scopus. Para verificar a similaridade das comunidades separadas temporalmente, foram calculados o índice de similaridade de Jaccard (para composição) e o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (para estrutura) entre a primeira e última amostragem. Para responder a questão de decaimento temporal e se há ou não diferença entre as similaridades entre os ambientes, foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) seguido pelo método de critério de informação de Akaike's (AIC). Um modelo geral linearizado misto (GLMM) foi realizado a fim de verificar se há diferença na riqueza de espécies de parasitos entre os ambientes. A similaridade da composição de espécies de parasitos não sofreu decaimento temporal. Por outro lado, o tempo apareceu entre os principais modelos, selecionados pelo método de AIC, que influencia a similaridade da

estrutura das comunidades parasitárias. A similaridade da composição e da estrutura parasitária não diferiu entre os tipos de ambiente, assim como a riqueza. Desta maneira, o presente trabalho encontrou que a similaridade da estrutura das comunidades de parasitos diminui com o passar do tempo, porém, a composição de espécies parece não variar de modo previsível ao longo do tempo, e que outros componentes (como o espaço e a espécie de hospedeiro) podem influenciar nesse resultado.

Palavras-chave: Variação temporal, Variação ambiental, Parasitos

Parasites communities of fish: a meta-analysis in works with temporal approach

Abstract: Parasites communities respond to environmental changes. On the other hand, the environment can change on a predictable and model way or stay stable along time. This paper is a meta-analyses aiming to understand how the temporal variations may influence the parasite communities of fishes. We sink to answer the following questions: 1) Do the composition and structure of parasites communities of fish separated for long periods of time are more different than those closer communities? Do the structure and composition of parasite communities in seasonal environments are less similar than those of non-seasonal environments? Do the seasonal or non-seasonal environments have a richer parasites community? We compiled data of 35 articles, selected through the Web of Science and Scopus searches. The indices of Jaccard (composition) and Bray-Curtis (structure) were calculated between the first and last sample of each fish to verify the similarity of parasites communities through time. To answer the question about temporal decay and difference between the similarity between the environments, we perform a generalized linear model (GLM) followed by the Akaike's Information Criterion method (AIC). A generalized linear mixed model (GLMM) was used to verify if there is any difference in the richness of parasites species between the environments. The composition similarity of parasites species did not show temporal decay. On the other hand, time was present in the main models that influenced the similarity of the structure of parasites communities. The similarity of the structure and composition of parasites did not differ between types of environment as well as richness. This paper found that the similarity of the structure of the parasites communities decrease over time, but, the composition of species do not vary in a

predictable way over time and therefore others components (space and host) can influence this result.

Key words: Temporal variation; Environmental change; Parasites

Introdução

Dinâmicas populacionais e comunitárias dos organismos são modeladas por variáveis ambientais, em resposta a mudanças na disponibilidade de recursos, oscilações na temperatura, intensidade de luz e de outros fatores físico-químicos do ambiente (Menge & Olson 1990, Storch & Gaston 2004, Giacomini 2005). Desta forma, comunidades ecológicas não são estruturas estáticas, pelo contrário, suas composições variam ao longo de diversas escalas temporais devido às variações que ocorrem em seus habitats (Drake 1990, McKinney & Drake 1998).

A variação do ambiente no tempo pode ocorrer de dois modos distintos: sazonalmente ou de modo não sazonal. Ambientes com variações sazonais apresentam estações ou períodos bem definidos, ou seja, marcantes variações ambientais que ocorrem de forma cíclica e previsível ao longo dos anos, como alterações na temperatura, na luminosidade e na pluviosidade. Essas mudanças podem afetar de formas distintas os organismos, alterando, por exemplo, a disponibilidade de recursos, o comportamento dos animais, a reprodução e a distribuição de espécies (Hanya et al. 2011, Altizer et al. 2006). Já em ambientes não sazonais, onde não há estações bem definidas, esses ambientes são considerados constantes ou previsíveis no decorrer do tempo, sem apresentar variações ambientais marcantes (Hanya et al. 2011, Altizer et al. 2006, Van der Maarel 2005).

A riqueza de espécies pode aumentar ou diminuir no tempo em resposta às variações ambientais. Em ambientes onde há variações sazonais, a riqueza pode aumentar por meio da coexistência, com diferentes espécies se adaptando a condições em diferentes épocas do ano (Giacomini 2007a). Em ambientes não sazonais, a riqueza pode aumentar por meio da especiação, uma vez que esses ambientes são considerados estáveis e podem suportar espécies altamente especializadas e que não poderiam

persistir onde as condições e recursos se alterassem muito (Mason et al. 2008). No entanto, quando ocorrem oscilações extremas das variáveis do ambiente, seja em ambientes sazonais ou não, os limites fisiológicos e comportamentais dos organismos podem ser excedidos, culminando com um declínio na riqueza (Sousa 1984).

As populações e comunidades de parasitos também respondem às alterações ambientais e, portanto, podem apresentar padrões de variações temporais (Muñoz & Delorme 2011). Parasitos constituem um interessante modelo para o estudo de padrões e processos em ecologia de comunidades (Poulin 1997). Uma vantagem considerável da utilização de parasitos em relação a organismos de vida livre, é que os métodos de amostragem, em geral, capturam todos os espécimes de parasitos que compõem a infracomunidade, aumentando a acurácia do poder de predição dos modelos de comunidades (Poulin 2007).

Os peixes são hospedeiros ideais para o estudo de ecologia parasitária, pois muitas das espécies são abundantes e de fácil captura, o que facilita a obtenção de amostras numerosas (Kennedy 2009). O uso desse grupo de hospedeiros também permite uma análise estatística mais rigorosa, pelo fato de cada indivíduo abrigar infrapopulações e uma infracomunidade parasitária completa (Bush et al. 1997).

As variações temporais que ocorrem em comunidades parasitárias, geralmente estão relacionadas às mudanças ambientais que ocorrem no habitat do hospedeiro (Kennedy 2009), e podem apresentar um padrão de variação mensal, sazonal ou anual (Muñoz & Delorme 2011). No entanto, é importante ressaltar que as comunidades parasitárias não são determinadas somente pelas características ambientais, elas também estão modeladas por fatores relacionados ao hospedeiro, como: hábitos alimentares, comportamento reprodutivo, resposta imune, relações filogenéticas, idade, sexo, tamanho e densidade populacional, e também por fatores relacionados ao parasito, tais

como: disponibilidade de formas infectantes, disponibilidade de hospedeiros individuais, capacidade de colonização/estabelecimento no hospedeiro e da mortalidade natural dos parasitos (Poulin 1997, 2007, Tavares & Luque 2008). Caso ocorra alguma variação ambiental, o equilíbrio do sistema hospedeiro - parasito - ambiente pode ser quebrado, acarretando em alterações na composição e estrutura das comunidades parasitárias (Coutant 1998).

Tendo em vista que as comunidades parasitárias de peixes respondem às variações ambientais, e que o ambiente varia temporalmente, neste trabalho é apresentada uma meta-análise que busca entender os efeitos das variações temporais nas comunidades de parasitos de peixes. Procurou-se responder as seguintes perguntas: A composição e a estrutura das comunidades parasitárias separadas por longos períodos de tempo são mais distintas do que comunidades temporalmente próximas? Em ambientes sazonais à similaridade, tanto na composição quanto na estrutura das comunidades parasitárias entre períodos de tempo é menor do que em ambientes não sazonais? A riqueza de espécies de parasitos é maior em ambientes sazonais ou em ambientes não sazonais?

Métodos

Para a busca de literatura foram utilizadas as seguintes bases de dados: Web of Science (WOS) de publicações científicas do Thompson ISI (“Thompson Institute for Scientific Information”; acesso <http://apps.isiknowledge.com>), onde foram compilados artigos disponíveis nas plataformas de 1945 até 28 de outubro de 2013, e “Scopus” (acesso <http://www.scopus.com>) de 1823 a 30 outubro de 2013. A primeira base de dados foi utilizada por ser mais utilizada para análises cienciométricas e levantamento de dados (Falagas et al 2008, Gavel & Iselid 2008), enquanto que a segunda indexa um número

maior de periódicos (Falagas et al. 2008, Gavel & Iselid 2008). As palavras-chave utilizadas foram: *parasit* communit* AND fish* AND season* OR tempor* OR between year* OR dynamics OR variation, disponíveis no título, resumo ou palavra-chave dos trabalhos.

Para responder nossas perguntas, foram utilizados somente os trabalhos que forneceram ao menos as informações de abundância, prevalência ou intensidade média de cada morfoespécie de parasito encontrada nos períodos estudados (pelo menos do primeiro e último período), ou artigos que calcularam o índice de similaridade de Jaccard e de dissimilaridade de Bray-Curtis para as infrapopulações ao longo do tempo.

Em cada artigo selecionado, foram obtidas as seguintes informações: espécie de hospedeiro, esforço amostral (da primeira de da última coleta), tipo de ambiente (sazonal marinho ou dulcícola, não sazonal marinho ou dulcícola), riqueza de espécies de parasitos (do primeiro e último período amostrado) e o índice de similaridade Jaccard e de dissimilaridade Bray-Curtis (caso apresentado pelos autores). Note que os ambientes sazonais e não sazonais foram subdivididos em ambientes marinho e dulcícola com a finalidade de controlar e separar o efeito desses habitats sobre as comunidades parasitárias.

Os índices de similaridade de Jaccard e de dissimilaridade de Bray-Curtis foram calculados para responder as perguntas relacionadas à composição e a estrutura das comunidades parasitárias, respectivamente. Os dois índices foram calculados para todas as infrapopulações e para todas as espécies de peixes e locais amostrados nos artigos. Para a obtenção destes índices, foi montada uma matriz de presença e ausência (Jaccard) e uma matriz de abundância (Bray-Curtis) baseada nos descritores populacionais do primeiro e do último período estudado. A matriz de Jaccard foi montada baseando-se na abundância, prevalência ou intensidade média, já a matriz de Bray-Curtis foi baseada

somente na abundância. Para estas análises foi utilizado o programa estatístico PAST (versão 3.04, Hammer et al. 2001). É importante ressaltar que para estudos com variações sazonais o primeiro e o último período utilizado para a realização dos cálculos dos índices de similaridade e dissimilaridade, não foram as mesmas estações, quando isso ocorreu foi considerado uma estação antes, ou seja, o penúltimo período estudado. Um ambiente foi considerado com variação sazonal, quando os autores citaram no título, resumo, palavra-chave ou na metodologia a palavra *season* ou *seasonal*.

Para responder a questão relacionada ao decaimento temporal na similaridade das comunidades parasitárias, e se há ou não diferença das similaridades entre os ambientes, foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) (pacote *Vegan*, Oksanen et al. 2015) com distribuição Gaussiana. As variáveis utilizadas neste modelo foram: os valores dos índices de Jaccard ou Bray-Curtis, o tempo em meses, a sazonalidade do ambiente (sazonal e não sazonal) e o tipo de habitat (marinho ou dulcícola). Em seguida, foram realizadas todas as combinações entre essas variáveis (incluindo as interações). O melhor modelo que influencia as similaridades foi escolhido pelo método de critério de informação de Akaike's (AIC) (Burnham & Anderson 2004).

Um modelo geral linearizado misto (GLMM) (Bolker et al. 2008) com distribuição de Poisson, foi utilizado para verificar se há diferença na riqueza de espécies de parasitos entre ambientes sazonais (marinhos e dulcícola) e não sazonais (marinho e dulcícola). No modelo, a riqueza de espécies de parasitos foi a variável resposta. As espécies de hospedeiros foram utilizadas como variável aleatória, a fim de controlar o efeito das espécies de peixes sobre a variável resposta. A interação entre o ambiente e habitat foram as variáveis fixas. A função *offset* (pacote *lmer4*, Bates et al. 2015) foi incluída no modelo sobre a variável de esforço amostral, com a finalidade de controlar seu efeito sobre a riqueza. Em alguns casos, as variáveis dependentes foram

logaritmizadas para atingir os pressupostos de normalidade (Zar 1999). Para as análises de GLM, AIC e GLMM foram realizadas no programa estatístico R (versão 3.1.2).

Resultados

Um total de 400 artigos foram encontrados no banco de dados Thomson ISI e 126 artigos diferentes no “Scopus”. No entanto, somente 35 artigos se encaixaram no critério de seleção, totalizando um N amostral de 64, pois alguns trabalhos foram realizados com mais de uma espécie de hospedeiro e em mais de uma localidade. Dos 35 artigos selecionados, foram utilizados apenas 23 (n=53) para as análises que envolviam a estrutura das comunidades parasitárias.

Dos trabalhos analisados, 37% dos estudos foram realizados no período de no máximo 12 meses (Figura 1) e 85% examinaram somente em uma espécie de peixe (Figura 2). Quanto ao tipo de ambiente, a maior parte dos estudos foram desenvolvidos em ambientes com variações sazonais (Tabela 1). Quando os ambientes foram subdivididos em habitats marinhos ou dulcícolas, em ambientes sazonais, as áreas dulcícolas foram as mais estudadas e por um maior período de tempo, além de apresentarem uma maior diferenciação média tanto na composição como na estrutura parasitária ao decorrer do tempo (Tabela 1). Já em ambientes não sazonais, as áreas marinhas foram o habitat que obteve os maiores valores e maior diferenciação média na composição e estrutura parasitária ao longo do tempo (Tabela 1).

A similaridade da composição das comunidades parasitárias não diminuiu com o passar do tempo em nenhum dos tipos de ambiente e habitat (Figura 3). De acordo com o método de AIC, nenhum modelo explicou a variação na similaridade de Jaccard (Tabela 2), assim, além da similaridade na composição de espécies não variar com o tempo, também não variou entre os tipos de ambientes e habitats (Figura 3).

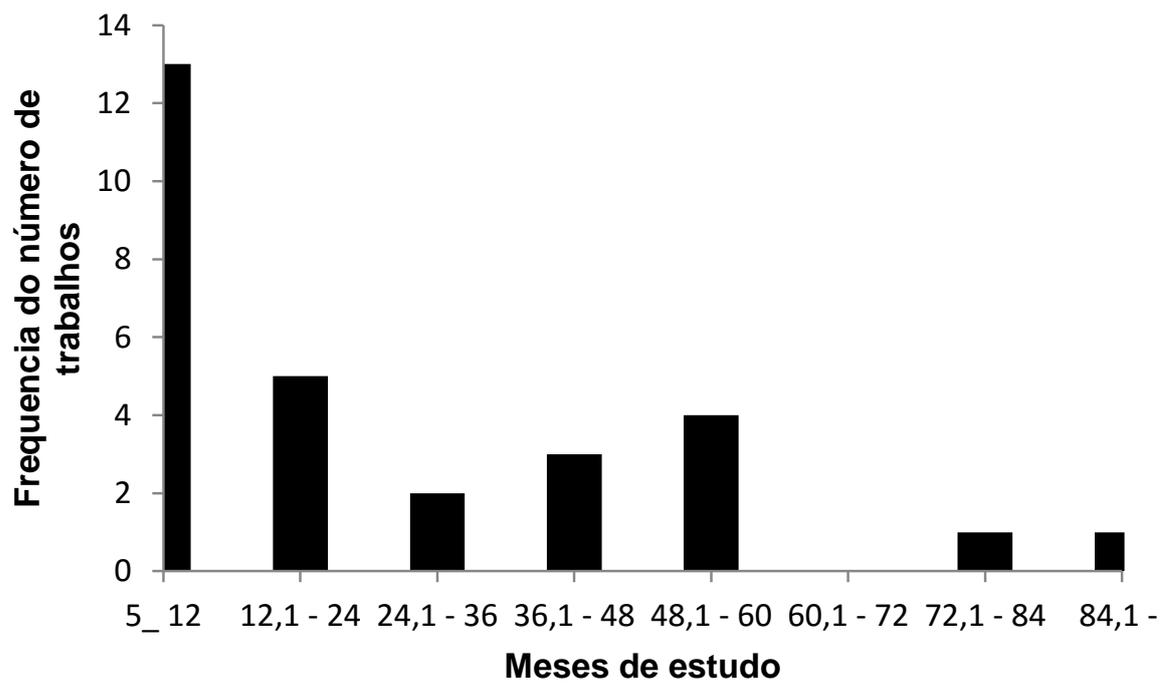


Figura 1. Período de meses estudados de trabalhos desenvolvidos com comunidades parasitárias de peixes com abordagem temporal.

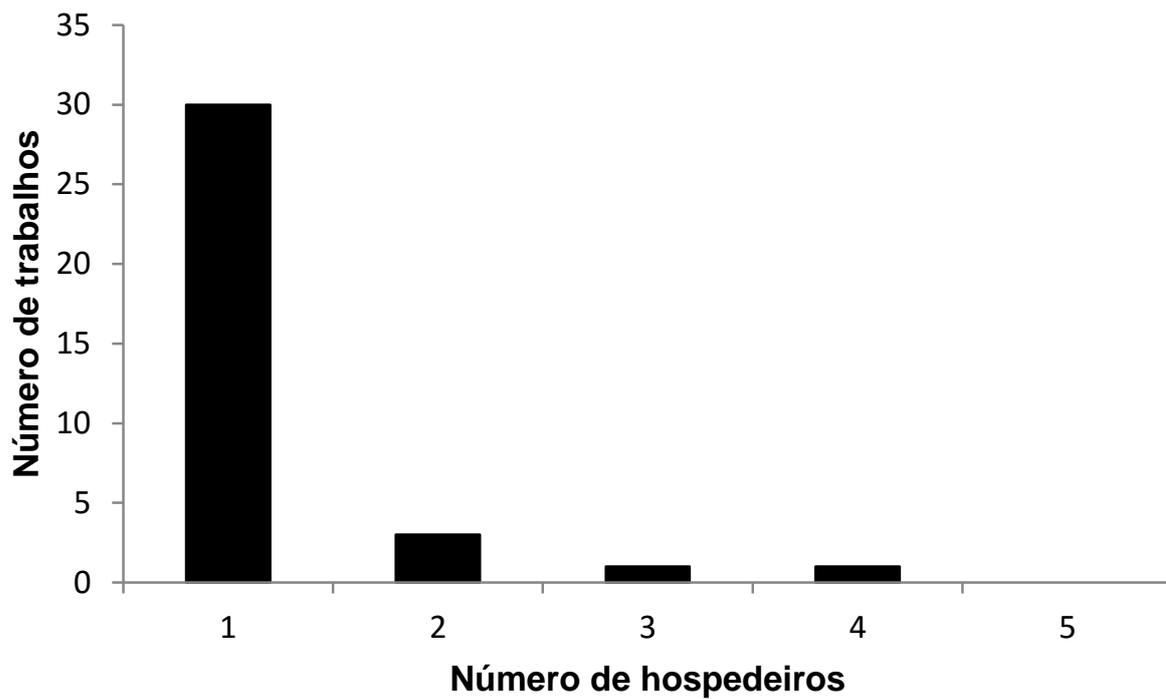


Figura 2. Número de espécies de hospedeiros analisados dos trabalhos desenvolvidos com comunidades parasitárias de peixes com abordagem temporal.

Tabela 1. Percentuais, número de amostras, tempo médio, similaridade média de Jaccard e dissimilaridade média de Bray-Curtis de trabalhos desenvolvidos com parasitos de peixes com abordagem temporal, em ambientes sazonais e não sazonais.

Ambientes	Sazonal		Não sazonal	
% total	54,29%		45,71%	
N total	31		33	
Habitats	Marinho	Dulcícola	Marinho	Dulcícola
% por habitat	36,84%	63,15%	68,75%	31,25%
N por habitat	10	21	18	16
Tempo \pm DP	23,00 \pm 17,76	27,28 \pm 26,95	34,74 \pm 40,02	30,06 \pm 57,18
Média de Jaccard \pm DP	0,57 \pm 0,15	0,62 \pm 0,18	0,62 \pm 0,20	0,59 \pm 0,20
Média de Bray-Curtis \pm DP	0,69 \pm 0,16	0,44 \pm 0,27	0,45 \pm 0,24	0,59 \pm 0,21

% total= porcentagem de estudos realizados em cada ambiente; N total = número de amostras (diferentes espécies de hospedeiros e em diferentes localidades) em cada ambiente; % por habitat= porcentagem de estudos realizados em habitats marinhos ou dulcícolas nos dois tipos de ambientes (sazonal e não sazonal); N por habitat= número de amostras (diferentes espécies de hospedeiros e em diferentes localidades) em cada habitat nos dois tipos de ambientes; tempo \pm DP= média de tempo (meses) estudado e desvio padrão; média de Jaccard \pm DP= similaridade média de Jaccard e o desvio padrão; média de Bray-Curtis \pm DP= dissimilaridade média de Bray-Curtis e o desvio padrão.

Tabela 2. Critério de informação de Akaike's (AIC) baseado no modelo linear generalizado (GLM), utilizando como variável de resposta à similaridade (índice de Jaccard) da composição das comunidades parasitárias de peixes.

Modelos	AIC	Δ AIC	Peso	Acumulado
(Intercepto)	-196,1523	0,0000	0,2297	0,2297
(Intercepto)+tempo*habitat	-195,0486	1,1036	0,1323	0,3620
(Intercepto)+habitat	-194,9932	1,1590	0,1286	0,4907
(Intercepto)+tempo	-194,5509	1,6013	0,1031	0,5938
(Intercepto)+ambiente	-194,2422	1,9100	0,0884	0,6822
(Intercepto)+tempo*ambiente	-193,9351	2,2171	0,0758	0,7581
(Intercepto)+tempo+habitat	-193,2827	2,8695	0,0547	0,8128
(Intercepto)+ambiente+habitat	-193,0946	3,0576	0,0498	0,8626
(Intercepto)+tempo*ambiente*habitat	-192,9683	3,1839	0,0467	0,9093
(Intercepto)+ tempo+ambiente	-192,6019	3,5503	0,0389	0,9483
(Intercepto)+ambiente*habitat	-192,1401	4,0121	0,0309	0,9792
(Intercepto)+tempo+ambiente+habitat	-191,3474	4,8048	0,0207	1,0000

Δ AIC = Variância do AIC.

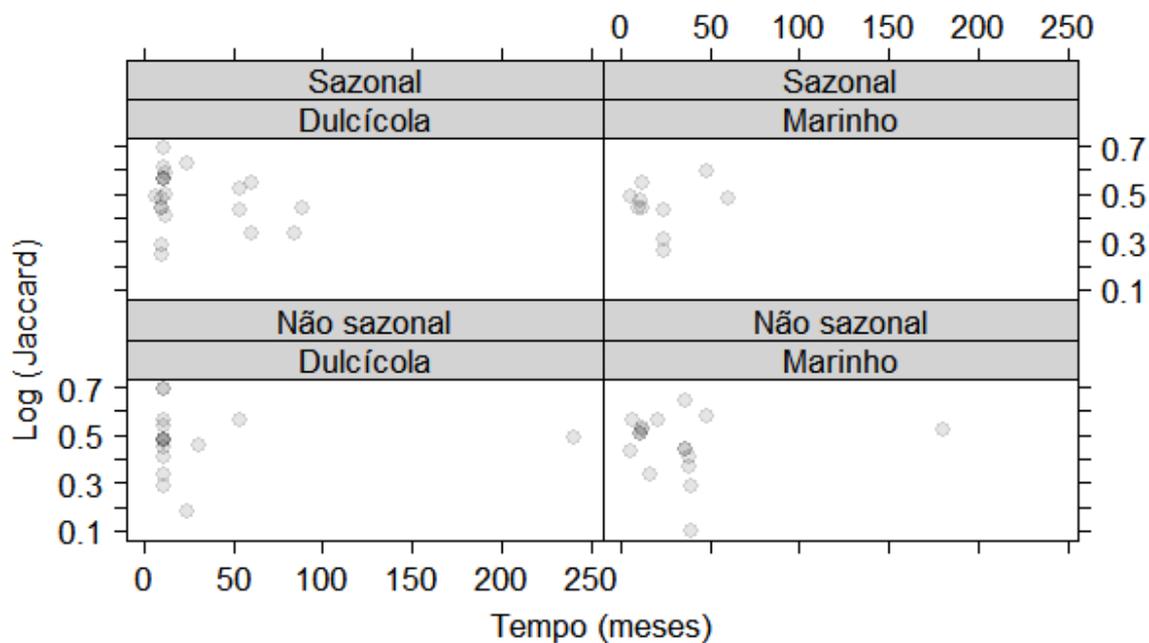


Figura 3. Influência da distância temporal sobre a similaridade (Jaccard) da composição de comunidades parasitárias de peixes, em ambientes sazonais e não sazonais e habitats marinhos e dulcícolas. Os pontos representam as diferentes espécies de hospedeiros ou a mesma espécie em localidades distintas. Pontos mais escuros indicam onde há sobreposição de espécies ou localidade.

Por outro lado, o tempo e o tipo de habitat, constituíram o modelo que melhor contribuiu para explicar a variação na similaridade da estrutura das comunidades parasitárias (Tabela 3). O tempo esteve presente nos principais modelos (Tabela 3), sendo assim a variável mais importante. Desta forma, a estrutura das comunidades de parasitos temporalmente próximas foram mais similares do que as comunidades temporalmente distantes em ambos os ambientes e habitats (Figura 4).

Em relação ao tipo de habitat, a variação na similaridade na estrutura das comunidades de parasitos no decorrer do tempo, foi diferente entre áreas marinhas e dulcícolas, de modo que em habitats dulcícolas a estrutura da comunidade parasitária tende a variar mais do que em habitats marinhos (Tabela 1; Figura 4).

Pelo fato do tipo de ambiente não fazer parte dos principais modelos selecionados pelo método de AIC (Tabela 2; Tabela 3), a similaridade na composição e na estrutura das comunidades de parasitos foi independente do tipo de ambiente, ocorrendo de modo similar tanto em ambiente sazonal como não sazonal em ambos os tipos de habitats. Do mesmo modo, a riqueza de espécies de parasitos não diferiu entre os ambientes sazonais e não sazonais, tanto em habitat marinho como dulcícola (Tabela 4; Figura 5).

Discussão

No presente estudo, evidenciou-se a carência de pesquisas parasitológicas replicadas no tempo. Com base em dados disponíveis na literatura, mostrou-se que a similaridade entre a estrutura das comunidades parasitárias diminui com o aumento da distância temporal entre elas, porém, a similaridade entre a composição destas comunidades parece não seguir o mesmo padrão. Além disso, é possível observar que a similaridade entre as comunidades de parasitos e a riqueza de espécies não é influenciada pelo tipo de ambiente (sazonal e não sazonal) e habitat (marinho e dulcícola).

Tabela 3. Critério de informação de Akaike's (AIC) baseado no modelo linear generalizado (GLM), utilizando como variável resposta à similaridade (índice de Bray-Curtis) da estrutura das comunidades parasitárias de peixes.

Modelos	AIC	Δ AIC	Peso	Acumulado
(Intercepto)+ Tempo+habitat	-169,5331	0,0000	0,2724	0,2724
(Intercepto)+tempo	-169,3756	0,1575	0,2518	0,5243
(Intercepto)+ Tempo*habitat	-167,9684	1,5747	0,1239	0,6483
(Intercepto)+tempo+ambiente+habitat	-167,5844	1,9486	0,1028	0,7511
(Intercepto)+tempo+ambiente	-167,4066	2,1364	0,0940	0,8452
(Intercepto)+tempo*ambiente*habitat	-166,9819	2,5511	0,0760	0,9113
(Intercepto)+tempo*ambiente	-166,8839	2,6491	0,0724	0,9938
(Intercepto)+ambiente*habitat	-160,4176	9,1154	0,0028	0,9966
(Intercepto)	-159,1936	10,0339	0,0015	0,9982
(Intercepto)+habitat	-158,000	11,5326	0,0008	0,9990
(Intercepto)+ambiente	-157,2539	12,2791	0,0005	0,9991
(Intercepto)+ambiente+habitat	-156,0545	13,4785	0,0003	1,0000

Δ AIC = Variância do AIC.

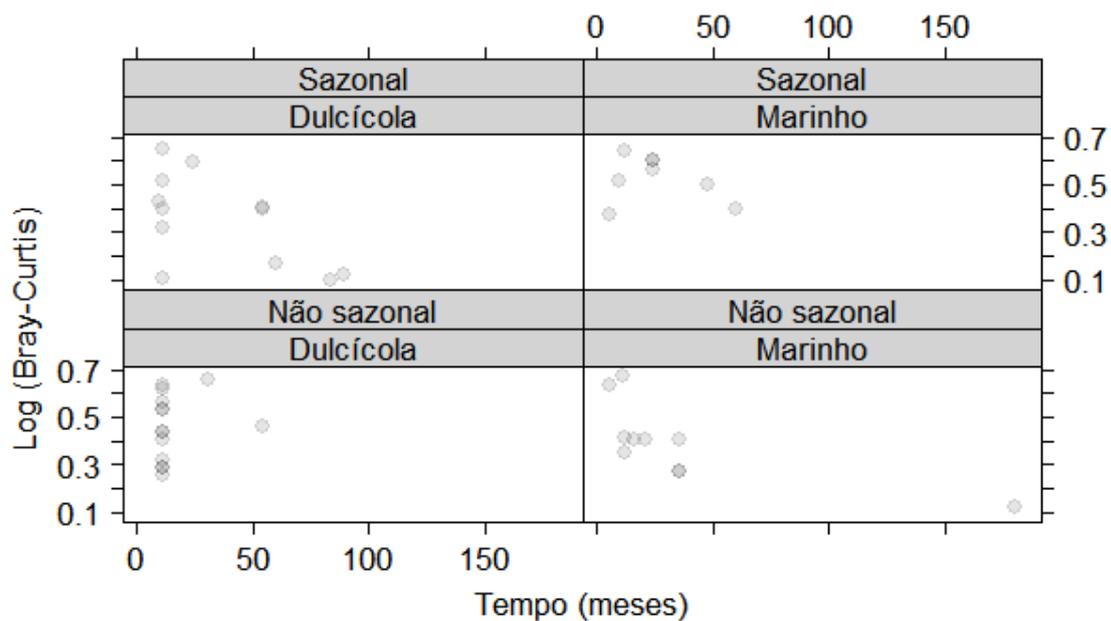


Figura 4. Influência da distância de tempo sobre a similaridade (Bray-Curtis) da estrutura de comunidades parasitárias de peixes, em ambientes sazonais e não sazonais e habitats marinhos e dulcícolas. Os pontos representam as diferentes espécies de hospedeiros ou a mesma espécie em localidades distintas. Pontos mais escuros indicam onde há sobreposição de espécies ou localidade.

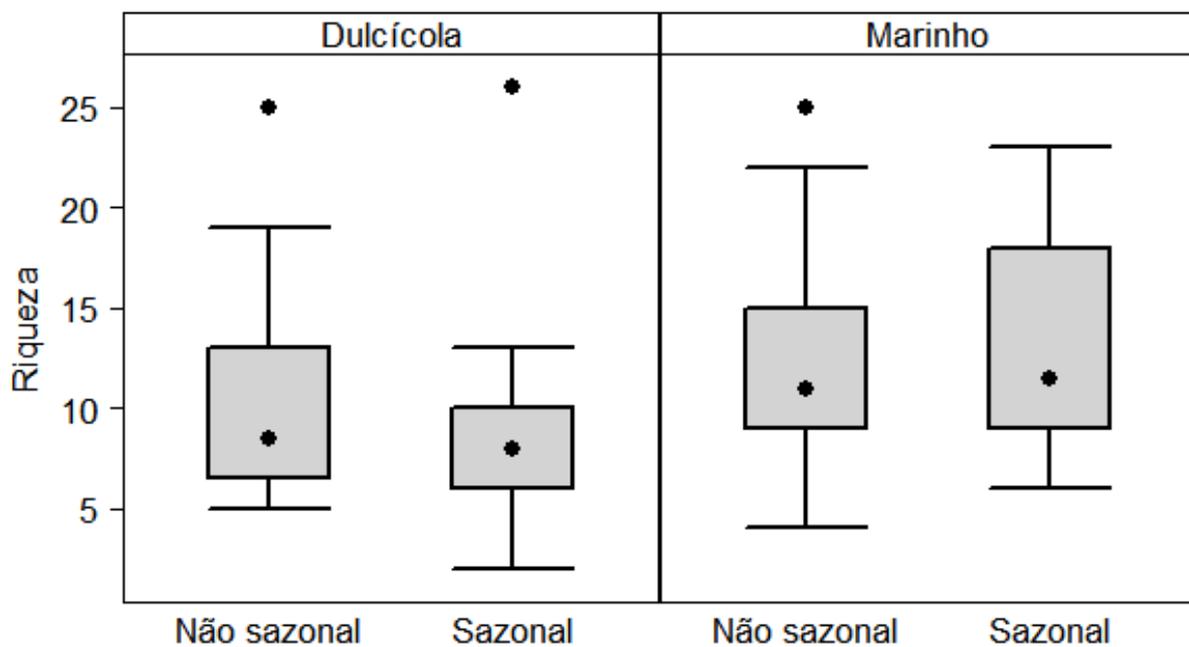


Figura 5. Boxplot da riqueza parasitária de peixes, de habitats marinhos e dulcícolas em ambientes sazonais e não sazonais. Os pontos dentro dos quadrados representam a mediana, a porção superior e inferior dos quadrados refere-se ao terceiro quartil e primeiro quartil respectivamente. As linhas superiores e inferiores dos quadrados representam os valores máximos e mínimos. Os pontos acima das linhas superiores são os valores discrepantes.

Pesquisas com comunidades parasitárias em uma mesma espécie de hospedeiro, em mais de um momento do tempo, só vêm sendo desenvolvidas recentemente (González & Poulin 2005a, Braicovich & Timi 2010, Carvalho & Luque 2011, Costa-Pereira et al. 2013). Porém, a maioria destes estudos foi realizada em um curto prazo (Kennedy 2009), como foi demonstrado em nossos resultados. Deste modo, informações sobre os padrões temporais das comunidades parasitárias ainda são escassos. Segundo Timi & Poulin (2003), a similaridade entre as comunidades de parasitos pode diminuir ao longo de qualquer dimensão que as separam. Entretanto, essa abordagem tem sido investigada principalmente no contexto geográfico (distance decay) (Poulin 2003, Oliva & González 2005, Pérez-del-Olmo et al. 2009, Thieltges et al. 2009, Timi et al. 2010a), de modo que sua aplicação em escala temporal, ainda é, relativamente, pouco explorada.

O decaimento temporal na estrutura das comunidades parasitárias é reflexo da variação na disponibilidade de hospedeiros definitivos, intermediários e/ou paratênicos, bem como das formas infectantes disponíveis no ambiente. Em ambientes não sazonais, o habitat dos hospedeiros tende a variar de modo semelhante entre períodos mais próximos temporalmente (Muñoz & Delorme 2011). Porém à medida que a escala temporal é ampliada, também há um aumento nas modificações que ocorrem no habitat e na probabilidade de eventos estocásticos. O mesmo ocorre em ambientes sazonais, contudo, as variações periódicas que ocorrem neste tipo de ambiente, por mais que sejam previsíveis, ocorrem em intensidades diferentes de estação para estação, e de ano para ano, muitas vezes devido às mudanças climáticas (Trenberth 2011, Dominguez et al 2012, Yan et al. 2013). Essas alterações ambientais refletem na disponibilidade de recursos, distribuição dos organismos, no tamanho das populações e na presença ou

ausência de espécies, bem como na estrutura (abundância e riqueza) das comunidades de parasitos.

O fato da maioria dos trabalhos analisados ter desenvolvido seus estudos em curtas escalas temporais pode ter influenciado o resultado de que a similaridade na composição das comunidades parasitárias não sofre um decaimento temporal. Todavia, alguns estudos têm mostrado a ausência de variações nas comunidades parasitárias ao longo do tempo (González & Poulin 2005a, Braicovich & Timi 2010), o que respalda nosso resultado.

O “pool” de espécies de parasitos disponíveis no ambiente parece não mudar a ponto de promover uma dissimilaridade temporal na composição de espécies com o passar do tempo. O decaimento temporal não foi observado mesmo em ambientes sazonais, onde os parasitos estão sujeitos a periódicas variações que podem influenciar na sua biologia e ecologia (Heckman 1994, Takemoto et al. 2009, Costa-Pereira et al. 2013). Nesse tipo de ambiente, aparentemente o intervalo de tempo e a frequência em que as variações no ambiente ocorrem (em algumas regiões estações que duram cerca de três meses e outras com seis ou mais meses) não é suficiente para promover um decaimento temporal na similaridade da composição de espécies de parasitos. Deste modo, tanto em ambientes sazonais como os não sazonais, com o passar do tempo, há poucas espécies de parasitos sendo excluídas das populações de hospedeiros, pois elas estão bem adaptadas às oscilações das variáveis ambientais, e poucas espécies de parasitos colonizando novos hospedeiros, uma vez que para isso elas têm que estar adaptadas as variações que ocorrem no ambiente e aptas a se manter na nova espécies de hospedeiro (Poulin 2007).

Apesar das variações ambientais serem um dos principais mecanismos que levam à diferenciação das faunas parasitárias (Kennedy 2009), os hospedeiros são parte

importante no meio ambiente do parasito e sua maior fonte de pressão seletiva (Poulin 2007). Desta forma, os fatores associados aos hospedeiros podem estar desempenhando um papel fundamental na manutenção da composição parasitária ao longo do tempo. Por mais que a composição das comunidades parasitárias seja determinada pelo “pool” de espécies disponíveis no ambiente, a maior riqueza pode estar mais relacionada às espécies de peixes estudadas, do que ao tipo de ambiente. Independente do habitat do hospedeiro sofrer ou não variação sazonal, as características biológicas e ecológicas dos peixes, tais como dieta e capacidade de locomoção (vagilidade), assim como o tamanho do corpo, amplitude da área geográfica, latitude e densidade das populações de hospedeiros, são os principais mecanismos associados a uma maior riqueza de espécies de parasitos (Poulin 1997, Zelmer 2014, Kamiya et al. 2014).

Um outro ponto que reforça a importância das características dos hospedeiros, é a sua capacidade de deslocamento e resistência às alterações que ocorrem em seu meio. As oscilações temporais das variáveis ambientais podem afetar de modos distintos as formas infectantes de parasitos, regulando a sobrevivência e o sucesso de transmissão das formas infectantes (Pietroock & Marcogliese 2003). Por exemplo, para muitos parasitos, os estágios infectantes liberados no meio ambiente são vulneráveis à variação de temperatura e precipitação, antes de encontrar novos hospedeiros (Altizer et al. 2006), promovendo assim uma redução na diversidade parasitária local. Porém os hospedeiros que estão presentes em mais de um período/estação (seca e cheia, outono e inverno, por exemplo), por persistir e sobreviver e/ou por realizarem migração para outras áreas (podendo retornar ao local de origem quando as condições estiverem favoráveis), podem carregar diferentes formas parasitárias, que variam desde cistos a indivíduos em estágio adulto. Desta maneira, as espécies de parasitos podem persistir no ambiente em mais de um momento no tempo. Essa dinâmica também pode justificar o

fato de que similaridade (na composição e estrutura) entre as comunidades de parasitos em períodos de tempo, assim como a riqueza de espécies em ambientes com variação sazonal não diminua ao longo do tempo.

Neste estudo não houve diferença na riqueza de espécies de parasitos entre ambientes sazonais e não sazonais em ambos os tipos habitats. Este resultado é interessante por trazer uma perspectiva da riqueza parasitária em escala global, no entanto, é precipitado afirmar que não há diferença entre a riqueza de espécies entre esses dois tipos de ambientes. Por se tratar de um trabalho que engloba dados de diferentes partes do mundo, dentro de um mesmo tipo de habitat e ambiente, há regiões de maior e menor riqueza de espécies de parasitos, fato que pode enviesar os resultados encontrados. Isso pode ocorrer pelas diferenças no esforço de estudo entre as regiões (Luque & Poulin 2007) como ambientes tropicais (conhecidos pela alta diversidade) que ainda são pouco estudados em comparação com ambientes temperados (Violante-González et al. 2008). As diferenças ambientais e latitudinais entre as regiões também pode ter influenciado estes resultados, tais como em águas doce com variações sazonais. Nesses ambientes, em determinadas localidades as estações se diferenciam umas das outras principalmente pela variável de temperatura da água (ex: verão e inverno), já em outras regiões, há pronunciadas variações ambientais que marcam acentuadamente as estações (estação seca e cheia).

Os resultados quanto à ausência de diferença na riqueza de espécies entre ambiente marinho e dulcícola é respaldado por Luque & Poulin (2007), em um estudo realizado em regiões da América Latina e Caribe. Essa ausência de diferença na riqueza parasitária tanto em ambientes sazonais e não sazonais, como em habitats marinhos e de água doce, nos intriga quanto a seguinte questão: será que realmente não há diferença na

riqueza parasitária entre esses ambientes ou estes resultados são enviesados pela escassez de estudos em muitas regiões?

Em conclusão, foram relatados que estudos parasitológicos realizados em escalas temporais ainda são escassos, principalmente trabalhos desenvolvidos em períodos superiores a doze meses. A similaridade da estrutura das comunidades de parasitos sofre um decaimento temporal, no entanto apesar das evidências de que a diferenciação das comunidades parasitárias está associada às variações que ocorrem no ambiente, as alterações no habitat dos hospedeiros ao longo do tempo aparentemente não têm levado à dissimilaridade na composição das comunidades parasitárias. Mesmo oscilando periodicamente, em ambientes sazonais, as comunidades parasitárias não foram menos similares entre períodos de tempo quando comparadas com ambientes não sazonais. Da mesma forma, a riqueza de espécies de parasitos não diferiu entre esses dois tipos de ambientes (sazonais/não sazonais). Desta maneira, o presente trabalho apresenta evidências de que a estrutura das comunidades parasitárias se torna menos similar entre si com o passar do tempo, porém, a composição dessas comunidades parece não variar de modo previsível ao longo do tempo, e que outros componentes (como os fatores do hospedeiro e propriedades particulares de cada habitat) podem influenciar nesse resultado.

Capítulo 2

Decaimento temporal e organização de comunidades parasitárias em uma lagoa de planície de inundação

Resumo: Compreender e prever a variação da composição e da estrutura das comunidades biológicas no espaço e no tempo é uma das principais questões em ecologia. O presente trabalho busca descrever a comunidade parasitária de *Psectrogaster curviventris* (Characiformes: Curimatidae) e verificar como a estrutura e a composição dessa comunidade se comporta ao longo do tempo. Foram testadas as seguintes hipóteses: 1) a estrutura de comunidades parasitárias de *P. curviventris* mais próximas temporalmente são mais similares do que as mais distantes; 2) As espécies de parasitos estão organizadas de modo aninhado entre os hospedeiros e este padrão se mantém ao longo do tempo. Foram realizadas quatro campanhas de coletas, nas quais, três foram realizadas em estações secas (2009, 2010 e 2013) e uma na estação cheia (2014) no Pantanal do Mato Grosso do Sul. Os descritores populacionais (prevalência e abundância) e comunitários do parasitismo (riqueza, diversidade e uniformidade média) foram calculados para cada infracomunidade de todas as estações amostradas. Uma Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA), seguida de contrastes múltiplos entre os grupos e uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) foram utilizados para verificar se a estrutura da comunidade parasitária variou entre as secas amostradas e se as secas mais próximas são mais similares do que a mais distante. Para verificar se a composição de espécies parasitárias está distribuída de forma aninhada, um modelo nulo foi executado para cada estação. A hipótese 1 foi corroborada, porém, as espécies de parasitos não estavam distribuídas de forma aninhada em nenhuma estação amostrada. A comunidade parasitária de *P. curviventris* foi caracterizada por apresentar uma maior riqueza de Monogenea e uma maior abundância das metacercárias. Além disso, a estrutura

da comunidade parasitária mostrou-se variável entre as estações secas e a distribuição não aninhada da composição de espécies se manteve no tempo.

Palavras-chave: Composição; Estrutura; Peixes; Pantanal

Temporal decay and organization of parasites communities in a floodplain lagoon

Abstract: Understand and predict the variation of biological communities in space and time are one of the main questions in ecology. This study aimed to describe the parasite communities of *Psectrogaster curviventris* (Characiformes: Curimatidae) and verify how the structure and composition of these communities behave over time. The following hypotheses were tested: 1) The similarity of the structure of parasite communities of *P. curviventris* decay along time; 2) Species of parasites are organized of nested form between the hosts and this pattern remains over time. Four samples were carried out, where three were performed in the dry season (2009, 2010 e 2013) and one in the flood season (2014) in the Pantanal, Mato Grosso do Sul. The population descriptors (prevalence and abundance) and community descriptors of parasitism (richness, diversity and uniformity mean) were calculated for each infracommunity in all sampled seasons. A Permutational Multivariate Analysis (PERMANOVA), followed by multiple contrasts, and a nonmetric multidimensional scaling (NMDS) was utilized to verify if the structure of parasites communities vary between dry seasons and if dry seasons closer in time are more similar than those more distant. A null model was performed for each season sample to verify if the composition of parasites species is organized by nested form. The hypothesis 1 was corroborated, but the parasites species were not organized by a nested form. The parasite community of *P. curviventris* was characterized by a greater richness of Monogenea and a greater abundance of metacercariae. In addition, the structure of parasite communities varied between dry seasons and the distribution non-nestedness of species composition remained on time.

Key words: Composition; Structure; Fish; Pantanal

Introdução

Comunidades ecológicas são moldadas por mecanismos que variam no tempo (Giacomini 2005). Compreender e prever a variação na composição das comunidades bem como sua estrutura tanto no espaço como no tempo é uma das questões fundamentais em ecologia (Chesson 2000, Gaston 2003, Arrington et al. 2005). Um padrão comumente observado em comunidades naturais é que a similaridade diminui à medida que aumenta a distância espacial entre elas (Soininen et al. 2007), processo chamado de decaimento de distância (Distance Decay). Apesar do decaimento da distância ser bem conhecido e testado no contexto geográfico (Nekola & White 1999, Duque et al. 2009, Wetzel et al. 2012), a similaridade entre as comunidades pode diminuir com o aumento da distância ao longo de qualquer dimensão que caracterize alguma forma de separação entre as comunidades (Timi et al. 2010b). Portanto, a composição e estrutura das comunidades mais distantes temporalmente pode ser menos similar do que aquelas temporalmente próximas.

A variação na composição de espécies, tanto no tempo como no espaço, também pode refletir no padrão de organização aninhada das comunidades (Granado-Lorencio et al. 2012). O aninhamento ocorre quando comunidades de habitats pobres em espécies constituem um subconjunto das comunidades mais ricas (Atmar & Pettersom 1993), o que tem sido encontrado em diversos grupos de organismos, como aves, pequenos mamíferos, plantas e até mesmo parasitos (Conroy et al. 1999, Brunn & Moen 2003, Vidal-Martínez & Poulin 2003, Winter et al. 2006). O conceito de aninhamento tem sido utilizado tanto para indicar a distribuição na composição de espécies, como para avaliar a ocorrência de interações na estrutura de comunidades (Almeida- Neto et al. 2007), sendo aplicado em comunidades de ambientes insulares e em metacomunidades (Almeida- Neto et al. 2007, Granado-Lorencio et al. 2012). Apesar dos esforços para

entender o padrão aninhado das comunidades, poucos trabalhos replicaram seus resultados ao longo do tempo.

Para que as comunidades ecológicas variem no decorrer do tempo, é necessário principalmente que as condições, recursos e/ou as interações biológicas entre os organismos também variem. Assim, a variação das comunidades está estritamente relacionada com as variáveis ambientais, uma vez que estas também influenciam nos fatores bióticos (Menge & Olson 1990). Áreas susceptíveis a inundações periódicas são interessantes sistemas de estudos de dinâmicas de estruturação de comunidades em escala temporal, uma vez que, sazonalmente, o pulso de inundação promove pronunciadas variações ambientais atuando tanto em características abióticas, quanto nas interações bióticas (Junk et al. 1989, Heckman 1994, Junk et al. 2006). Durante o período de cheia, com o aumento das chuvas, há um aumento do nível d'água dos rios, causando inundação das áreas adjacentes. Esse processo de inundação proporciona uma conexão temporária entre as lagoas perenes, antes isoladas na estação seca e também promove a conexão dessas lagoas aos rios. Com o início da seca seguinte, ocorre uma redução do nível dos rios e as águas da planície inundada regridem, formando novamente lagoas isoladas na planície (Fernandes 1997, Junk et al. 1989).

As inundações sazonais, na planície de inundação influenciam a biologia e a ecologia de diversos organismos, dentre eles, os parasitos (Thomas et al. 1997). Comunidades parasitárias são afetadas pelo pulso de inundação devido às alterações nos parâmetros físico-químicos da água, a variação na disponibilidade de formas infectantes e também a disponibilidade de hospedeiros (Heckman 1994, Fernandes 1997, Thomas et al. 1997, Violante-González et al. 2009). Neste contexto, a dinâmica hidrológica nas planícies de inundação pode justificar a presença ou a ausência de determinadas espécies de parasitos, assim como explicar alterações nas prevalências, riqueza e

diversidade das comunidades parasitárias (Pavanelli et al. 2004, Takemoto et al. 2009). Desta maneira, a cada ciclo hidrológico de seca-cheia-seca podem ocorrer variações temporais na composição e estrutura das comunidades parasitárias (Violante-González et al. 2008, Costa-Pereira et al. 2013, Neves et al. 2013).

No entanto, informações sobre os padrões ecológicos das comunidades de parasitos ainda são escassas (Valtonen et al. 2001), principalmente referentes a padrões temporais. Apesar de muitos trabalhos terem avaliado se a similaridade na composição de espécie de parasitos decai no espaço geográfico (Poulin 2003, Poulin 2009, Oliva & González 2005, Thieltges et al. 2009, Timi et al. 2010a), a similaridade temporal das comunidades parasitárias tem sido pouco estudada. Recentemente, alguns trabalhos que analisaram a estrutura de comunidades parasitárias na mesma espécie de hospedeiro ao longo do tempo encontraram resultados controversos (González & Poulin 2005a, Iannaccone et al. 2010, Braicovich & Timi 2010, Costa-Pereira et al. 2013, Neves et al. 2013). Para alguns hospedeiros, as comunidades de parasitos se repetiram no tempo (González & Poulin 2005b, Karvonen et al. 2005, Braicovich & Timi 2010), enquanto que em outros ela é altamente variável e imprevisível (Garcías et al. 2001, Olson et al. 2004, Iannaccone et al. 2010).

A probabilidade de variação no padrão de organização aninhado das comunidades parasitárias também tem sido negligenciada em escala temporal (Vidal-Martínez & Poulin, 2003). Comunidades parasitárias apresentam propriedades similares às de metacomunidades, com espécies interagindo dentro dos hospedeiros e se dispersando entre eles (Leibold et al. 2004, Poulin & Morand 2004). Desta forma, existe uma expectativa baseada na teoria de metacomunidades (Leibold et al. 2004) de que comunidades parasitárias também possam apresentar distribuição aninhada. Para esses organismos, o aninhamento ocorre quando espécies de parasitos de infracomunidades

pobres representam um subconjunto não-aleatório das infracomunidades mais ricas em espécies (Poulin & Valtonen 2001). Esse padrão de organização tem sido encontrado em algumas comunidades, principalmente de ectoparasitos (Rohde et al. 1998, Carney & Dick 2000, González & Poulin 2005a, Poulin & Valtonen 2001, Timi & Poulin 2003), enquanto que, alguns estudos não encontraram nenhum padrão aninhado na composição das comunidades parasitárias analisadas (Kennedy 2009). Entretanto, pouca atenção tem sido dada para a possibilidade de que os padrões aninhados encontrados, em vez de serem características intrínsecas das comunidades de parasitos estudadas, sejam na verdade características particulares de algumas comunidades em um dado período no tempo (Vidal-Martínez & Poulin 2003, González & Poulin 2005b). Isto pode ser especialmente verdade para ambientes altamente variáveis no tempo, como as planícies de inundação de rios tropicais. As marcantes alterações ambientais que ocorrem a cada ciclo hidrológico, além de proporcionar alterações na composição das comunidades parasitárias, também podem influenciar nos mecanismos responsáveis pelo aninhamento nessas comunidades, tais como o tamanho, dieta e vagilidade dos hospedeiros (Junk et al. 1989, Winemiller & Jepsen 1998, Monaco & Resende 2012). Conseqüentemente podendo refletir na maneira de como as espécies de parasitos estão distribuídas dentro dos hospedeiros. No entanto, até onde se sabe, trabalhos com abordagem de aninhamento e que replicam seus resultados no tempo, ainda são escassos nessas regiões.

Estudos taxonômicos e ecológicos sobre parasitos em áreas da planície de inundação do Pantanal também são escassos, assim como estudos ictioparasitológicos (Ceccarelli et al. 2006). Dentre as espécies de peixes existentes no Pantanal, as quais não existem relatos sobre a fauna parasitária, está *Psectrogaster curviventris* (Characiformes: Curimatidae), popularmente conhecida como sairú-cascudo. Esta

espécie apresenta em média 17 cm de comprimento padrão e é tipicamente detritívoro e bentônico (Pereira & Resende 1997, Britski et al 2007).

Este estudo busca descrever a comunidade parasitária de *P. curviventris* (Characiformes: Curimatidae) e verificar como a estrutura e a composição dessas comunidades varia ao longo do tempo. As seguintes hipóteses foram testadas: 1) A estrutura das comunidades parasitárias de *P. curviventris* mais próximas temporalmente são mais similares do que as mais distantes, e 2) As espécies de parasitos estão organizadas de modo aninhado entre os hospedeiros e este padrão se mantém ao longo do tempo.

Métodos

Área de estudo

As coletas dos hospedeiros foram realizadas na Baía da Medalha, localizada próximo à Base de estudos do Pantanal (19°34'36" S; 57°01'06" W) da Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), microrregião do Pantanal Miranda-Abobral, município de Corumbá no estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. A Baía da Medalha é uma lagoa perene com área aproximada de 6 ha na estação seca. Neste período, a lagoa se comporta como um sistema fechado, ficando isolada na planície de inundação. Na estação cheia, há um aumento gradual do nível da água do rio Miranda, em decorrência das precipitações locais e das chuvas pronunciadas no Pantanal norte. Quando o nível do rio Miranda ultrapassa 2,48 m (régua linimétrica da Base de Estudos do Pantanal da UFMS), a água começa a extravasar por vazantes, proporcionando uma conexão temporária entre a Baía da Medalha com o rio Miranda (Figura 1). Após a vazante, período em que o nível d'água do rio começa a baixar, a lagoa fica novamente isolada



Figura 1. Vista de satélite da Baía da Medalha durante a estação seca no Pantanal de Mato Grosso do Sul. Estrela branca indica a Baía da Medalha e as setas brancas indicam as vazantes por onde, com o aumento do nível da água do rio Miranda, o rio se conecta sazonalmente à baía. Imagem adaptada do Google Earth.

na planície e readquire as características de um sistema fechado. (Costa-Pereira et al. 2013, Saulino & Trivinho-Strixino 2014).

Tradicionalmente na literatura, o Pantanal é descrito por apresentar duas estações bem definidas, uma estação seca ocorrendo de maio a setembro e a cheia de outubro a maio (Junk et al. 2011). No entanto, existem anos atípicos em que as estações secas e cheias não ocorrem nos períodos previsíveis (Figura 2). Desta maneira, foi considerado como estação seca quando a Baía da Medalha estava isolada na planície e como estação cheia quando a baía estava conectada com o rio Miranda.

Coleta dos hospedeiros e processamento dos parasitos

Quatro campanhas de amostragem foram realizadas na Baía da Medalha: as estações secas foram amostradas em julho de 2009 (neste trabalho chamada de seca 1), setembro de 2010 (seca 2) e dezembro de 2013 (seca 3) e a estação cheia amostrada em agosto de 2014 (cheia). A altura linimétrica do rio Miranda nos meses de amostragem dos hospedeiros está disponível na figura 3. Os peixes foram coletados por meio de tarrafas (1,5 a 2 cm entre nós), e, em seguida, eutanasiados por imersão em 2-fenoxietanol 1,8 mg/L. Adicionalmente, os espécimes capturados foram medidos quanto ao seu comprimento padrão (CP, precisão de $\pm 0,02\text{mm}$).

Os peixes foram identificados de acordo com Britski et al. (2007). No total, foram coletados 181 espécimes de *P. curviventris* (seca 1 n=44, seca 2 n=34, seca 3 n=48 e cheia n=55). Os hospedeiros tiveram a superfície do corpo, raios das nadadeiras, narinas, orofaringe e todos os órgãos e cavidade do corpo examinados para amostragem dos ectoparasitos e endoparasitos. Os procedimentos de triagem, processamento e preservação dos parasitos foram conduzidos segundo Eiras et al. (2006).

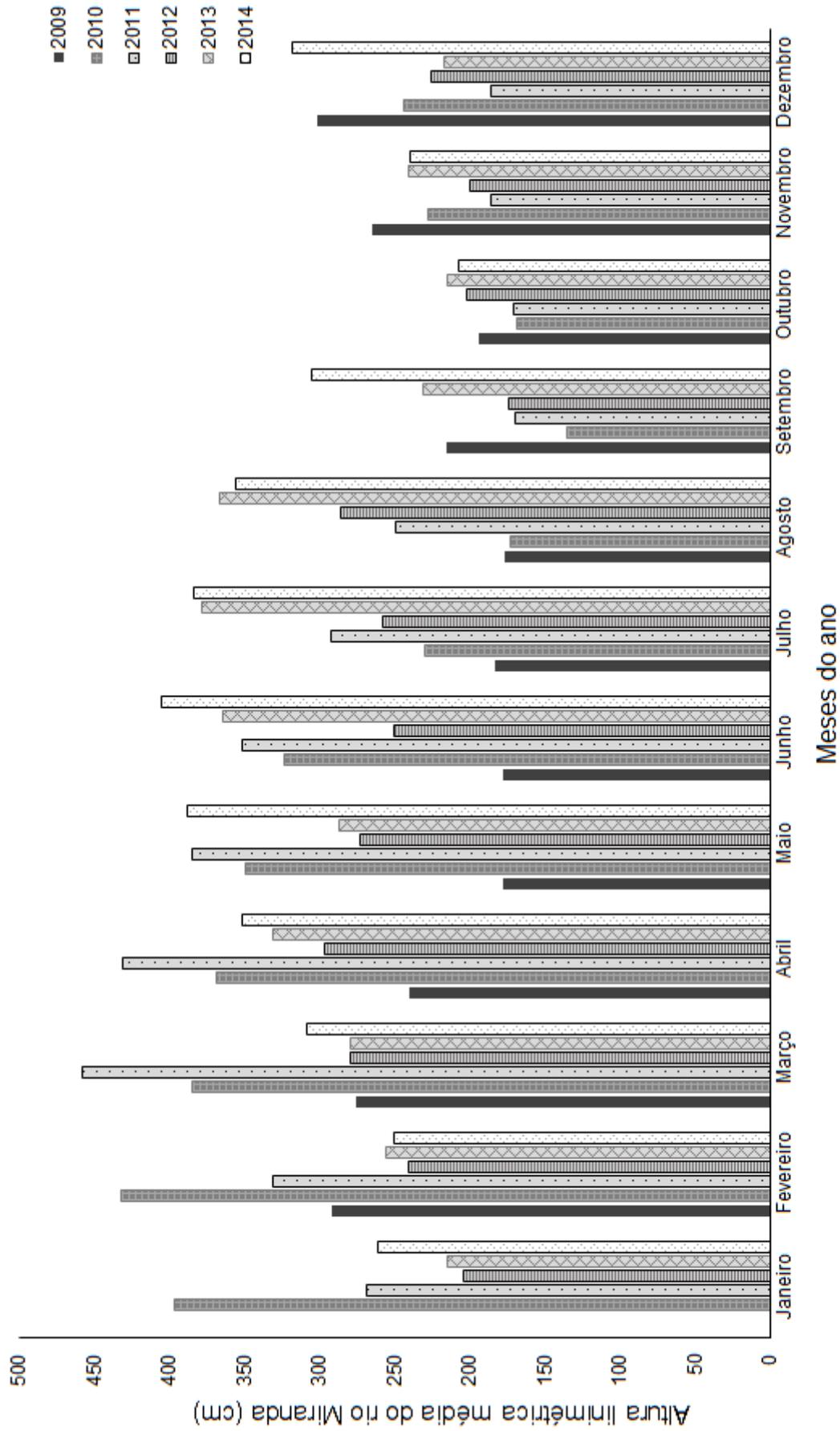


Figura 2. Altura limnética do rio Miranda, Pantanal de Mato Grosso do sul, entre 2009 e 2014.

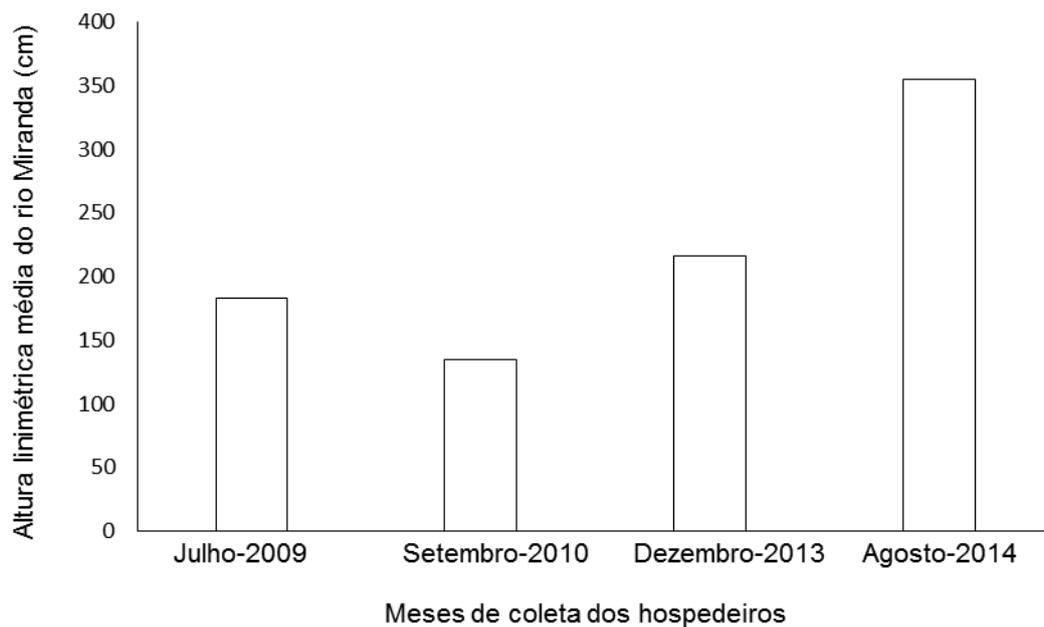


Figura 3. Altura linimétrica do rio Miranda, Pantanal de Mato Grosso do Sul, nos meses de coleta do *Psectrogaster curviventris*. Em junho-2009, setembro-2010 e dezembro-2014 o rio Miranda estava desconectado da Baía da Medalha. Em agosto, a baía estava conectada com o rio.

Análise dos dados

A prevalência e a abundância foram calculadas para cada morfoespécie de parasito amostrada em cada estação (Bush et al. 1997). Também foram calculados os descritores comunitários do parasitismo (riqueza, diversidade e uniformidade média) e o índice de dominância numérica de Berger-Parker (Magurran 2004). A diversidade e uniformidade parasitária de cada infracomunidade foram calculadas pelo índice de diversidade de Brillouin (H) e o índice de uniformidade de Brillouin (J). Para verificar se os descritores comunitários e o índice de dominância de Berger-Parker variaram entre as estações amostradas, foi realizado um teste de Kruskal-Wallis seguido de uma comparação par – a – par de grupos pelo método de Dunn.

Similaridade temporal

Foram utilizados 126 espécimes de *P. curviventris* referentes às três secas amostradas. Como as estações de seca e cheia são marcadamente distintas, não foi incluída a amostragem na cheia para os cálculos da similaridade temporal, a fim de eliminar o efeito da estação e manter apenas o efeito desejado do tempo. Nós utilizamos uma Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA) (Anderson 2006), baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis, para testar se existe variação na estrutura das comunidades parasitárias entre as estações secas. Posteriormente, foram realizados contrastes múltiplos entre os grupos para comparar a estrutura das comunidades entre as estações. Para estas análises, foi utilizado o programa estatístico MULTIV (Pillar 2007).

Os espécimes de *P. curviventris* foram ordenados de acordo com a sua estrutura comunitária de parasitos, utilizando uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). A análise foi realizada através dos dois primeiros eixos, utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis e a abundância das espécies de

parasitos, transformadas em raiz quadrada. Também foi realizada uma análise de espécies indicadoras para verificar quais espécies de parasitos foram responsáveis pela possível diferenciação das comunidades parasitárias entre as estações secas. O NMDS e a análise indicadora de espécies foram realizadas, respectivamente, por meio dos pacotes Vegan (Oksanen et al. 2015) e *indicspecies* (função *IndVal*) (Caceres & Legendre 2009) do programa estatístico R (versão 3.1.2).

Aninhamento

O tamanho dos hospedeiros é um dos principais mecanismos responsáveis pelo aninhamento em comunidades parasitárias (Zelmer 2014). Por essa razão, as seguintes análises foram realizadas: para verificar se o CP dos indivíduos de *P. curviventris* variou entre as estações amostradas foi utilizada análise de variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey. A correlação entre a riqueza e os demais descritores comunitários do parasitismo com o CP dos hospedeiros, de todas as estações, foi testada por meio do coeficiente de correlação por postos de Spearman (r_s).

Uma matriz de presença e ausência (linhas = indivíduos de peixes e colunas = espécies de parasitos) foi criada para cada comunidade componente das estações secas e da cheia. Adicionalmente o grau de aninhamento dessas matrizes foi obtido por meio da métrica NODF (Almeida-Neto et al. 2007, 2008). Para observar se o NODF das comunidades componentes difere do observado ao acaso, foi gerado um modelo nulo a partir de 999 aleatorizações. Caso o NODF do valor observado seja maior do que o gerado pelo modelo nulo, as comunidades parasitárias foram consideradas aninhadas. O cálculo do NODF ('*nestednodf*') (Oksanen et al. 2015) e do modelo nulo foram realizados por meio da função "*oecosimu*" e do algoritmo *swap* (fixo-fixo), ambos do pacote Vegan do programa estatístico R (Oksanen et al. 2015). O algoritmo *swap* foi escolhido por ser

apontado como o algoritmo mais realista e conservador, além de oferecer uma menor probabilidade ao erro tipo I (Gotelli 2000).

Resultados

Dos 181 peixes amostrados, somente dois coletados na estação cheia não estavam parasitados. Um total de 14.253 espécimes de metazoários parasitos foi coletado e os espécimes classificados em quatro grandes grupos (Digenea, Monogenea, Nematoda e Copepoda) e em 27 morfoespécies (Tabela 1). Em todas as estações secas amostradas, *Diplostomulum* morfotipo I e *Neascus* sp. foram as morfoespécies mais prevalentes e abundantes. *Diplostomulum* morfotipo I e *Neascus* sp. também foram as mais abundantes na estação cheia, porém, *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 foram as espécies mais prevalentes (Tabela 1). Dentre todas as estações amostradas, a seca 1 obteve o maior índice de dominância, a seca 2 a maior abundância média, a seca 3 foi a estação com maior riqueza parasitária e mais diversa. A estação cheia foi a que apresentou maior uniformidade na distribuição de parasitos (Tabela 2). Todos os descritores e o índice de dominância de Berger-Parker variaram entre as estações amostradas (Tabela 2).

Similaridade temporal

A comunidade parasitária de *P. curviventris* variou entre as três secas amostradas ($p < 0,001$). Apesar de todas as estações secas divergirem quanto à estrutura das comunidades parasitárias ($p < 0,001$), o gráfico do NMDS (estresse = 0,19) revela que a seca 1 foi mais similar a seca 2 do que com a seca 3 (Figura 4) corroborando a nossa hipótese 1. A espécie de parasito que melhor contribuiu para diferenciação da seca 1 foi *Rhinoxenus* sp. 1 (0,543 $p < 0,001$) e na seca 2 foi *Miracetyma* sp. (0,31; $p = 0,025$). Para

Tabela 1. Descritores populacionais (P= prevalência, AM= abundância média, DP= desvio padrão) dos metazoários parasitos de *Psectrogaster curviventris* coletados em três estações secas e em uma cheia, na baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

Parasitas Sítio de infecção*	Seca 1		Seca 2		Seca 3		Cheia	
	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP
Digenea								
<i>Diplostomulum</i> morfotipo I BX	97,72	74,75±56,92	100	83,41±69,63	97,91	58,50±107	52,72	11,36±55
<i>Diplostomulum</i> morfotipo II BR	-	-	-	-	4,16	0,08±0,45	1,81	0,02±0,13
<i>Neascus</i> sp. OL, BX	93,18	11 ±12,63	100	26,61±12,63	100	35,67±17,15	53,36	6,41±16,69
Monogenea								
<i>Anacanthorus</i> sp. BR	-	-	-	-	-	-	10,09	0,11±0,31
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 1 BR	-	-	-	-	-	-	36,36	0,74±1,44
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 2 BR	-	-	-	-	-	-	5,45	0,05±0,22
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 3 BR	-	-	-	-	22,91	0,48±0,1,6	-	-
<i>Curvianchoratus</i> <i>singularis</i> BR	-	-	-	-	-	-	9,09	0,13±0,47
<i>Curvianchoratus</i> sp. 1 BR	-	-	-	-	43,75	0,62±0,86	16,36	2,24±0,60
<i>Curvianchoratus</i> sp. 2 BR	34,09	0,68±1,34	50	0,97±1,38	52,08	1,33±2,21	12,72	0,13±0,33
<i>Enallothecium</i> sp. 1 BR	-	-	-	-	2,08	0,02±0,14	-	-
<i>Rhinoxenus</i> sp. 1 BR	18,18	0,18±0,40	5,88	0,09±0,38	-	-	-	-
<i>Rhinoxenus</i> sp. 2 BR	-	-	-	-	-	-	20	0,20±0,40
<i>Urocleidoides</i> sp. 1 BR	81,81	2,48±2,46	79,41	1,79±1,63	87,5	4,71±4,45	80	3,61±3,58
<i>Urocleidoides</i> sp. 2 BR	-	-	-	-	10,41	0,15±0,46	78,18	3,18±3,15
<i>Urocleidoides</i> sp. 3 BR	-	-	-	-	2,08	0,02±0,14	-	-
<i>Urocleidoides</i> sp. 4 BR	-	-	-	-	2,08	0,02±0,14	-	-
<i>Urocleidoides</i> sp. 5 BR	-	-	-	-	-	-	10,09	1,14±0,44

*BR= brânquias, OL= olhos, BX= bexiga.

Continuação Tabela 1.

Parasitos Sítio de infecção*	Seca 1		Seca 2		Seca 3		Cheia	
	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP	P (%)	AM±DP
Nematoda								
<i>Contracaecum</i> sp.	2,27	0,04±0,30	2,94	0,03±0,17	-	-	-	-
<i>Cosmoxynema viannai</i>	-	-	-	-	18,75	0,21±0,50	20,09	0,70±1,13
<i>Cosmoxynemoides aguirrei</i>			2,94	0,03±0,17	8,33	0,12±0,48	21,81	0,5±1,08
<i>Ichthyouris</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1,81	0,04±0,26
Spirurida fam. gen. sp. 1 (larva)	-	-	-	-	2,08	0,02±0,14	-	-
Spirurida fam. gen. sp. 2 (larva)	-	-	-	-	6,12	0,06±0,24	-	-
ES								
<i>Travnema travnema</i>	-	-	-	-	2,08	0,08±0,57	1,81	0,02±0,13
ES, I								
Copepoda								
<i>Brasergasilus</i> sp.					4,16	0,04±0,20		
BR								
<i>Ergasilus</i> sp.	-	-	26,47	0,91±2,24	18,75	0,22±0,55	-	-
BR								
<i>Miracetyma</i> sp.	2,20	0,04±0,30	11,76	0,17±0,52	-	-		
BR								

*BR= brânquias, ES= estômago, I= intestino.

Tabela 2. Descritores comunitários do parasitismo de *Psectrogaster curviventris* coletados na baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul e o valor do teste de Kruskal-Wallis indicando as diferenças entre os descritores comunitários nas quatro estações amostradas.

Descritores	Seca 1	Seca 2	Seca 3	Cheia	H	p
Abundância média total	89,14±62,66	113,97±79,48	102,71±106,84	27,67±68,35		
Riqueza total	7	9	18	17		
Riqueza média	3,27±0,87 ^a	3,79±0,98 ^{ab}	4,81±1,33 ^c	4,61±1,75 ^{bc}	39,54	<0,001
Diversidade média (H)	0,20±0,08 ^a	0,29±0,07 ^b	0,87±0,23 ^c	0,92±0,32 ^c	76,95	<0,001
Uniformidade média (J)	0,43±0,18 ^a	0,53±0,13 ^{ab}	0,62±0,15 ^b	0,83±0,13 ^c	82,46	<0,001
Índice de dominância de Berguer-Parker	0,81 ± 0,15 ^a	0,70±0,11 ^a	0,55±0,13 ^b	0,48±0,15 ^b	83,55	<0,001

As letras distintas indicam diferenciação significativa entre os descritores comunitários pelo teste de Kruskal-Wallis (<0,005).

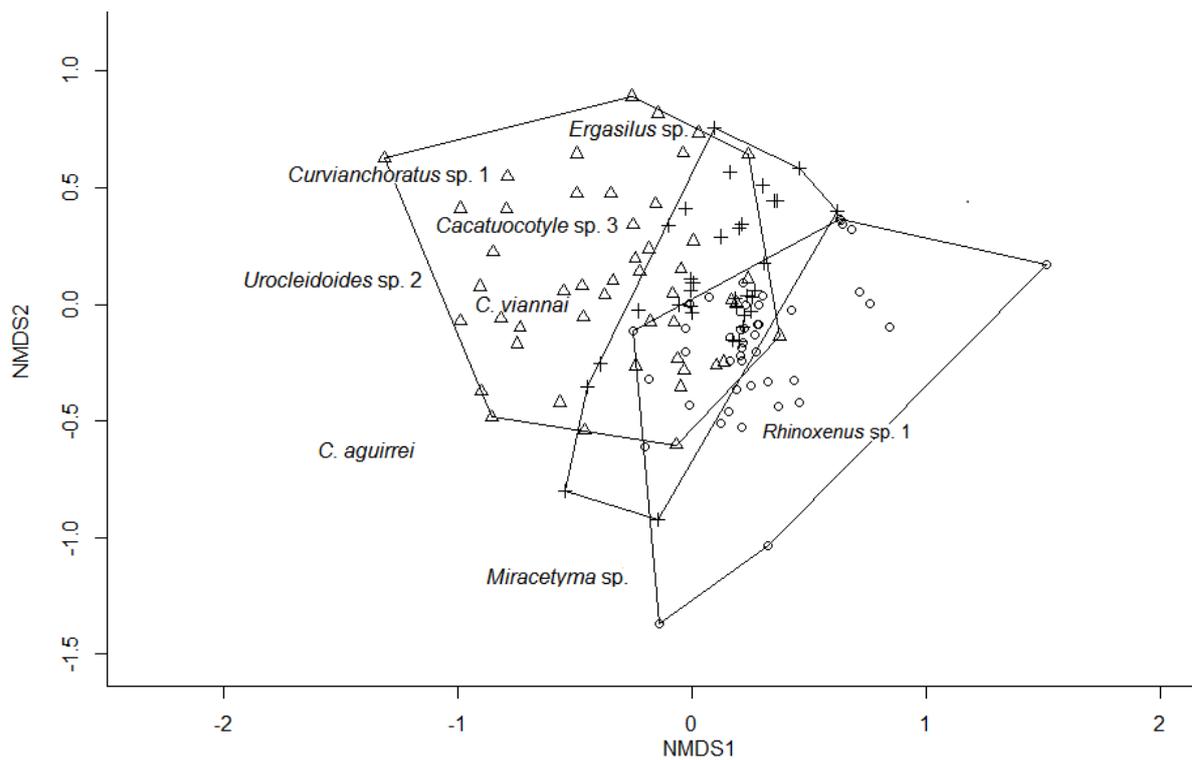


Figura 4. Ordenação do NMDS (escalonamento multidimensional não métrico) com a estrutura das comunidades parasitárias de *Psectrogaster curviventris* coletadas na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul, e as espécies responsáveis pela diferenciação da seca 1 (o), seca 2 (+) e seca 3 (Δ).

seca 3, as espécies indicadoras foram: *Curvianchoratus* sp. 1 (0,661; $p < 0.001$); *Cacatuocotyle* sp. 3 (0,479; $p < 0.001$); *C. viannai* (0,433; $p < 0,001$); *Urocleidoides* sp. 2 (0,323; $p = 0.009$) e *C. aguirrei* (0,289; $p = 0.036$). Além disso, *Ergasilus* sp. (0,469; $p < 0,001$) foi a espécie que teve sua abundância associada com a combinação da seca 2 e seca 3 (Figura 4).

Aninhamento

O tamanho de *P. curviventris* mostrou-se variável entre as estações amostradas ($F = 30,05$; $p < 0,001$), com exceção da seca 1 e a cheia ($p = 0,18$) e entre a seca 2 e seca 3 ($p = 0,93$) (Figura 5). Somente a riqueza da seca 1 foi correlacionada com o CP (Tabela 3).

Ao contrário do que prevíamos, as comunidades parasitárias de *P. curviventris* não foram organizadas de forma aninhada ($p > 0.05$) e sim de maneira não-aninhada em todas as estações amostradas. Seca 1 ($NODF_{\text{observado}} = 52$; $NODF_{\text{esperado}} = 53,57$; $p = 0,21$), seca 2 ($NODF_{\text{observado}} = 54$; $NODF_{\text{esperado}} = 54,37$; $p = 0,61$), seca3 ($NODF_{\text{observado}} = 62,80$; $NODF_{\text{esperado}} = 63,02$; $p = 0,56$), cheia ($NODF_{\text{observado}} = 24,36$; $NODF_{\text{esperado}} = 26,10$; $p = 0,27$) (Figura 6). Embora o aninhamento não tenha sido encontrado para as comunidades parasitárias nas estações secas, pode-se notar uma tendência ao aninhamento para as secas 1 e 2 (Figura 6).

Discussão

A comunidade parasitária de *P. curviventris* apresentou maior abundância e prevalência de formas imaturas de trematodas digenéticos. Além disso, a estrutura destas comunidades de parasitos mostrou-se variável entre as estações secas, e a distribuição

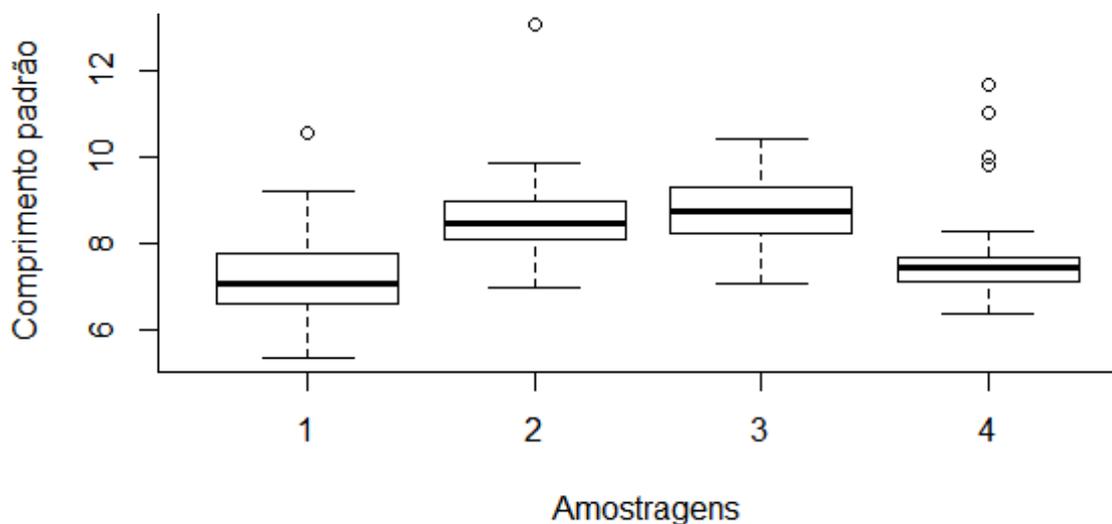


Figura 5. Variação do comprimento padrão (CP) de *Psectrogaster curviventris* coletados em três estações secas e em uma cheia, na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul. A variação do CP entre a seca 1 com a seca 2 e seca 3 assim como a variação do CP entre a cheia e as secas 2 e 3 teve um valor de significância de $p > 0,001$ no teste de Tukey. As linhas horizontais dentro dos quadrados representam a mediana, a porção superior e inferior dos quadrados refere-se ao terceiro quartil e primeiro quartil respectivamente. As linhas superiores e inferiores dos quadrados representam os valores máximos e mínimos. Os pontos acima das linhas superiores são os valores discrepantes.

Tabela 3. Valores do coeficiente de correlação de Spearman (*rs*) para avaliar possíveis relações entre os descritores comunitários e o comprimento padrão de *Psectrogaster curviventris* coletados na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

Descritores	Seca 1		Seca 2		Seca 3		Cheia	
	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>
Riqueza média	0,27	<0,001	0,22	0,20	0,20	0,17	0,17	0,20
Diversidade média (H)	0,16	0,30	-0,11	0,52	-0,01	0,96	0,07	0,91
Uniformidade média (J)	-0,13	0,40	-0,21	0,20	-0,10	0,50	-0,70	0,62
Índice de dominância de Berguer-Parker	-0,05	0,75	0,16	0,35	-0,40	0,78	-0,70	0,61

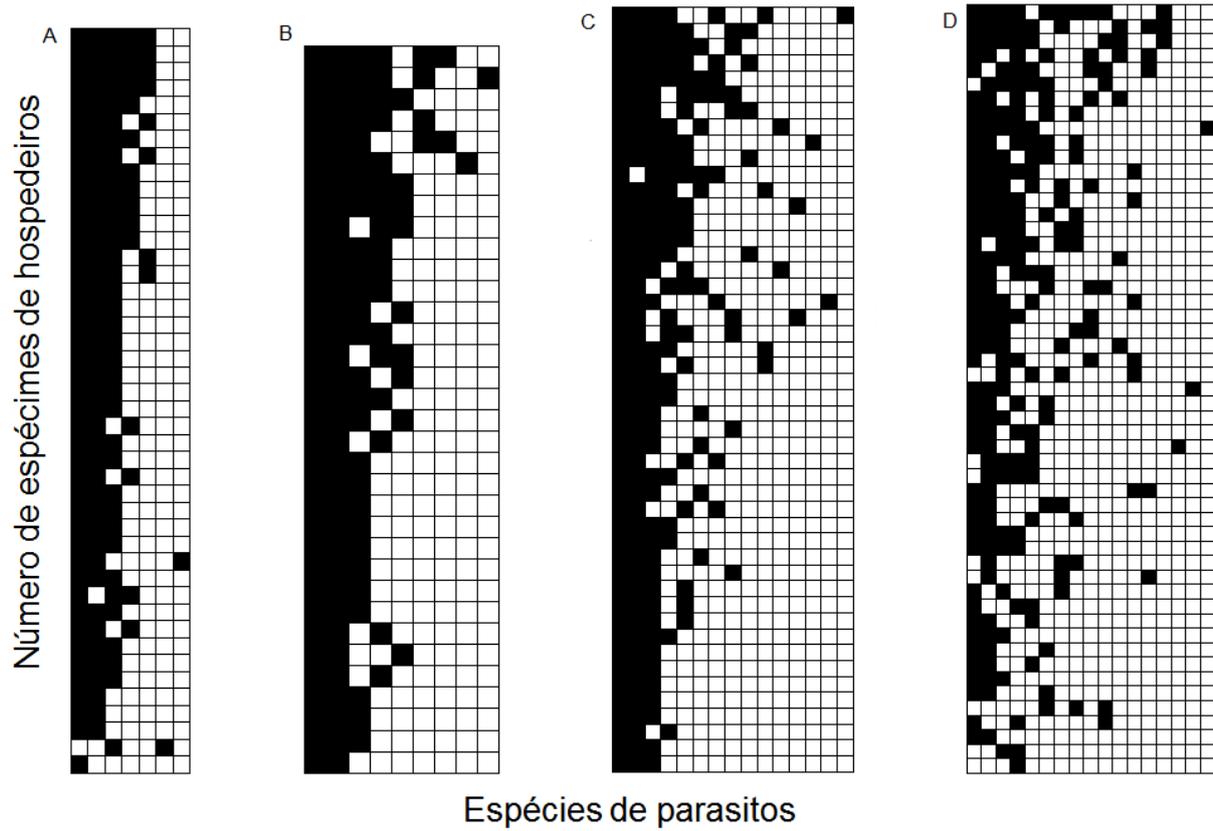


Figura 6. Matriz de aninhamento das comunidades parasitárias de *Psectrogaster curviventris* coletados na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

O gráfico A, B, C e D indicam as seca1, seca 2, seca 3 e cheia respectivamente.

não aninhada da composição de espécies se manteve ao longo do tempo. O predomínio de formas imaturas, como as metacercárias, é comum em peixes que ocupam níveis basais e intermediários, e que atuam como hospedeiros intermediários e paratênicos para diferentes espécies de parasitos de aves, peixes predadores, répteis e mamíferos aquáticos. O fato das metacercárias tipo *Neascus* terem sido encontradas parasitando os olhos de *P. curviventris* pode prejudicar sua visão, tornando-os mais debilitados e com menor capacidade de fuga de seus predadores, favorecendo que o parasito encontre seu hospedeiro definitivo e possa completar seu ciclo de vida (Seppälä et al. 2004, Azevedo et al. 2006, Désilets et al. 2013).

Um potencial mecanismo responsável pela alteração na estrutura das comunidades parasitárias de *P. curviventris* pode estar associado às alterações ambientais ocasionadas pelo pulso de inundação entre os períodos sazonais do Pantanal sul. A conexão sazonal das lagoas, com as águas advindas de grandes rios em planícies de inundação, altera profundamente os parâmetros físico-químicos da água, como temperatura, pH, oxigênio dissolvido e profundidade (Thomaz et al. 1992, Heckman 1994, Bleich et al. 2009). Essas alterações sazonais abióticas podem influenciar no ciclo de vida, biologia e nos estágios infectantes dos parasitos (Kadlec et al. 2003, Oliva et al. 2004, Violante-González et al. 2009). Além da alteração dos fatores abióticos, a conexão dos corpos d'água permite a criação de novos microhabitats e a migração dos hospedeiros (Fernandes 1997, Winemiller & Jepsen 1998), o que pode influenciar no sistema imunológico, na fisiologia, alimentação, comportamento e até mesmo na presença e abundância dos hospedeiros intermediários e definitivos (Fernandes 1997, Le Morvan 1998, Lamková et al. 2007, Lima et al. 2012, Lourenço et al. 2012, Gimenes et al. 2013). A abundância do hospedeiro intermediário pode ser evidenciada no presente trabalho pela redução da prevalência das metacercárias tipo *Diplostomulum* e *Neascus* na estação cheia. Os peixes apresentam as metacercárias e esta infecção ocorre por penetração ativa das cercarias (Désilets et al. 2013). No entanto,

durante a estação cheia há uma alta entrada de matéria orgânica nos lagos da planície de inundação, resultando em uma migração e uma alta mortalidade de invertebrados bentônicos, como os caramujos (Junk 2006, Souza et al. 2008, Violante-González et al. 2009), que conseqüentemente pode refletir na disponibilidade de cercárias.

As modificações sazonais que ocorrem na Baía da Medalha devido ao pulso de inundação também são um dos principais fatores relacionado a dissimilaridade temporal na estrutura da comunidade parasitária de *P. curviventris*, mesmo considerando apenas a variação entre períodos de seca. Normalmente, o ambiente tende a variar de forma similar de um ano para outro. No entanto, ao passar dos anos podem ocorrer importantes mudanças no ecossistema, refletindo no ciclo de vida, taxa de infecção e sobrevivência dos parasitos (Muñoz & Delorme 2011). Desta forma, a redução da similaridade na composição de espécies ao longo do tempo em estações secas, se deve principalmente às modificações que ocorrem em lagoas de planície de inundação (devido ao pulso de inundação ou a eventos estocásticos) e ao comportamento migratório de *P. curviventris*. A Baía da Medalha se comporta como um sistema fechado durante a estação seca, que ao conectar-se com o rio Miranda e com a planície inundada durante a cheia, adquire propriedades de um sistema aberto, possibilitando a ictiofauna migrar entre os lagos e também da planície para o rio e vice-versa, em busca de alimento, refúgio contra predadores e parceiros para reprodução (Fernandes 1997, Winemiller & Jepsen 1998, Bailly et al. 2008). Assim, a Baía da Medalha recebe espécies de peixes migrantes de diversas populações, de modo que, durante a cheia a população de *P. curviventris* na baía pode ser composta por uma mistura de populações desse hospedeiro, vindos de habitats distintos e com diferentes faunas parasitárias, tanto qualitativa quanto quantitativamente, pois estavam sujeitas a diferentes probabilidades locais de infecção que variam dentro do “pool” local de espécies de parasitos

disponíveis. Com o início da seca seguinte, alguns peixes retornam ao corpo d'água principal, e os que permanecem na lagoa, ficam isolados no sistema. Desta maneira a migração de *P. curviventris* também proporciona diferenciação na estrutura da comunidade parasitária entre as estações secas que com o passar do tempo, com maior número de mistura de populações de peixes, menor será a similaridade entre as comunidades separadas temporalmente. Esse fato também justifica o aparecimento de sete diferentes espécies de ectoparasitos e quatro de endoparasitos na seca 3. Além das modificações sazonais que ocorrem no ambiente e do comportamento migratório dos hospedeiros, eventos estocásticos também são potenciais processos relacionados à diferenciação temporal das comunidades, tais como as de parasitos (Giacomini 2007b). Quanto maior a escala de tempo, maior a probabilidade de que ocorram eventos estocásticos, podendo alterar drasticamente o ambiente e influenciar no tamanho das populações e nas interações biológicas, tais como a relação parasito-hospedeiro.

A riqueza parasitária média também foi similar entre as estações mais próximas temporalmente. Por outro lado, o CP dos hospedeiros não. O tamanho do corpo dos hospedeiros tem sido considerado um dos principais preditores de riqueza parasitária de espécies (Poulin 1997, Kamiya et al. 2014), embora no presente estudo, somente a seca 1 teve a riqueza correlacionada com o CP. A influência do tamanho é gerada por mecanismos que influenciam o potencial dos hospedeiros de adquirirem espécies de parasitos, tais como, a idade, amplitude da dieta e a capacidade de locomoção (vagilidade) dos hospedeiros (todas co-variando com o tamanho dos hospedeiros) (Zelmer 2014). A idade do hospedeiro é uma medida de tempo disponível para colonização de espécies de parasitos, assim, hospedeiros mais velhos tem a maior probabilidade de ser infectado e de manter as espécies de parasitos quando comparados com os hospedeiros mais jovens (Poulin 1997, Zelmer 2014). Hospedeiros maiores

também apresentam maior amplitude de dieta e consomem um maior número de presas, o que também favorece a probabilidade de adição de espécies de parasitos para a infracomunidade já existente (Timi & Poulin 2003, Zelmer 2014). Do mesmo modo, a capacidade de locomoção tende a aumentar em peixes maiores. Conseqüentemente, peixes maiores exploram mais o ambiente ao seu redor, entrando em contato com novos microhabitats, o que favorece a aquisição de um maior número de espécies de parasitos (Zelmer 2004, 2014).

Os mesmos mecanismos responsáveis por gerar a relação de riqueza com o tamanho dos hospedeiros também são responsáveis por gerar o padrão aninhado na estrutura das comunidades parasitárias (Zelmer 2014). O padrão não-aninhado encontrado no presente estudo, com exceção da seca 1, pode estar associado ao fato de que as demais estações amostradas não apresentaram infracomunidades parasitárias mais ricas em hospedeiros maiores. Uma das justificativas apresentada por Gonzáles & Poulin (2005b) para o padrão não-aninhado encontrado em infracomunidades de ectoparasitos de *Sebastes capensis* em Punta Arenas, na costa do Chile, é de que peixes maiores e mais velhos possam ter desenvolvido imunidade para as infestações parasitárias. Outra explicação para o padrão não-aninhado encontrado no presente estudo está associada ao hábito alimentar e ao comportamento do hospedeiro.

Psectrogaster curviventris é detritívoro (espécies que se alimentam de detrito/ areia, com predominância do primeiro) e como muitas espécies da família Curimatidae apresenta formação de cardume (Pereira & Resende 1997, Vari & Röpke 2013). Essa característica comportamental aumenta as chances de que os indivíduos do cardume explorem os mesmos habitats e alimentem-se na mesma região, com jovens e adultos comendo os mesmos itens e expostos aos mesmos fatores de risco para infecção e infestação. Este fato sugere a ausência de variação ontogenética na dieta *P. curviventris*,

uma vez que trabalhos com essa abordagem em peixes detritívoros são escassos, sendo explorado principalmente em peixes carnívoros, herbívoros e onívoros (Scharf et al. 2000, Silva et al. 2007, Haluch et al. 2009, Eloranta et al. 2010, Alcaraz et al. 2015). A ausência de variação ontogenética também pode ser respaldada pelo limite do tamanho da boca (“gape-limitation”). De acordo com essa teoria, peixes maiores ou adultos, apresentam mudanças morfológicas no tamanho do corpo, que lhes permite consumir presas maiores (mantendo o limite do tamanho da boca) ou aumentar a capacidade de busca pelas presas, acarretando assim, em uma maior amplitude na dieta (Arim et al. 2010, Keppeler et al. 2015). Peixes detritívoros são limitados pelo tamanho da boca (Brose et al. 2006), porém, tanto jovens como adultos são adaptados a alimentar-se de pequenas partículas de matéria orgânica. Neste caso, o tamanho da boca não proporciona a indivíduos maiores uma dieta mais ampla e sim a ingerir partículas maiores de detrito, com jovens e adultos apresentando uma dieta sobreposta. Desta maneira, jovens e adultos de *P. curviventris* estão sujeitos a terem composição e estrutura parasitárias semelhantes, por alimentar-se dos mesmos itens e por explorarem os mesmos habitats.

O padrão não aninhado encontrado, também está associado à oscilação entre sistema fechado e aberto na Baía da Medalha e a dinâmica de populações de hospedeiros. Com a mistura de populações de *P. curviventris* durante a estação cheia, possivelmente com cargas parasitárias distintas, adquiridas no ambiente em que estavam anteriormente, peixes jovens ou com infracomunidades mais pobres podem apresentar espécies de parasitos que não são compartilhados com infracomunidades mais ricas, gerando um efeito não aninhado na organização da composição de espécies de parasitos. Essa dinâmica também pode justificar por que a comunidade parasitária da seca 1 não foi aninhada, mesmo com a riqueza correlacionada com o CP.

Em conclusão, os resultados indicam que a comunidade parasitária de *P. curviventris* foi caracterizada por maior riqueza de Monogeneas e uma maior abundância de metacercárias, além do registro de novo hospedeiro para todas as espécies de parasitos encontrados. A hipótese de que a similaridade na estrutura das comunidades parasitárias diminui com o passar do tempo foi corroborada, no entanto a composição de espécies de parasitos não foi distribuída de forma aninhada entre os hospedeiros, mantendo-se constante no tempo. O trabalho ressalva a importância do pulso de inundação na dinâmica temporal e na diferenciação das comunidades parasitárias. Desta maneira, será que podemos dizer que a estrutura de comunidades parasitárias de peixes em lagoas de planície de inundação varia com o tempo em estações secas, de modo que as comunidades mais próximas temporalmente são mais similares do que as mais distantes temporalmente? E que essas mesmas comunidades parasitárias são organizadas de forma não-aninhada tanto na seca como na cheia ao longo do tempo? Este estudo é a primeira evidencia de resposta positiva, no entanto trabalhos futuros são necessários para se confirmar ou não tais evidências.

Capítulo 3

Comunidades parasitárias de peixes sintópicos em um ambiente sazonal Neotropical

Resumo: Hospedeiros sintópicos tendem a responder de forma similar às variações no ambiente e compartilhar faunas parasitárias, mesmo frente às variações sazonais que ocorrem em planícies de inundações. Nessas regiões, se considerarmos os peixes como hospedeiros, seu comportamento migratório pode refletir em uma maior variabilidade entre as infracomunidades em estações cheias. Este trabalho tem por objetivo testar as seguintes hipóteses: 1) A comunidade parasitária dos hospedeiros sintópicos *Potamorhina squamoralevis* e *Psectrogaster curviventris* são similares em estações seca e cheia do Pantanal e 2) Na estação cheia há uma maior variabilidade entre as infracomunidades parasitárias de *P. squamoralevis* e *P. curviventris*. Duas coletas (cheia e seca) foram realizadas em um lago de planície de inundação no Pantanal sul-mato-grossense. Para verificar se os descritores comunitários do parasitismo (riqueza, diversidade e uniformidade média), a composição e a estrutura parasitária variam entre as estações e entre as espécies de hospedeiros, foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) e uma Análise de Variância Permutacional multivariada (PERMANOVA), respectivamente. Além disso, uma análise de homogeneidade de variâncias foi realizada para acessar a variabilidade das comunidades parasitárias em cada estação e em cada espécie de hospedeiro. As comunidades parasitárias não foram similares entre os dois hospedeiros examinados, e somente as infracomunidades de *P. curviventris* corroborou nossa hipótese 2. Portanto, diferenças interespecíficas dos hospedeiros foram determinantes para a diferenciação das comunidades parasitárias, mesmo *P. squamoralevis* e *P. curviventris* estando em sintopia. A maior variabilidade entre as infracomunidades na estação cheia do que a estação seca parece não ser um

padrão geral para as espécies de peixes que realizam migrações laterais em planícies de inundação, como o Pantanal.

Palavras- chave: Ecologia de parasitos; Variações ambientais; Pantanal

Parasite communities of syntopic fish from Neotropical in a seasonal environment

Abstract: Syntopic hosts tend to respond similarly to environmental variation and can share parasite faunas, even in the face of seasonal variations that occur in floodplains. In these regions, if we consider the fish as hosts, their migratory behavior in flood seasons may lead to a greater variability among infracommunities. This study aims to test the following hypotheses: 1) the parasite community of syntopic hosts *Potamorhina squamoralevis* and *Psectrogaster curviventris* are similar in the dry and flood seasons in a Pantanal wetland; 2) there is a greater variability among parasites infracommunities of *P. squamoralevis* and *P. curviventris* in the flood season. Two samples (dry and flood season) were performed in a floodplain lake in the Pantanal in Mato Grosso do Sul. A generalized linear model (GLM) and a Permutational Multivariate Analysis (PERMANOVA) were performed to verify if the descriptors of community parasitism (richness, diversity and uniformity mean) and the composition and structure of parasites vary between seasons and host species. In addition, the homogeneity test of variance was performed to verify the variability in each season and host species. The parasites communities were not similar between the two hosts species examined and only the infracommunities of *P. curviventris* corroborated the hypothesis 2. Therefore, the interspecific differences of the hosts were decisive for the differentiation of parasites communities, even *P. squamoralevis* and *P. curviventris* being syntopic species. The greatest variability of parasites infracommunities in the flooded season regarding to the dry season seems do not be a general pattern for the species of fish that perform lateral migration in flood plains, such as the Pantanal.

Key words: Parasites ecology, Environmental variations; Pantanal

Introdução

Populações sintópicas ocorrem quando duas ou mais espécies filogeneticamente relacionadas compartilham do mesmo microhabitat, de modo que ocorrem juntas na mesma localidade e no mesmo momento no tempo (Rivas 1964). Desta maneira, essas espécies geralmente apresentam características biológicas e ecológicas em comum, tais como: hábitos alimentares, comportamento e reprodução (Wiens et al. 2010). Pelo fato de serem próximas filogeneticamente e apresentarem nichos sobrepostos em pelo menos uma dimensão, espécies sintópicas também respondem de modo semelhante às variações ambientais e podem apresentar faunas parasitárias similares (Poulin 2007, Wiens et al. 2010, Crisp & Cook 2012, Locke et al. 2013).

Espécies relacionadas de hospedeiros compartilham traços que são fatores determinantes para a composição e estrutura de comunidades parasitárias, tais como características fisiológicas, imunológicas, distribuição geográfica, hábitos alimentares e capacidade de movimentação (vagilidade) (Poulin 1997, Poulin & Morand 2000, Munõz et al. 2006). Considerando que a montagem das comunidades parasitárias depende de fatores relacionados ao hospedeiro, parasito e ao ambiente (Poulin 1997, Poulin 2007, Tavares & Luque 2008), espécies de hospedeiros sintópicos possuem maiores chances de apresentarem faunas parasitárias similares, por estarem sujeitas ao mesmo “pool” de espécies de parasitos (Valtonen et al. 2001, Poulin 2007).

De acordo com Coutant (1998), se ocorrer alguma variação ambiental, o equilíbrio do sistema parasito-hospedeiro-ambiente pode ser quebrado, acarretando em variações na composição e estrutura das comunidades parasitárias. Desta maneira, áreas com inundações sazonais são um interessante sistema de estudo para avaliar a similaridade das comunidades parasitárias, pois o pulso de inundação promove marcantes variações ambientais, influenciando na biologia e ecologia de diversos

organismos, dentre eles os parasitos e seus hospedeiros (Junk et al. 1989, Heckman 1994, Thomas et al. 1997, Pavanelli et al. 2004, Takemoto et al. 2009, Costa-Pereira 2013). No entanto, por apresentarem nichos semelhantes, espécies sintópicas tendem a responder de modo similar a essas variações ambientais (Wiens et al. 2010, Crisp & Cook 2012). Portanto, espera-se que mesmo com as alterações no ambiente entre as estações secas e cheias, espécies relacionadas de hospedeiros irão continuar compartilhando faunas parasitárias similares.

Regiões tropicais, incluindo planícies de inundação, contêm a maior diversidade de peixes de água doce do mundo, de modo que esses organismos são facilmente encontrados na mesma localidade (Lowe-McConnel 1999). Além disso, em planícies de inundação os peixes apresentam uma interessante dinâmica populacional que pode influenciar em suas comunidades parasitárias (Fernandes 1997, Thomas et al. 1997, Junk 2006). O aumento do nível da água nas estações chuvosas proporciona uma conexão temporária entre os diferentes corpos d'água, permitindo que algumas espécies de peixes realizem migrações laterais e/ou longitudinais na planície inundada (Junk et al. 1989, Fernandes 1997, Bailly et al. 2008). Desta maneira, há uma mistura de indivíduos de populações de peixes advindas de lugares distintos e que estavam sujeitos à diferentes condições. Por esta razão, essas espécies de peixes podem abrigar infracomunidades com diferentes abundâncias e riquezas parasitárias, refletindo em uma maior variabilidade entre os indivíduos quando comparado ao observado numa estação seca, onde os indivíduos se encontram retidos em um sistema fechado.

Entre as espécies de peixes sintópicas e que realizam migrações laterais na planície de inundação do Pantanal, está *Potamorhina squamoralevis* (Braga & Azpelicueta 1983) e *Psectrogaster curviventris* (Eigenmann e Kennedy 1903), ambas membros da família Curimatidae (Characiformes). A família Curimatidae é composta

por oito gêneros, onde *Potamorhina* e *Psectrogaster* são considerados filogeneticamente próximos (Vari 1989a). Tanto *P. squamoralevis* como *P. curviventris* são detritívoros bentônicos, que apresentam formação de cardume e realizam migrações laterais na estação cheia (Fernandes 1997, Pereira & Resende 1998, Novakowski et al. 2008, Monaco & Resende 2012, Vari & Röpke 2013). Elas estão entre as espécies mais constantes e abundantes nas assembleias de peixes de ambientes inundáveis do baixo rio Paraguai, sendo encontradas principalmente em canais e lagoas no Pantanal (Monaco & Resende 2012, Gimenes et al. 2013). *Potamorhina squamoralevis*, conhecida popularmente como sairú- boi ou sairú-liso, apresenta cerca de 23 cm de comprimento e está distribuída na bacia do rio Paraguai e Paraná (Vari 1984). Por outro lado, *P. curviventris*, conhecido como sairú-cascudo, apresenta em média 17cm de comprimento e está presente na Bacia do rio Paraguai e porções da bacia do rio Madeira (Vari 1989b). Para essas duas espécies não há registros quanto a sua fauna parasitária.

O objetivo deste estudo é contribuir com informações sobre as comunidades parasitárias de *P. squamoralevis* e de *P. curviventris* coletados em uma lagoa de planície de inundação. Duas hipóteses foram testadas: 1) A comunidade parasitária dos hospedeiros sintópicos *P. squamoralevis* e *P. curviventris* são similares em estações secas e cheia do Pantanal; 2) Na estação cheia há uma maior variabilidade entre as infracomunidades parasitárias de *P. squamoralevis* e *P. curviventris*.

Métodos

As coletas dos hospedeiros foram realizadas em uma lagoa perene, conhecida como Baía da Medalha (19°34'36" S; 57°01'06" W), localizada no município de Corumbá, no Pantanal de Mato Grosso do Sul. Na estação seca, a lagoa fica isolada na planície de inundação. Com a chegada das chuvas na estação cheia, a lagoa conecta-se

temporariamente com o rio Miranda (quando o nível da água ultrapassa 2,48m) e com as áreas adjacentes inundadas (Costa-Pereira et al. 2013, Saulino & Trivinho-Strixino 2014).

Apesar da estação seca ocorrer tipicamente de maio a setembro e da cheia ocorrer de outubro a maio, existem anos em que as estações não ocorrem nos meses esperados. Com isso, nós consideramos estação seca quando a Baía da Medalha estava desconectada do rio Miranda, e como estação cheia quando a baía estava conectada temporalmente com o rio.

Duas campanhas de amostragem foram realizadas, uma na estação seca de 2013 e uma na estação cheia de 2014. A altura linimétrica do rio Miranda nos meses amostrados está disponível na figura 1. Os espécimes de *P. squamoralevis* e *P. curviventris* foram coletados por meio de tarrafas, com malhas variando de 1,5 a 2cm entre nós, e em seguida eutanasiados por imersão em 2-fenoxietanol 1,8 mg/L. Posteriormente, os peixes capturados foram medidos (CP, precisão de $\pm 0,02$ mm) e identificados de acordo com Britski et al. (2007).

No total, 84 espécimes de *P. squamoralevis* (seca= 57; cheia= 27) e 103 espécies de *P. curviventris* (seca=48; cheia= 55) foram analisadas. Os curimatídeos tiveram as superfícies externas do corpo e todos os órgãos examinados para a amostragem de ectoparasitos e endoparasitos. Os procedimentos de triagem, processamento e preservação dos parasitos foram conduzidos segundo Eiras et al. (2006).

Os descritores populacionais do parasitismo (prevalência e abundância) foram calculados para cada morfoespécie parasitária de *P. squamoralevis* e *P. curviventris* amostrados nas duas estações. Além disso, foram calculados os descritores comunitários do parasitismo (riqueza, diversidade e uniformidade média) e o índice de dominância numérica Berger-Parker (Bush et al. 1997, Magurran 2004). A diversidade e

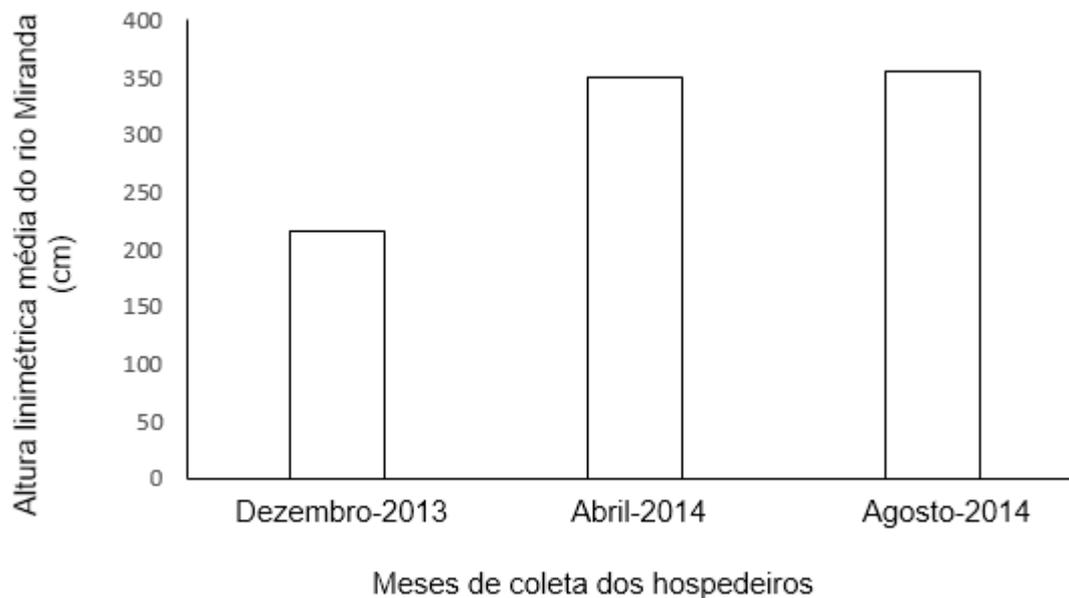


Figura 1. Altura linimétrica do rio Miranda, Pantanal de Mato Grosso do Sul, nos meses em que *Potamorhina squamorealevis* e *Psectrogaster curviventris* foram amostrados. Em dezembro de 2013 a Baía da Medalha estava isolada na planície de inundação. Em abril e agosto de 2014 a baía estava conectada com o rio Miranda. Na seca de dezembro de 2013 foram amostrados a *P. squamorealevis* e o *P. curviventris*. Na estação cheia, o *P. squamorealevis* foi amostrado em abril de 2014, enquanto que o *P. curviventris* foi amostrado em agosto de 2014.

uniformidade parasitária de cada infracomunidade foram calculadas através do índice de diversidade de Brillouin (H) e do índice de uniformidade de Brillouin (J). Nas demais análises foram incluídos somente os hospedeiros que estavam infectados por pelo menos um espécime de parasito.

A “*priori*” foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) (com distribuição de Poisson) entre a riqueza parasitária e os tamanhos de cada espécie de peixe para cada estação (seca e cheia). Para verificar a influência do tamanho do hospedeiro sobre a riqueza de espécies de parasitos. Esta análise foi realizada, por que as diferenças no tamanho do corpo das duas espécies de peixes estudadas, pode ser um potencial mecanismo responsável pela possível diferenciação das comunidades parasitárias. Em razão de que o tamanho corpóreo é considerado um dos principais determinantes para a riqueza de parasitos (Kamiya et al. 2014). Caso o valor do teste fosse significativo, o CP seria incluído nas análises posteriores como co-variável (detalhes a seguir). Um segundo GLM foi realizado para verificar se os descritores comunitários variavam entre espécies, estações e entre a interação dos dois termos.

A análise de variância por permutação (PERMANOVA) foi realizada para verificar se a composição (matriz binária; Jaccard) e a estrutura das comunidades (matriz de abundância; Bray-Curtis) parasitárias são similares entre as espécies de hospedeiros na estação seca e cheia. Posteriormente, os indivíduos das duas espécies de hospedeiro foram ordenados de acordo com sua estrutura parasitária, utilizando uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). A análise foi realizada através dos dois primeiros eixos do NMDS utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis e a abundância das espécies de parasitos transformados em raiz quadrada.

Para responder a hipótese de que na cheia há uma maior variabilidade da fauna parasitária entre os indivíduos das duas espécies de peixes, foi realizada uma análise de homogeneidade das variâncias, utilizando a função *betadisper*. A significância da análise foi verificada por um teste de permutação (999 randomizações) através da função *permutest*. Em seguida, comparações múltiplas entre as dispersões dos grupos foram testadas por meio do teste de Tukey. Adicionalmente, a ideia de rarefação de espécies (Gotelli & Colwell 2001) foi adaptada para verificar a variabilidade entre as infracomunidades em cada estação para um tamanho de amostra padrão, visto que os dados originais eram desbalanceados. Em vez do acúmulo de riqueza de espécies, como usualmente é realizado em curvas de rarefação, foi calculada a distância média (Bray-Curtis) das infracomunidades de parasitos em relação ao centroide de cada grupo. Todas as análises foram realizadas por meio do pacote *Vegan* (Oksanen et al. 2015) do programa estatístico R (versão 3.1.2).

Resultados

Em *P. squamoralevis* 96,42% dos indivíduos estavam parasitados por pelo menos um espécime de parasito, enquanto que em *P. curviventris*, esse valor foi de 98,05%. Na estação seca, em *P. squamoralevis*, o Monogenea *Enallothecium* sp. 1 foi a espécie de parasito mais abundante e prevalente, seguida de *Diplostomulum* morfotipo I. Para *P. curviventris* as espécies de parasitos mais abundantes e prevalentes foram *Diplostomulum* morfotipo I e *Neascus* sp., respectivamente (Tabela 1). Na estação cheia, *Diplostomulum* morfotipo I e *Diplostomulum* morfotipo II foram as espécies mais prevalentes em *P. squamoralevis*, porém, *Enallothecium* sp. 1 foi a mais abundante. Para *P. curviventris*, os digenéticos *Diplostomulum* Morfotipo I e *Neascus* sp. foram os

Tabela 1. Descritores populacionais do parasitismo para cada morfoespécies de metazoários parasitos de *Potamorhina squamoralevis* e *Psectrogaster curviventris*, por período de coleta, na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

Parasitas Sítio de infecção*	<i>P. squamoralevis</i>		<i>P. curviventris</i>		<i>P. squamoralevis</i>		<i>P. curviventris</i>	
	Seca		Seca		Cheia		Cheia	
	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP
Digenea								
<i>Diplostomulum</i> morfortipo I BX	33,33	1,50±0,50	97,91	58,50±15,44	66,66	2,33±0,48	52,72	11,36±7,48
<i>Diplostomulum</i> morfortipo II BR	29,82	0,47±0,12	4,16	0,08±0,06	18,51	0,62±0,30	1,81	0,02±0,02
<i>Clinostomum</i> sp. BR	1,75	0,02±0,01	-	-	-	-	-	-
<i>Neascus</i> sp. OL, BX	-	-	100	35,67±2,47	-	-	53,36	6,41±2,25
Monogenea								
<i>Anacanthorus</i> sp. BR	-	-	-	-	-	-	10,09	0,11±0,04
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 1 BR	-	-	-	-	-	-	36,36	0,74±0,19
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 2 BR	-	-	-	-	-	-	5,45	0,05±0,03
<i>Cacatuocotyle</i> sp. 3 BR	-	-	22,91	0,48±0,16	-	-	-	-
<i>Curvianchoratus</i> <i>singularis</i> BR	-	-	-	-	-	-	9,09	0,13±0,06
<i>Curvianchoratus</i> sp. 1 BR	-	-	43,75	0,62±0,12	-	-	16,36	2,24±0,08
<i>Curvianchoratus</i> sp. 2 BR	-	-	52,08	1,33±0,31	-	-	12,72	0,13±0,04
<i>Enallothecium</i> sp. 1 BR	85,95	4,70±1,18	2,08	0,02±0,02	10,30	32,97±4,04	-	-
<i>Enallothecium</i> sp. 2 BR	1,75	0,02±0,01	-	-	-	-	-	-
<i>Enallothecium</i> sp. 3 BR	1,75	0,02±0,01	-	-	-	-	-	-
<i>Enallothecium</i> sp. 4 BR	1,75	0,04±0,04	-	-	-	-	-	-
<i>Rhinoxenus</i> sp. 2 BR	1,75	0,02±0,01	-	-	3,70	0,04±0,04	20	0,2±0,05
<i>Urocleidoides</i> sp. 1 BR	-	-	87,5	4,71±0,64	-	-	80	3,61±0,48
<i>Urocleidoides</i> sp. 2 BR	-	-	10,41	0,15±0,06	-	-	78,18	3,18±0,42
<i>Urocleidoides</i> sp. 3 BR	-	-	2,08	0,02±0,02	-	-	-	-
<i>Urocleidoides</i> sp. 4 BR	-	-	2,08	0,02±0,02	-	-	-	-
<i>Urocleidoides</i> sp. 5 BR	-	-	-	-	-	-	10,09	1,14±0,06

*BR=brânquias, BX=bexiga, OL= olhos, EP= erro padrão

Tabela 1. Continuação.

Parasitos Sítio de infecção	<i>P. squamoralevis</i>		<i>P. curviventris</i>		<i>P. squamoralevis</i>		<i>P. curviventris</i>	
	Seca		Seca		Cheia		Cheia	
	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP	P (%)	AM±EP
Nematoda								
Anisakidae gen. sp. (larva)	-	-	-	-	3,70	0,04±0,03	-	-
 <i>Cosmoxynema</i> <i>viannai</i>	-	-	18,75	0,31±0,12	-	-	20,09	0,70±0,18
 <i>Cosmoxynemoides</i> <i>aguirrei</i>	-	-	8,33	0,12±0,07	-	-	21,81	0,5±0,14
 <i>Ichthyouris</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1,81	0,04±0,04
 Spirurida fam. gen. sp. 1 (larva)	-	-	2,08	0,02±0,02	-	-	-	-
 Spirurida fam. gen. sp. 2 (larva)	-	-	6,12	0,06±0,02	3,70	0,04±0,03	-	-
ES <i>Travnema travnema</i>	-	-	2,08	0,08±0,08	-	-	1,81	0,04±0,04
ES, I								
Copepoda								
<i>Brasergasilus</i> sp. BR	-	-	4,16	0,04±0,02	-	-	-	-
<i>Ergasilus</i> sp. BR	3,50	0,03±0,02	18,75	0,25±0,08	-	-	-	-

* BR= brânquias, ES= estômago, I= intestino, EP= erro padrão

mais abundantes e os Monogeneas *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 foram as espécies mais prevalentes (Tabela 1).

Na estação seca, *P. curviventris* apresentou uma abundância total média de parasitos cerca de 14 vezes superior à de *P. squamoralevis*, além de comportar nove espécies a mais de parasitos. Na estação cheia, *P. squamoralevis* foi a espécie de hospedeiro com maior abundância de parasitos, no entanto, *P. curviventris* continuou sendo o hospedeiro mais rico em parasitos, com 11 espécies a mais (Tabela 2). Para mais detalhes, os descritores comunitários do parasitismo referentes às duas espécies de hospedeiros estão disponíveis na tabela 2.

O tamanho do hospedeiro não influenciou a riqueza de espécies de parasito em nenhuma estação para ambas as espécies ($p > 0.05$). O comprimento padrão médio de *P. squamoralevis* foi de $10,60 \pm 2,56$ cm na estação seca e $10,90 \pm 1,24$ cm na cheia, para *P. curviventris* seu CP médio foi de $8,77 \pm 0,72$ cm na seca e de $7,62 \pm 0,97$ cm na cheia.

A riqueza parasitária média diferiu entre *P. squamoralevis* e *P. curviventris* ($t = -5,33$; $p < 0,001$), mas não variou entre estações ($t = -1,27$; $p = 0,20$) e entre o termo de interação entre espécies de hospedeiro e estação ($t = 1,25$; $p = 0,21$). O mesmo padrão ocorreu para diversidade: espécies de hospedeiro ($t = -3,51$; $p < 0,001$), estação ($t = 1,02$; $p = 0,31$) e interação ($t = -0,94$; $p = 0,35$). A interação entre a estação e a espécie de hospedeiro foi significativa para a uniformidade ($t = -4,17$; $p < 0,001$) e para o índice de dominância de Berguer-Parker ($t = 3,57$; $p < 0,001$). Mais especificamente, a uniformidade e o índice de dominância diferiram entre as espécies de peixes e variou de modo distinto nos dois hospedeiros entre as estações seca e cheia. A uniformidade de *P. squamoralevis* diminuiu da estação seca para a estação cheia enquanto que para *P. curviventris* a uniformidade aumentou. Para o índice de dominância ocorreu o inverso,

Tabela 2. Descritores das infracomunidades parasitárias de *Potamorhina squamoralevis* e *Psectrogaster curviventris*, capturados na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

Descritores	<i>P. squamoralevis</i>	<i>P. curviventris</i>	<i>P. squamoralevis</i>	<i>P. curviventris</i>
	Seca 1	Seca 2	Cheia	Cheia
Abundância média total	6,82±1,44	102,71±15,43	36,03±4,17	27,67±9,21
Riqueza total	9	18	6	17
Riqueza média	2,07±0,13	4,81±0,19	2,33±0,17	4,61±0,24
Diversidade média (H)	0,34±0,03	0,87±0,03	0,31±0,05	0,92±0,04
Uniformidade média (J)	0,84±0,02	0,62±0,02	0,50±0,06	0,83±0,02
Índice de dominância de Berguer-Parker	0,75±0,03	0,55±0,01	0,86±0,02	0,48±0,02

em *P. squamoralevis* esse índice aumentou da estação seca para a cheia e diminuiu de uma estação para outra em *P. curviventris*.

A composição das comunidades parasitárias diferiu entre os dois hospedeiros estudados ($r^2=0,39$; $p<0,001$) e entre a estação seca e cheia para cada espécie de peixe ($r^2= 0,05$; $p<0,001$). Na estação seca, entre as 27 espécies de parasitos encontradas nas duas espécies de hospedeiro, somente quatro delas estava presente tanto em *P. squamoralevis* como em *P. curviventris* (*Diplostomulum* morfotipo I, *Diplostomulum* morfotipo II e *Enallothecium* sp. 1 e *Ergasilus* sp.). Na cheia, das 23 espécies encontradas, somente *Diplostomulum* morfotipo I, *Diplostomulum* morfotipo II e *Rhinoxenus* sp. 2 foram compartilhadas entre as duas espécies de hospedeiros. A lava de nematoda Spirurida fam. gen. sp. 2. esteve presente em ambas as espécies de hospedeiros, porém em estações diferentes (Tabela 1). Similarmente, a estrutura das comunidades parasitárias também variou entre *P. squamoralevis* e *P. curviventris* ($r^2=0,29$; $p<0,001$; Figura 2, estresse= 0,11) e diferiu da estação seca para a cheia para cada espécie de hospedeiro ($r^2=0,10$; $p<0,001$; Figura 2).

As infracomunidades de *P. squamoralevis* e *P. curviventris* diferiram quanto a sua variabilidade entre as estações de seca e cheia ($p<0,001$). Para *P. squamoralevis*, a seca apresentou maior variabilidade entre suas infracomunidades do que a cheia ($p=0,002$) (Figura 3). Por outro lado, em *P. curviventris* a estação cheia foi mais variável do que a seca ($p<0,001$) (Figura 4).

Discussão

A composição e a estrutura das comunidades parasitárias não foram similares entre *P. squamoralevis* e *P. curviventris* tanto na seca como na cheia. Além disso, a variabilidade das infracomunidades nas duas estações dependeu da espécie de

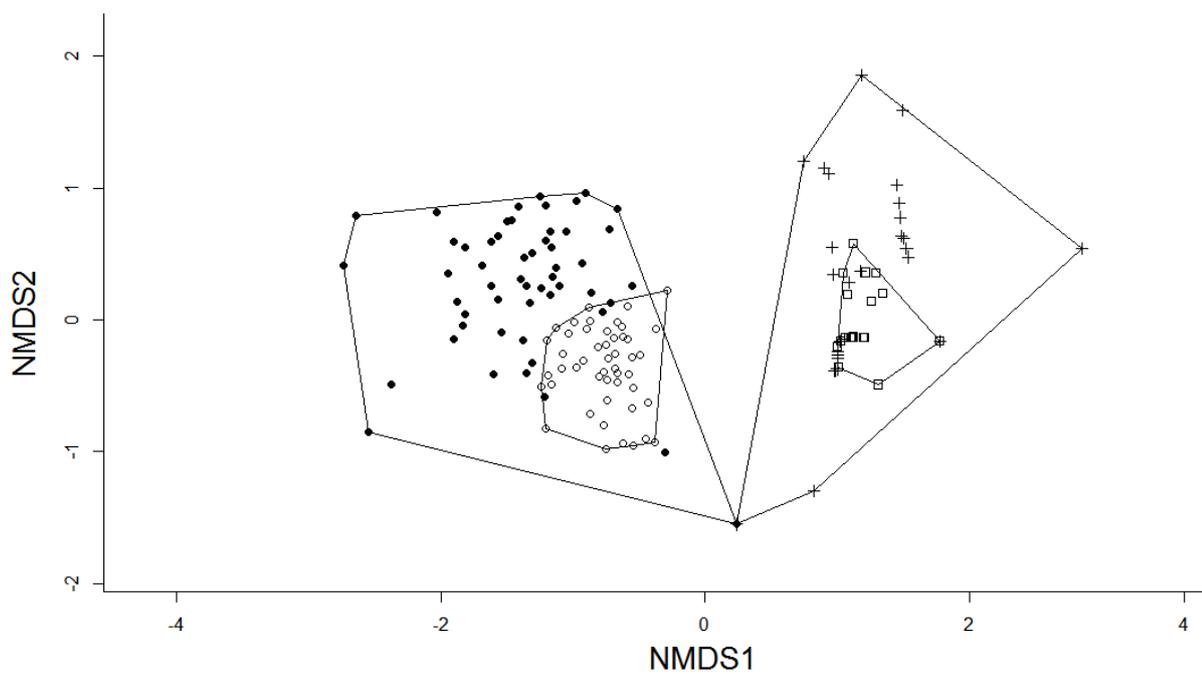


Figura 2. Ordenação do NMDS (escalonamento multidimensional não métrico) com a estrutura das comunidades parasitárias de *Potamorhina squamoralevis* (estação seca +, cheia □) e *Psectrogaster curviventris* (estação seca ○, cheia ●), coletados na Baía da Medalha, Pantanal de Mato Grosso do Sul.

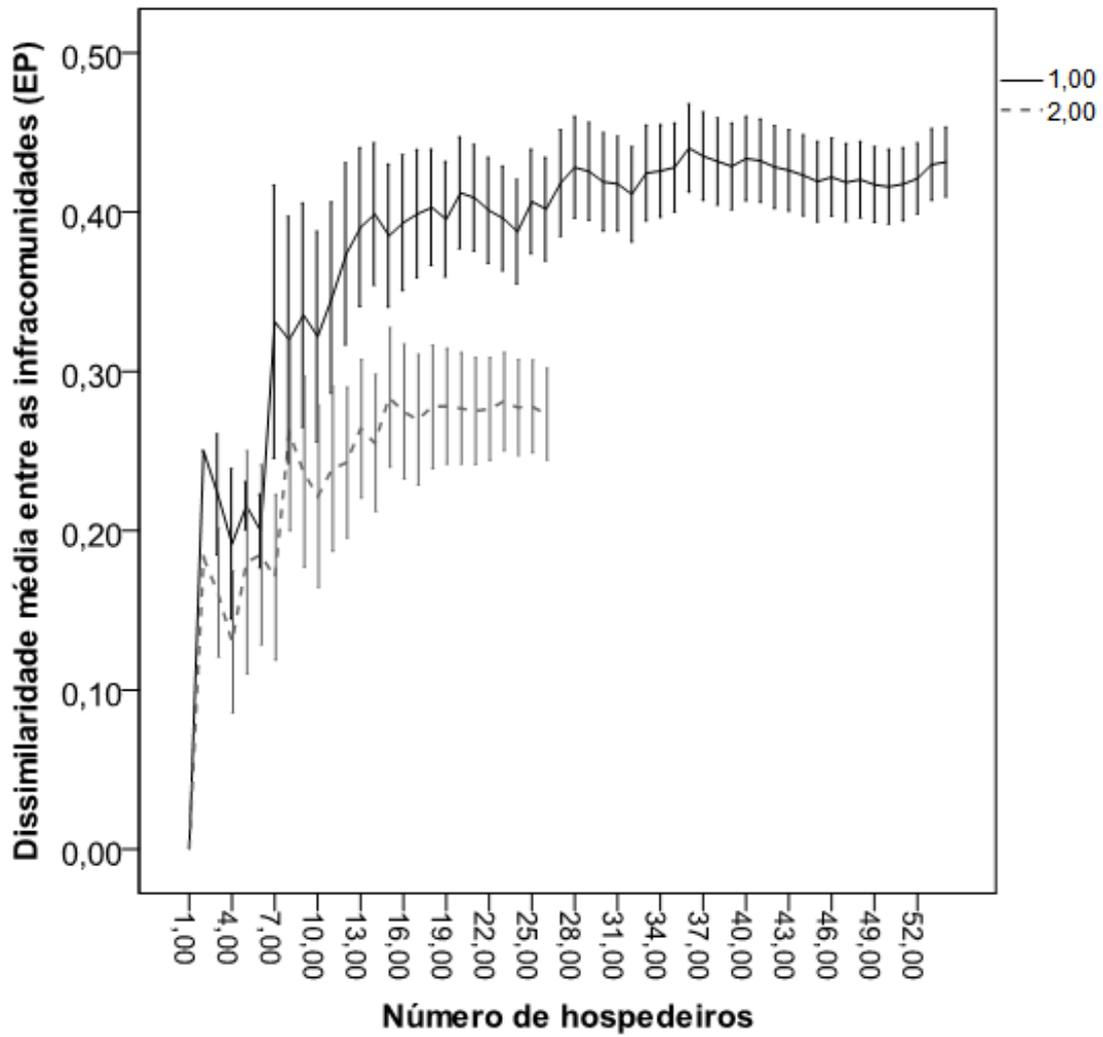


Figura 3. Curva de dissimilaridade de Bray-Curtis entre as infracomunidades parasitárias de *Potamorhina squamoralevis*, mostrando que as infracomunidades da estação seca (1) foram mais variáveis do que a estação cheia (2).

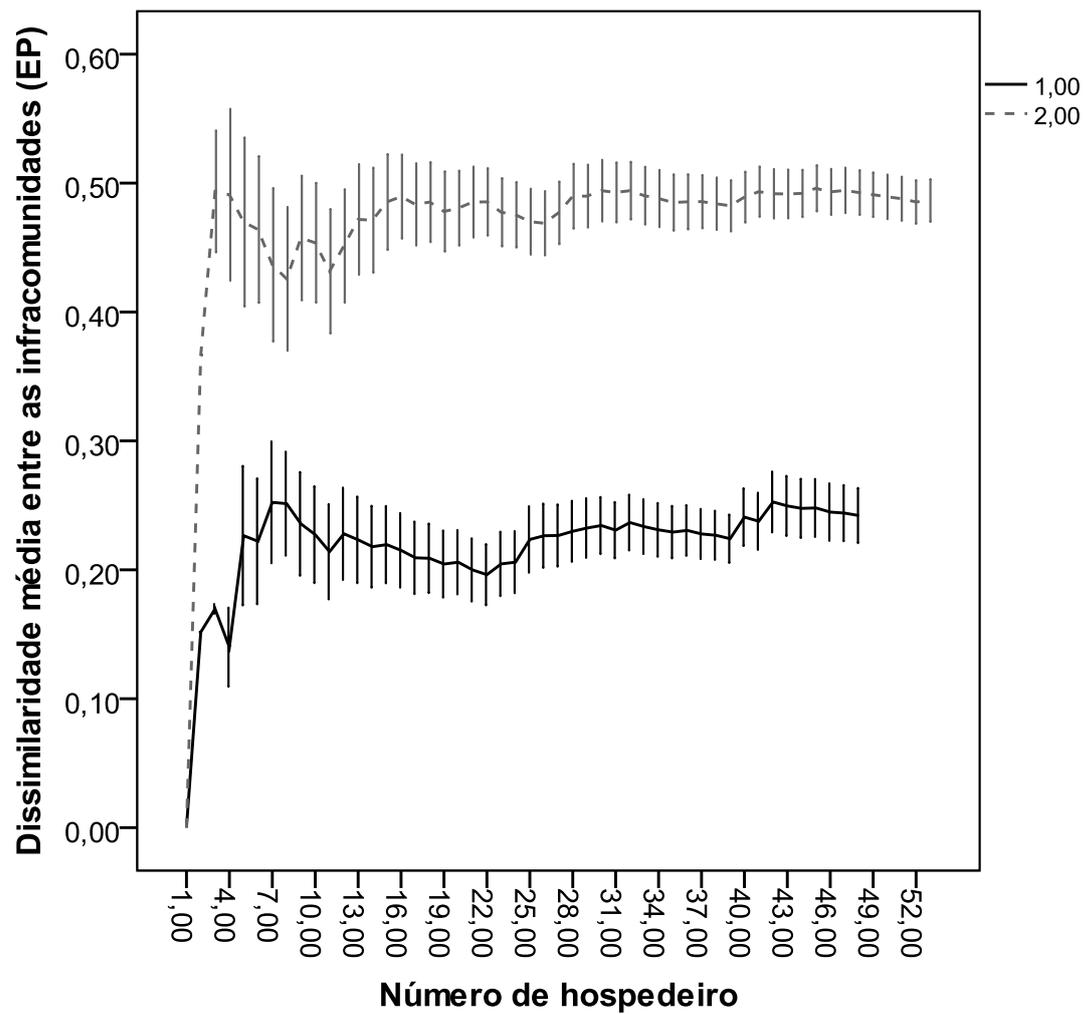


Figura 4. Curva de dissimilaridade de Bray-Curtis entre as infracomunidades parasitárias de *Psectrogaster curviventris* mostrando que as infracomunidades da estação cheia (2) foram mais variáveis do que a estação seca (1).

hospedeiro. Ambas as espécies de peixes foram caracterizadas por alta abundância e prevalência de metacercárias, e *Monogenea* foi o grupo mais rico em espécies de parasitos.

A distinção entre a riqueza das comunidades parasitárias de *P. squamoralevis* e *P. curviventris* parece estar mais relacionada a uma questão de exploração de habitat do que às diferenças do tamanho corpóreo entre as duas espécies. Além da amplitude da área geográfica, latitude e densidade das populações, o tamanho do corpo do hospedeiro é considerado um dos principais fatores relacionados à riqueza de espécies de parasitos, de modo que hospedeiros maiores apresentam maior riqueza (Kamiya et al. 2014). No entanto, no presente estudo, o tamanho dos peixes não influenciou a riqueza de parasitos, assim como *P. curviventris* apresentou menor tamanho e uma maior riqueza de espécies. Apesar de *P. squamoralevis* ter amostra menor que *P. curviventris* na estação cheia (cerca de 50%), na estação seca a amostra de *P. squamoralevis* foi maior do que a de *P. curviventris*, mas este mesmo padrão foi observado. Segundo Kamiya et al. (2014), os mecanismos preditores da riqueza parasitária podem ser obscurecidos quando são feitas comparações com hospedeiros de diferentes níveis tróficos ou que vivem em habitats completamente diferentes. Porém, os dois hospedeiros examinados apresentam o mesmo nível trófico e estão presentes na mesma localidade. Uma possibilidade seria de que apesar de estarem juntas no mesmo local e compartilharem microhabitats, a diferença de tamanho entre as espécies possa proporcionar um certo grau de segregação espacial e uma partição dos recursos alimentares (Zaret & Rand 1971, Ross 1986). Desta maneira, a diferença da riqueza parasitária entre as duas espécies de hospedeiros estudadas pode estar relacionada ao forrageamento em lugares distintos, o que gera diferentes probabilidades de contato com formas infectantes de parasitos.

A composição e a estrutura das comunidades parasitárias também não foram similares para *P. squamorelevis* e *P. curviventris*, embora estas espécies sejam próximas filogeneticamente e apresentem características ecológicas equivalentes (detritívoros e bentônicos) (Vari 1989a, Guisande et al. 2012). As relações filogenéticas e a ecologia dos hospedeiros são fatores determinantes para as comunidades parasitárias, no entanto, esses fatores podem influenciar as comunidades de modos distintos (Muñoz et al. 2006). Janovy et al. (1992) sugeriram que os traços evolutivos e fisiológicos dos hospedeiros determinam as espécies de parasitos (composição), enquanto que as características ecológicas estão relacionadas à estrutura das populações de parasitos. O fato de *P. squamorelevis* e *P. curviventris* pertencerem a gêneros distintos refletiu principalmente na composição de espécies de Monogenea. Os monogeneas foram o grupo mais rico em espécies para ambos os hospedeiros e contribuíram tanto quantitativamente como qualitativamente para a diferenciação das faunas parasitárias. A razão por terem só uma espécie compartilhada, se deve principalmente ao fato de que Monogenea é um grupo onde as espécies tendem a apresentar elevada especificidade ao hospedeiro, em alguns casos ocorrendo em uma única espécie de peixe (Poulin 1992, Morand et al. 2002, Thatcher 2006). No entanto, a ecologia do hospedeiro também foi relevante para a composição das espécies de parasitos. Os endoparasitos transmitidos troficamente estão associados aos hábitos alimentares dos hospedeiros (González & Oliva 2006, Kuris et al. 2007), desta forma, apesar de ambos os hospedeiros apresentarem a mesma dieta (Pereira & Resende 1998, Novakowski et al. 2008), a composição de espécies de nematodas não foi similar entre *P. squamorelevis* e *P. curviventris*, com apenas uma espécie compartilhada entre estes hospedeiros e em estações diferentes, sendo que esta espécie (Spirurida fam. gen. sp 2.) ocorreu em baixa prevalência e abundância em ambas as espécies de hospedeiros,

acometendo três espécimes de *P. curviventris* e um espécime de *P. squamorablevis*. Esse resultado reforça a ideia de que as duas espécies de peixes apresentam um certo grau de segregação espacial e partição dos recursos alimentares.

Apesar da dissimilaridade entre as faunas parasitárias, as metacercárias do tipo *Diplostomulum* morfotipo I e morfotipo II, foram compartilhadas por ambos os hospedeiros. O fato de diferentes espécies de peixes serem infectados por metacercárias de diplostomídeos, pode estar associado à elevada disponibilidade e alta mobilidade das cercárias (forma infectante para os peixes), o que lhes proporciona maior taxa de encontro com os hospedeiros. Além disso, peixes com alta vagilidade, como é o caso das duas espécies hospedeiras estudadas (Fernandes 1997, Vari & Röpke 2013), que exploram diferentes tipos de habitats, têm maior probabilidade de serem infectados pelas metacercárias (Grobbelaar et al. 2014).

Os Monogeneas *Enallothecium* sp. 1 e *Rhinoxenus* sp. 2 e o copépode *Ergasilus* sp. também estiveram presentes nas duas espécies de hospedeiros na estação seca. Tanto os monogeneas como copépodes são ectoparasitos e apresentam ciclos de vida diretos (Thatcher 2006, Moreira et al. 2013). Em relação aos ectoparasitos, as taxas de transmissão tendem a aumentar com a proximidade entre os hospedeiros (Bagge et al. 2004). As lagoas de planícies de inundação têm características de um sistema fechado na estação seca, proporcionando que as espécies de peixes compartilhem maior número de microhabitats. Foi possível observar que na estação seca as duas espécies de hospedeiros formavam cardumes mistos (observação realizada durante coleta nesta estação, em que em nos mesmos lances de tarrafa foram capturados espécimes das duas espécies), fato que não ocorreu na cheia, tanto que não foi possível coletar as duas espécies de hospedeiro nas mesmas campanhas de coleta. Na estação cheia, as espécies de peixes tendem a ficarem mais afastadas umas das outras, pois as lagoas adquirem

características de um sistema aberto e conseqüentemente apresentam uma maior disponibilidade de recursos e habitats disponíveis. Considerando que *P. squamorealevis* e *P. curviventris* estão presentes no mesmo local, a maior probabilidade de partilha de microhabitats, na estação seca, pode ter proporcionado a transmissão *Enallothecium* sp. 1 e *Ergasilus* sp. entre as duas espécies de hospedeiro.

Além de compartilharem poucas espécies de parasitos, *P. squamorealevis* e *P. curviventris*, parecem responder de forma distinta ao pulso de inundação. Enquanto as infracomunidades de *P. curviventris* foram mais variáveis entre os espécimes de hospedeiro na estação cheia do que na seca, o mesmo padrão não foi observado para *P. squamorealevis*. No Pantanal, há cerca de 270 espécies de peixes e o pulso de inundação é a principal força atuando sobre a biologia e ecologia das comunidades ícticas da região (Junk et al. 1989, Wantzen et al. 2002, Britski et al. 2007, Bailly et al. 2008). Durante a estação cheia, a inundação da planície conecta ambientes lênticos, como as lagoas, proporcionando aos peixes de diversas espécies a realizarem pequenas migrações laterais na planície inundada. Essa migração se dá por busca de recursos e de sítios para reprodução, gerando assim, uma miscigenação de diferentes populações (Goulding 1980, Junk et al. 1997, Bailly et al. 2008). Essa dinâmica além de misturar populações de peixes, antes isoladas na estação seca, parece gerar o mesmo efeito nas comunidades parasitárias de *P. curviventris*. Este fato é demonstrado com a maior variabilidade entre as infracomunidades desse hospedeiro na estação cheia do que na seca. Com populações de peixes advindas de lugares distintos, como outras baías ou do rio Miranda, esses indivíduos podem abrigar faunas parasitárias distintas, com diferente composição e estrutura, uma vez que estão sujeitos a um “pool” diferente de espécies de parasitos e condições ambientais (Poulin 1997, 2007). A redução do nível da água na estação seca faz com que alguns indivíduos permaneçam na baía enquanto que outros

retornam para o rio ou para outros corpos d'água adjacentes (Goulding 1980, Catella 1992). O isolamento das populações de peixes, como *P. curviventris* na Baía da Medalha pode resultar em infracomunidades menos variáveis, pois os peixes não têm contato com outras populações e estão sob as mesmas condições, disponibilidade de formas infectantes e de hospedeiros intermediários.

De acordo com a literatura, assim como outras espécies da família Curimatidae, *P. squamoralevis* também realiza migrações na estação cheia, principalmente para reprodução (Monaco & Resende 2012, Vari & Röpke 2013). Apesar das evidências de que a mesma dinâmica encontrada em *P. curviventris* ocorra em *P. squamoralevis*, os resultados deste trabalho mostraram que o efeito encontrado foi justamente ao contrário, de que a variabilidade entre as infracomunidades foi maior na seca do que na cheia. Dessa forma, fica evidente que tanto o padrão de migração dessa espécie como a sua influência sobre as comunidades parasitárias precisam ser mais bem investigados em planícies de inundação.

A sintopia de *P. squamoralevis* e *P. curviventris* não foi suficiente para gerar uma similaridade em suas faunas parasitárias, de modo que a diferença filogenética entre as duas espécies de peixes foi determinante para a composição e estrutura de suas comunidades parasitárias. No entanto, apesar da dissimilaridade, as metacercárias tipo *Diplostomulum* morfotipo I e morfotipo II foram compartilhadas entre os dois hospedeiros nas estações seca e cheia, enquanto que o *Enallothecium* sp. 1 e *Ergasilus* sp. foram compartilhadas somente na estação seca. Tanto a comunidade parasitária de *P. squamoralevis* como a de *P. curviventris* são caracterizadas por apresentarem maior riqueza em espécies de Monogenea e abundâncias de formas imaturas de digenéticos. As diferenças interespecíficas dos hospedeiros também influenciaram na variabilidade das infracomunidades parasitárias na estação cheia na Baía da Medalha. A hipótese de

que na cheia há uma maior variabilidade nas infracomunidades entre os indivíduos das duas espécies de peixes foi corroborada somente para *P. curviventris*, mostrando que essa dinâmica aparentemente não é um padrão geral entre as espécies de peixes que realizam migração lateral em planícies de inundação, como o Pantanal.

Conclusão geral

Evidenciamos que as comunidades parasitárias de peixes respondem às alterações que ocorrem no habitat do hospedeiro com o passar do tempo, e por isso podem apresentar padrões de variações temporais. A composição das comunidades de parasitos aparentemente não varia de modo previsível ao longo do tempo, por outro lado, a similaridade da estrutura dessas comunidades diminuiu à medida que aumenta a distância temporal entre elas (capítulo 1). Em um estudo de caso, realizado com o *Psectrograster curviventris* mostramos que o decaimento temporal na estrutura das comunidades parasitárias também ocorre em planícies de inundação (capítulo 2). Esse resultado respalda o que encontramos por meio da metanálise (capítulo 1), de que o decaimento temporal na similaridade da estrutura parasitária ocorre em ambiente com e sem variação sazonal.

Em ambientes com variações sazonais, tais como lagoas de planície de inundação, aparentemente a composição de espécies de parasitos não está distribuída de forma aninhada entre os espécimes de hospedeiro, de modo que esse não aninhamento se mantém no tempo. É o que podemos afirmar para *P. curviventris* amostrados no Pantanal sul, ficando clara a necessidade de estudos que busquem explorar o mesmo tema em regiões onde o pulso de inundação é um importante agente estruturador de comunidades. Ainda sobre a questão relacionada ao tipo de ambiente (sazonal/não sazonal), encontramos que a riqueza e a similaridade, entre períodos de tempo, das comunidades parasitárias não difere quanto ao habitat do hospedeiro sofrer ou não variações sazonais (capítulo 1). Essa indiferença quanto a variação do ambiente, parece estar relacionada ao hospedeiro e ao seu comportamento, bem como sua biologia e ecologia. De fato, encontrado que espécies de hospedeiro sintópicos não compartilham faunas parasitárias similares (capítulo 3) e a forma de como a comunidade de parasitos

responde as alterações ambientais durante a estação cheia, aparentemente não é um padrão geral entre as espécies de hospedeiro. Em *Potamorhina squamoralevis*, na estação seca houve uma maior variabilidade entre as infracomunidades, por outro lado, em *P. curviventris* na estação na cheia observou-se a maior variabilidade quando comparada com a seca, corroborando parcialmente nossa hipótese.

Esta dissertação contribui com informações que preenchem uma pequena parcela na lacuna do conhecimento sobre comunidades parasitárias, em especial ao que se refere à variações temporais e ambientes de planície de inundação.

Literatura citada

- Alcaraz C, Gholami Z, Esmaili HR & García-Berthou E. 2015. Herbivory and seasonal changes in diet of a highly endemic cyprinodontid fish (*Aphanius farsicus*). *Environmental Biology of Fishes* 98: 1541-1554.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR & Lewinsohn TM. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116: 716-722.
- Almeida-Neto M, P. Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Altizer S, Dobson A, Hosseini P, Hudson P, Pascual M & Rohani P. 2006. Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters* 9: 467-484.
- Amaral Filho ZP. 1986. Solos do Pantanal matogrossense. In: I Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômico do Pantanal (Eds. Departamento de Difusão de Tecnologia – EMBRAPA), pp. 91-103. Embrapa, Corumbá.
- Anderson M J. 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62: 245-253.
- Arim M, Abades SR, Laufer G, Loureiro M & Marquet PA. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119: 147-153.
- Arrington DA, Winemiller KO & Layman CA. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia* 44: 157-167.
- Atmar W & Pettersom BD. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Azevedo RK, Adballah VD & Luque JL. 2006. Ecologia da comunidade de metazoários parasitos do acará *Geophagus brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1824) (Perciformes: Cichlidae) do Rio Guandu, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 28(4): 403-411.
- Bagge AM, Poulin R & Valtonen ET. 2004. Fish population size, and not density, as the determining factor of parasite infection: a case study. *Parasitology* 128: 305-313.
- Bates D, Maechler M, Bolker B & Walker S. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. Versão 1.1-7. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bailly D, Agostinho AA & Suzuki HI. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. *River Research and Applications* 24: 1218-1229.
- Bleich ME, Silveira RML & Nogueira FMB. 2009. Limnological patterns in Northern Pantanal lagoons. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52(3): 755-764.
- Bolker BM, Brookes ME, Clark CJ, Geange SW, Pousen JR, Stevens MHH & White JSS. 2008. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24(3): 127-135.
- Braicovich PE & Timi JT. 2010. Seasonal stability in parasite assemblages of the Brazilian flthead, *Percophis brasiliensis* (Perciformes: Percophidae): predictable tools for stock identification. *Folia Parasitologica* 57(3): 206-212.
- Britski HA, Silimon KZS & Lopes BS. 2007. Peixes do Pantanal: manual de identificação. Embrapa, Brasília, 227pp.
- Brooks DR, León-Regagnon V & Perez-Ponce G. 2001. Los parásitos y la biodiversidad. In: Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad (Eds. HM, Hernández, AN García, F Álvarez & M Ulloa), pp. 245-289. UNAM, México.
- Brose U, Jonsson T, Berlow EL, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier LF, Blanchard JL, Brey T, Carpenter SR, Blandenier MFC, Cushing L, Wah HA, Dell T, Edwards F,

- Harper-Smith S, Jacob U, Ledger ME, Martinez M, Memmott J, Mintenbeck K, pinnegar JK, Rall BC, Rayner TS, Reuman DC, Ruess L, Ulrich W, Williams RJ, Woodward G & Cohen JE. 2006. Consumer–resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87(10): 2411-2417.
- Brunn HH & Moen J. 2003. Nested communities of alpine plants on isolated mountains: relative importance of colonization and extinction. *Journal of Biogeography* 30: 297-303.
- Burnham KP & Anderson DR. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33(2): 261-304.
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM & Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Caceres M & Legendre P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566-3574.
- Carney JP & Dick TA. 2000. Helminth communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)): determinants of pattern. *Canadian Journal of Zoology* 78: 538-555.
- Carvalho AR & Luque JL. 2011. Seasonal variation in metazoan parasites of *Trichiurus lepturus* (Perciformes: Trichiuridae) of Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 71(3): 771-782.
- Catella AC. 1992. Estrutura da comunidade e alimentação dos peixes da baía do Onça, uma lagoa do Pantanal do rio Aquidauana, MS. UNICAMP, Campinas. Dissertação de Mestrado, 215pp.
- Ceccarelli PS, Adriano EA, Santos SMC, Rego RF & Silva LOL. 2006. Levantamento quali-quantitativo da fauna parasitológica de peixes do Pantanal matogrossense. In: Pesquisas patológicas e genéticas em recursos pesqueiros da Bacia do Alto Paraguai (Eds. Centro Nacional de Pesquisa e Gestão de Recursos Pesqueiros Continentais-Cepta), pp. 16-116. IBAMA, Pirassununga.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 31: 343-366.
- Conroy CJ, Demboski JR & Cook JA. 1999. Mammalian biogeography of the Alexander Archipelago of Alaska: a north temperate nested fauna. *Journal of Biogeography* 26: 343-352.
- Costa-Pereira R, Paiva F & Tavares LER. 2013. Variation in the parasite community of the sardine fish *Triportheus nematurus* (Actinopterygii: Characidae) from the Medalha lagoon in the Pantanal wetland, Brazil. *Journal of Helminthology* 88: 272-277.
- Coutant CC. 1998. What is normative for fish pathogens? A perspective on the controversy over in interactions between wild and cultured fish. *Journal of Aquatic Animal Health* 10: 101-106.
- Crisp MD & Cook LG. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist* 196: 681-694.
- Désilets HD, Locke AS, McLaughlin JD & Marcogliese DJ. 2013. Community structure of *Diplostomum* spp. (Digenea: Diplostomidae) in eyes of fish: Main determinants and potential interspecific interactions. *International Journal for Parasitology* 41(11): 929-939.
- Dominguez F, Rivera E, Lettenmaier DP & Castro CL. 2012. Changes in winter precipitation extremes for the western United States under a warmer climate as simulated by regional climate models. *Geophysical Research Letters* 39: L05803.
- Drake JA. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 159-164.

- Duque A, Phillips J, von Hildebrand P, Posada C, Prieto A, Rudas A, Suescun M & Stevenson P. 2009. Distance decay of tree species similarity in protected areas on Terra Firme forests in Colombian Amazonia. *Biotropica* 41: 599-607.
- Eiras JC, Takemoto RM & Pavanelli GC. 2006. Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes. EDUEM, Maringá, 501pp.
- Eloranta AP, Kahilainen KK & Jones RI. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in the diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 77: 80-97.
- Falagas ME, Pitsouni EI, Malietzis GA & Pappas G. 2008. Comparison of PubMed, Scopus, Web of Science, and Google Scholar: strengths and weaknesses. *FASEB Journal* 22: 338-342.
- Fernandes CC. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 36-44.
- Gaston KJ. 2003. The how and why of biodiversity. *Nature* 421: 900-901.
- Garcías F, Mendoza R & George-Nascimento M. 2001. Varicación entre años de las infracomunidades de parasitos metazoos de la corvina *Cilus gilberti* (Pisces: Sciaenidae) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 833-840.
- Gavel Y & Iselid L. 2008. Web of Science and Scopus: a journal title overlap study. *Online Information Review* 32(1): 8-21.
- Giacomini HC. 2005. Modelos dinâmicos de assembleias. *Oecologia Australis* 14(2): 327-358.
- Giacomini HC. 2007a. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis* 11 (4): 521-543.
- Giacomini HC. 2007b. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica* 37(3): 431-446.
- Gimenes MF, Fugi R, Isaac A & Silva MR. 2013. Spatial, seasonal and ontogenetic changes in food resource use by a piscivore fish in two Pantanal lagoons, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 11(1): 163-170.
- González MT & Poulin R. 2005a. Spatial and temporal predictability of the parasite community structure of a benthic marine fish along its distributional range. *International Journal for Parasitology* 35: 1369-1377.
- González MT & Poulin R. 2005b. Nested patterns in parasite component communities of a marine fish along its latitudinal range on the Pacific coast of South America. *Parasitology* 131(4): 569-577.
- González MT & Oliva E. 2006. Similarity and structure of the ectoparasite communities of rockfish species from the southern Chilean coast in a temporal scale. *Parasitology* 133: 335-343.
- Gotelli NJ. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli NJ & Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Goulding M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press, Los Angeles 280pp.
- Granado-Lorencio C, Serna AH, Carvajal JD, Jiménez-Segura LF, Gulfo A & Alvarez F. 2012. Regionally nested patterns of fish assemblages in floodplain lakes of the Magdalena river (Colombia). *Ecology and Evolution* 2(6): 1296-1303.
- Grobbelaar A, Van As LL, Butler HJB & Van As JG. 2014. Ecology of Diplostomid (Trematoda: Digenea) Infection in Freshwater Fish in Southern Africa. *Zoological Society of Southern Africa* 49(2): 222-232.

- Guisande C, Pelayo-Villamil P, Vera M, Manjarres-Hernández A, Carvalho MR, Vari RP, Jimenez LF, Fernandez C, Martinez P, Prieto-Piraquive E, Granado-Lorencio C & Duque SR. 2012. Ecological Factors and Diversification among Neotropical Characiforms. *International Journal of Ecology* 610419: 1-20.
- Haluch CF, Freitas MO, Corrêa MFM & Abilhoa V. 2009. Variação sazonal e mudanças ontogênicas na dieta de *Menticirrhus americanus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Sciaenidae) na baía de Ubatuba-Enseada, Santa Catarina, Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4(3): 347-356.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD. 2001. Past: Paleontological Statistics software for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1): 1-9.
- Hanya G, Stevenson P, van Noordwijk M, Wong ST, Kanamori T, Kuze N, Aiba S, Chapman AC & Van Schaik C. 2011. Seasonality in fruit availability affects frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography* 34: 1009-1017.
- Heckman CW. 1994. The Seasonal Succession of Biotic Communities in Wetlands of the Tropical Wet-and-Dry Climatic Zone: I. physical and chemical causes and biological effects in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *International Review of Hydrobiology* 79(3): 397-421.
- Iannacone J, Morón L & Guizado S. 2010. Variación entre años de la fauna de parásitos metazoos de *Sciaena deliciosa* (Tschudi, 1846) (Perciformes: Sciaenidae) en Lima, Perú. *Latin American Journal of Aquatic Research* 38(2): 218-226.
- Janovy JJ, Clopton RE & Percival TJ. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *Journal of Parasitology* 78: 630-640.
- Junk WJ, Bayley PB & Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: *Proceedings of the International Large River Symposium* (Ed. DP Dodge), pp. 110-127. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa.
- Junk WJ, Soares MGM & Saint-Paul U. The fish. 1997. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a pulsing system* (Ed. WJ Junk), pp. 385-408. Springer, Berlin.
- Junk WJ, Cunha CN, Wantzen KM, Petermann P, Strüßmann C, Marques MI & Adis J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- Junk WJ, da Silva CJ, Nunes da Cunha C & Wantzen KM. 2011. The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland. Pensoft, Moscow, 857pp.
- Kadlec D, Šimková A, Jarkovsky J & Gelnar M. 2003. Parasite communities of freshwater fish under flood conditions. *Parasitology Research* 89: 272-283.
- Kamiya T, O'Dwyer K, Nakagawa S & Poulin R. 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews* 89: 123-134.
- Karvonen A, Pauku S, Seppälä O & Valtonen ET. 2005. Resistance aga flukes: naïve versus previously infected fish. *Parasitology Research* 95(1): 55-59.
- Kennedy CR. 2009. The ecology of parasites of freshwater fishes: the search for patterns. *Parasitology* 136: 1653-1662.
- Keppeler FW, Lanes LE, Rolon AS; Reichard M; Stenert C; Lehmann P & Maltchik L. 2015. The morphology–diet relationship and its role in the coexistence of two species of annual fishes. *Ecology of Freshwater Fish* 24: 77-90.
- Kuris AM, Goddard JHR, Torchin ME, Murphy N, Gurney R & Lafferty KD. 2007. An experimental evaluation of host specificity: the role of encounter and compatibility filters for a rhizocephalan parasite of crabs. *International Journal for Parasitology* 37: 539-545.

- Lamková K, Šimková A, Palíková M, Jurajda P & Lojek A. 2007. Seasonal changes of immunocompetence and parasitism in chub (*Leuciscus cephalus*), a freshwater cyprinid fish. *Parasitology Research* 101: 775-789.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Le Morvan C, Troutaud D & Deschaux P. 1998. Differential effects of temperature on specific and non-specific immune defences in fish. *The Journal of Experimental Biology* 201: 165-168.
- Lima PV, Loverde-Oliveira SM, Silva MC & Oliveira VA. 2012. Variação na riqueza das espécies zooplanctônicas em lagoas marginais do rio Cuiabá (Pantanal-MT). *Biodiversidade* 11(1): 57-68.
- Locke SA, McLaughlin JD & Marcogliese DJ. 2013. Predicting the similarity of parasite communities in freshwater fishes using the phylogeny, ecology and proximity of hosts. *Oikos* 122: 73-83.
- Lourenço LS, Mateus LAF & Penha J. 2012. Variação espaço-temporal na distribuição e abundância de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Characiformes: Characidae) em lagoas da planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 34(1): 23-32.
- Lowe-McConnell RH. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 388pp.
- Luque JL & Poulin R. 2007. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology* 134: 865-878.
- Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell publishing, Oxford, 256pp.
- Marcogliese DJ. 2004. Parasites: small players with crucial roles in the ecological theatre. *Ecohealth* 1: 151-164.
- Mason NWH, Irz P, Lanoiselée C, Mouillot D & Argillier C. 2008. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology* 77: 285-296.
- Menge BA & Olson AM. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends Ecology & Evolution* 5: 52-57.
- Mckinney ML & Drake JA. 1998. Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa and Communities. Columbia University Press, New York, 528pp.
- Minchella DJ & Scott ME. 1991. Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 250-254.
- Monaco IA & Resende EK. 2012. Alimentação dos Peixes Detritívoros da Baía Tuiuiú, Rio Paraguai, Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Boletim de pesca e desenvolvimento-EMBRAPA* 115: 1-18.
- Morand S, Šimková A, Matejusová A, Plaisance L, Verneau O & Desdevises Y. 2002. Investigating patterns may reveal processes: evolutionary ecology of ectoparasitic monogeneans. *International Journal for Parasitology* 32: 111-119.
- Moreira J, Paschoal F, Cezar AD & Luque JL. 2013. Occurrence of *Clavellisa ilishae* (Copepoda: Lernaeopodidae) parasitizing herrings (Actinopterygii: Clupeidae) in Brazil. *Revista brasileira de Parasitologia Veterinária* 22(4): 616-618.
- Mouritsen KN & Poulin R. 2002. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology* 124: 101-117.
- Muñoz G, Grutter AS & Cribb TH. 2006. Endoparasite communities of five fish species (Labridae: Cheilinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology* 132: 363-374.

- Muñoz G & Delorme N. 2011. Variaciones temporales de las comunidades de parasitos en peces intermareales de Chile central: hospedadores residentes vs temporales. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46(3): 313-327.
- Nekola JC & White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Neves LR, Pereira FB, Tavares-Dias M & Luque JL. 2013. Seasonal Influence on the parasite fauna of a wild population of *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae) from the Brazilian Amazon. *Journal of Parasitology* 99(4): 718-721.
- Novakowski GC, Hahn NS & Fugi R. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 567-576.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H. 2015. *Vegan: Community ecology package*. Versão 2.2.1. Disponível em: <https://github.com/vegandevs/vegan>.
- Oliva ME, González MT & Acuña E. 2004. Metazoan parasite fauna as a biological tag for the habitat of the flounder *Hippoglossina macrops* from northern Chile, in a depth gradient. *Journal of Parasitology* 90(6): 1374-1377.
- Oliva ME & González MT. 2005. The decay of similarity over geographical distance in parasite communities of marine fishes. *Journal of Biogeography* 32: 1327-1332.
- Olson ER, Pierce JR, Jacobson CK & Bureson EM. 2004. Temporal changes in the prevalence of parasites in two Oregon estuary-Dwelling fishes. *Journal of Parasitology* 90(3): 564-571.
- Pavanelli GC, Takemoto RM, Guidelli GM, Lizama MAP, Aoyama PMM, Tanaka LK, Isaac A, Moreira ST, França JG & Ito KF. 2004. Parasite fauna of fishes from the Upper Paraná River, Brazil. In: *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain* (Eds. AA Agostinho, L Rodrigues, LC Gomes, SM Thomaz, LE Miranda), pp. 193-197. EDUEM, Maringá.
- Pereira RAC & Resende EK. 1997. Peixes detritívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul. *Emprapa-CPAP- Boletim de Pesca* 12: 1-46.
- Pérez-del- Olmo A, Fernández M, Raga JA, Kostadinova A & Morand S. 2009. Not everything is everywhere: the distance decay of similarity in a marine host-parasite system. *Journal of Biogeography* 36: 200-209.
- Pietroock M & Marcogliese DJ. 2003. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends Parasitology* 19: 293-299.
- Pillar VD. 2007. MULTIV, software para análise multivariada, testes de hipóteses e autoreamostragens. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS. Versão 2.5b for Machintosh e Windows. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.
- Poulin R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal for Parasitology* 22(6): 753-758.
- Poulin R. 1997. Species richness of parasite assemblages: Evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 341-358.
- Poulin R. 1999. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal for Parasitology* 29: 903-914.
- Poulin R & Morand S. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of biology* 75(3): 278-293.
- Poulin R & Valtonen ET. 2001. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology* 3: 1194-1204.
- Poulin R & Morand S. 2004. *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Institution Books, Washington, 216pp.

- Poulin R. 2003. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *Journal of Biogeography* 30: 1609-1615.
- Poulin R. 2007. Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press, Princeton, 332pp.
- Poulin R. 2009. Distance decay of similarity among parasite communities of three marine invertebrate hosts. *Oecologia* 160: 163-173.
- R core team R. 2014. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/>.
- Rivas LR. 1964. A re-interpretation of the concepts “sympatric” and “allopatric” with proposal of the additional terms “syntopic” and “allotopic”. *Systematic Zoology* 13: 42-43.
- Rohde K, Worthen WB, Heap M, Hugwmy B & Gukgand JF. 1998. Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish. *International Journal for Parasitology* 28: 543-549.
- Ross ST. 1986. Resource Partitioning in Fish Assemblages: A Review of Field Studies. *Copeia* 2: 352-388.
- Saulino HHL & Trivinho-Strixino. 2014. Macroinvertebrados aquáticos associados às raízes de *Eichhornia azuera* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae) em uma lagoa marginal no Pantanal, MS. *Biotemas* 27 (3): 65-72.
- Scharf FS, Juanes F & Rountree FA. 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229-248.
- Seppälä O, Karvonen A & Valtonen ET. 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke-fish interaction. *Animal Behaviour* 68: 257-263.
- Silva EL, Fugi R & Hahn NS. 2007. Variações temporais e ontogenéticas na dieta de um peixe onívoro em ambiente impactado (reservatório) e em ambiente natural (baía) da bacia do rio Cuiabá da bacia do rio Cuiabá. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 29(4): 387-394.
- Soininen J, McDonald R & Hillerbrand H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3-12.
- Sousa W. 1984. The role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Souza GTR, Machado MH, Dias MLGG, Yamada FH, Pagotto GPA & Pavanelli GC. 2008. Composição e sazonalidade dos moluscos do alto Rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como hospedeiros intermediários de digenéticos. *Acta Scientiarum* 30(2): 309-314.
- Storch D & Gaston KJ. 2004. Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology* 5: 389-400.
- Súarez YR, Petreire Jr.M & Catella AC. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology* 11: 45-50.
- Takemoto RM, Pavanelli GC, Lizama MAP, Lacerda ACF, Yamada FH, Moreira LHA, Ceschini TL & Bellay S. 2009. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 69(2): 691-705.
- Tavares LER & Luque JL. 2008. Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish species from Brazil. *Journal of Parasitology* 94: 985-989.
- Tavares LER, Campião KM, Costa-Pereira R & Paiva F. In press. Helmintos endoparasitos de vertebrados silvestres em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* X: XX-XX.

- Thatcher VE. 2006. Amazon fish parasites. Pensoft, Moscow, 508 pp.
- Thieltges DW, Ferguson MAD, Krakau CSJM, Montaudouin X, Noble LR, Reise K & Poullin R. 2009. Distance decay of similarity among parasite communities of three marine invertebrate hosts. *Oecologia* 160: 163-173.
- Thomas F, Cezilly F, Meeüs T de, Crivelli A & Renaud F. 1997. Parasitism and ecology of wetlands: a review. *Estuaries* 20(3): 646-654.
- Thomaz SM, Tôah FAL, Roberto MC, Esteves FA & Lima AF. 1992. Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a Várzea Lake of the high Rio Paraná, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Review Hydrobiology tropical* 24(4): 269-276.
- Timi JT & Poulin R. 2003. Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish. How repeatable is it? *International Journal for Parasitology* 33(12): 1353-1362.
- Timi TJ, Lanfranchi AL & Luque JL. 2010a. Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasilianus* in the southwestern Atlantic: Infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *International Journal for Parasitology* 40: 243-254.
- Timi J, Luque JL & Poulin R. 2010b. Host ontogeny and the temporal decay of similarity in parasite communities of marine fish. *International Journal for Parasitology* 40: 963-968.
- Trenberth KE. 2011. Changes in precipitation with climate change. *Climate Research* 47: 123-138.
- Valtonen ET, Pulkkinen K, Poulin R & Julkunen M. 2001. The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology* 122: 471-481.
- Van der Maarel E. 2005. *Vegetation Ecology*. Blackwell Science, Oxford, 395pp.
- Vari P. 1984. Systematics of the neotropical characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contribution of Zoology* 400: 1-63.
- Vari RP. 1989a. A Phylogenetic Study of the Neotropical Characiform Family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contribution of Zoology*: 471: 1-71.
- Vari RP. 1989b. Systematics of the neotropical characiform genus *Psectrogaster* Eigenmann and Eigenmann (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contribution of Zoology* 481: 1-43.
- Vari RP & Röpke CP. 2013. Curimatidade. In: Peixes do Rio Madeira (Eds. LJ Quiroz, G Torrente-vilara, WM Ohara, THS Pires, J Zuanon, CRC Doria) pp. 113-137. Santo Antônio Energia, São Paulo.
- Vidal-Martínez VM & R Poulin. 2003. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish hosts. *Parasitology* 127: 387-398.
- Violante-González J, Aguirre-Macedo ML & Vidal-Martínez VM. 2008. Temporal variation in the helminth parasite communities of the pacific fat sleeper, *Dormitator latifrons*, from Tres Palos lagoon, Guerrero, Mexico. *Journal Parasitology* 94(2): 326-334.
- Violante-González J, Aguirre-Macedo ML, Rojas-Herrera A & Guerrero SG. 2009. Metazoan parasite community of blue sea catfish, *Sciades guatemalensis* (Ariidae), from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. *Parasitology Research* 105: 997-1005.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc, New Jersey, 663pp.
- Zaret TM & Rand AS. 1971. Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. *Ecology* 52(2): 336-342.
- Zelmer DA. 2004. Development of nestedness: Host biology as a community process in parasite communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)) from Garner Lake, Alberta. *Journal of Parasitology* 90: 435-436.

- Zelmer DA. 2014. Size, time, and asynchrony matter: The species–area relationship for parasites of freshwater fishes. *Journal of Parasitology* 100(5): 561-568.
- Wantzen KM, Machado FA, Voss M, Boriss H & Junk WJ. 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64: 239-251.
- Wetzel CE, Bicudo DC, Ector L, Lobo EA, Soininen J, Landeiro VL & Bini LM. 2012. Distance decay of similarity in neotropical Diatom communities. *PLoS ONE* 7(9): e45071.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AL, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies J, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM & Stephens PR. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310-1324.
- Winemiller KO & Jepsen DB. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53: 267-296.
- Winter M, Johnson DH, Shaffer JA, Donovan TM & Svedarsk D. 2006. Patch Size and Landscape Effects on Density and Nesting Success of Grassland Birds. *The Journal of Wildlife Management* 70(1): 158-172.
- Yan DH, Wu D, Huang R, Wang LN & Yang GY. 2013. Drought evolution characteristics and precipitation intensity changes during alternating dry-wet changes in the Huang–Huai–Hai River basin. *Hydrology and Earth System Sciences* 17: 2859-2871.