

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 18/02/2022.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CAMPUS DE BOTUCATU

*Filogenia e taxonomia de mixozoários parasitos de
peixes provenientes de rios interiores do Estado de
São Paulo*

Diego Henrique Mirandola Dias Vieira

Orientador: Prof. Dr. Rodney Kozlowiski de Azevedo

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP, Campus de Botucatu/SP, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Botucatu

2020

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM. DIVISÃO TÉCNICA
DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU – UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Vieira, Diego Henrique Mirandola Dias.

Filogenia e taxonomia de mixozoários parasitos de peixes provenientes de rios interiores do Estado de São Paulo / Diego Henrique Mirandola Dias Vieira. - Botucatu, 2020

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Rodney Kozlowiski de Azevedo

Capes: 20400004

1. Peixe - Filogenia. 2. Peixes - Parasitos. 3. Myxobolus. 4. Biologia molecular. 5. Histologia.

Palavras-chave: Myxobolidae; análise ultraestrutural; biologia molecular; filogenia; histologia.

À Antonio e Maria,

Dedico

“A ciência nunca resolve um problema sem criar pelo menos outros dez”

(George Bernard Shaw)

Agradecimientos

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus, pela força e sabedoria que tem me proporcionado em todos os momentos da minha vida.

Aos meus pais, Antonio e Maria, pela educação, base, amor, esforço, carinho, confiança e apoio. Sem eles nada disso seria possível e eu não seria nada.

À minha noiva Priscila, pelo companheirismo, amor, incentivo em minhas atividades, conselhos e por todas as conversas sobre presente, passado e futuro. Por ser minha companheira de congressos e viagens. Obrigada por estar sempre ao meu lado e pelo sorvete.

À minha família, por todas as festas, churrascos e momentos de descontração que são tão importantes quando se escreve uma tese. Obrigado por acreditarem em mim.

À Pérola, pelo amor incondicional.

Ao meu orientador e amigo, Prof. Rodney, por todos os ensinamentos, conversas e debates. Obrigado pelo apoio e confiança em todos esses anos de convívio.

À Prof^a. Vanessa, por todas as ideias, ajuda e colaborações. Obrigado por ser minha coorientadora informal.

À Prof^a. Maria João Santos, da Universidade do Porto - Portugal, pela receptividade e por ter compartilhado comigo seus conhecimentos durante meu período de estágio.

Aos colegas do LAPAS – Unesp e do Laboratório de Ictioparasitologia – USC, por compartilharem os momentos bons e ruins, de alegria e de desespero, de confiança e de incertezas. No final, todos conseguiremos vencer as batalhas.

Aos meus amigos de São Manuel, por todas as conversas, momentos de descontração e relaxamento.

Ao Prof. Tit. Reinaldo, por ter me aberto as portas do laboratório da iniciação científica até hoje, para que eu pudesse desenvolver pesquisa. Obrigado pelas correções na qualificação que ajudaram na escrita dessa tese.

À Aline Zago, pela valorosa correção da minha qualificação que ajudou muito a tornar essa tese melhor. Obrigado pelas dicas e por toda a ajuda.

Aos técnicos e funcionários do Departamento de Parasitologia do IBB, pela ajuda e colaboração em todos os momentos que precisei.

Aos pescadores, que tanto contribuíram na coleta dos peixes utilizados nesse estudo. Muito obrigado.

À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – Processo nº 2015/24901-8) pelo apoio científico e financeiro para a realização desta pesquisa.

A todos que estiveram ao meu lado.

Sumário

Sumário

| | |
|--|-----|
| Resumo | 1 |
| Abstract | 3 |
| Introdução geral | 5 |
| <i>Rios Batalha e Tietê</i> | 6 |
| <i>Parasitas de peixes: Mixozoários</i> | 9 |
| <i>Biodiversidade de mixozoários</i> | 17 |
| Objetivos | 29 |
| Material e Métodos | 31 |
| Referências | 34 |
| Capítulo 1: Morphological and molecular analysis of <i>Henneguya</i> sp. 1 (Cnidaria: Myxosporea), parasitizing gills of <i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1837) from Brazil..... | 60 |
| Capítulo 2: Uma nova espécie, <i>Henneguya</i> sp. 2 (Cnidaria: Myxosporea), infectando as brânquias de <i>Astyanax lacustris</i> do Brasil..... | 85 |
| Capítulo 3: Análise filogenética das espécies de mixozoários da família Myxobolidae (Cnidaria) do Brasil..... | 107 |
| Anexo 1: Morphological and molecular description of <i>Myxobolus batalhensis</i> n. sp. (Myxozoa, Myxosporea), a liver and ovaries parasite of <i>Salminus hilarii</i> in Brazil..... | 126 |
| Anexo 2: <i>Myxobolus imparfinis</i> n. sp. (Myxozoa: Myxosporea), a new gill parasite of <i>Imparfinis mirini</i> Haseman (Siluriformes: Heptapteridae) in Brazil..... | 156 |
| Anexo 3: Supplementary studies on <i>Henneguya guanduensis</i> (Cnidaria: Myxosporea) infecting gills and intestine of <i>Hoplosternum littorale</i> in Brazil: ultrastructural and molecular data..... | 176 |
| Considerações finais | 195 |

Resumo

RESUMO

Parasitas de organismos aquáticos apresentam considerável relevância para estudo devido ao seu impacto nos sistemas de aquicultura e na pesca em todo o mundo. Mixozoários são microparasitos que tem um ciclo de vida complexo, alternando entre um hospedeiro vertebrado e um invertebrado, podendo ser responsáveis por causar doenças principalmente em peixes, com altas taxas de mortalidade. Muitos mixozoários permanecem desconhecidos pela comunidade científica e seu potencial em causar doenças em peixes segue indeterminado em alguns casos. Desta forma, o presente trabalho teve como objetivo analisar de forma morfológica e molecular mixozoários parasitos de peixes de rios interiores do estado de São Paulo, assim como caracterizar as relações filogenéticas desses parasitos e seu potencial patológico. Durante os anos de 2016 a 2019 foram coletados espécimes de cinco espécies de peixes das ordens Characiformes e Siluriformes. Foram utilizadas técnicas de biologia molecular, histologia e análise ultraestrutural na descrição taxonômica das espécies. *Myxobolus batalhensis* n. sp. encontrado parasitando *Salminus hilarii* (Bryconidae), *Myxobolus imparfinis* n. sp. encontrando parasitando *Imparfinis mirini* (Heptapteridae), *Henneguya* sp. 1 encontrado parasitando *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae) e *Henneguya* sp. 2 encontrado parasitando *Astyanax lacustris* (Characidae), tiveram a caracterização morfológica e molecular realizadas. Foi feito um estudo suplementar sobre *Henneguya guanduensis*, encontrado parasitando *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae), com análise molecular, ultraestrutural e filogenética. Foi realizada ainda a análise filogenética das espécies de mixozoários da família Myxobolidae que parasitam peixes do Brasil. A diversidade de mixozoários encontrados nas espécies de peixes alvos deste estudo evidencia a necessidade de se intensificar o estudo da diversidade e do potencial patogênico destes parasitos.

Palavras-chave: Análise ultraestrutural, biologia molecular, histologia, filogenia Myxobolidae, rio Batalha, rio Tietê, SSU rDNA.

Abstract

ABSTRACT

Parasites of aquatic organisms present considerable relevance to study because of their impact on aquaculture and fisheries worldwide. Myxozoans are microparasites that have a complex life cycle, alternating between a vertebrate and an invertebrate host, being able to be responsible for causing diseases mainly in fish, with high mortality rates. Many myxozoans remain unknown to the scientific community and their potential to cause disease in fish remains undetermined in some cases. Thus, the present study aimed to analyze morphologically and molecularly myxozoans parasites of fish from inland rivers of the state of São Paulo, as well as to characterize the phylogenetic relationships of these parasites and their pathological potential. From 2016 to 2019 specimens from five species from Characiformes and Siluriformes orders were collected. Molecular biology, histology, and ultrastructural analysis techniques were used taxonomic description of species. *Myxobolus batalhensis* n. sp. found parasitizing *Salminus hilarii* (Bryconidae), *Myxobolus imparfinis* n. sp. found parasitizing *Imparfinis mirini* (Heptapteridae), *Henneguya* sp. 1 found parasitizing *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae) and *Henneguya* sp. 2 found parasitizing *Astyanax lacustris* (Characidae), had the morphological and molecular characterization performed. A supplementary study on *Henneguya guanduensis* found parasitizing *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae) was done, with molecular, ultrastructural and phylogenetic analysis. A phylogenetic analysis of the myxozoans species of Myxobolidae family parasitizing fish from Brazil was performed. The diversity of myxozoans found in the target fish species of this study highlights the need to intensify the study of the diversity and pathogenic potential of these parasites.

Keywords: Batalha river, histology, molecular biology, Myxobolidae, phylogeny, SSU rDNA, Tietê river, ultrastructural analysis.

Introdução geral

INTRODUÇÃO GERAL

Rios Batalha e Tietê

O continente americano possui uma grande quantidade de rios e lagos, contendo uma grande diversidade de peixes nativos. Segundo Bizerril e Primo (2001), o Brasil está entre os países que possuem a chamada megadiversidade, sendo privilegiado em recursos hídricos, com cerca de 12% de toda a água doce do mundo. A fauna de peixes da região Neotropical é a mais diversa do mundo e tem aproximadamente 7.000 espécies, que representam cerca de 22% da diversidade total de peixes do mundo (Nelson et al., 2016).

O rio Batalha (**Figura 1**) pertence à bacia hidrográfica do Tietê-Batalha e percorre cerca de 167 Km, abrangendo total ou parcialmente os municípios de Agudos, Bauru, Piratininga, Avaí, Duartina, Gália, Presidente Alves, Reginópolis e Uru, localizados no Estado de São Paulo, Brasil. A má utilização e ocupação do solo pelas atividades antrópicas desenvolvidas em sua área de drenagem (monocultura, reflorestamento e pecuária) tem reduzido a mata nativa e ripícola. Isso pode desencadear alterações da qualidade de suas águas e exposição das áreas das nascentes a crescentes processos de erosão de áreas terrestres adjacentes ao rio, que conduzem ao assoreamento de seu leito, além da poluição das suas águas (Silva et al., 2009). Além disso, existem grandes indústrias na maioria das cidades que margeiam o rio Batalha, contribuindo para a poluição deste rio. Segundo relatório da CETESB (2017) a qualidade da água do rio Batalha vem piorando recentemente, devido a ocorrência de eventos pontuais, como fortes chuvas e rompimento do talude, promovendo arraste de partículas sólidas. Também houve aumento no nível de agrotóxicos presentes na água e 3 registros de mortandade de peixes no ano de 2017. Apesar disso, a água ainda é

considerada de boa qualidade para captação e abastecimento de cerca de 50% da população bauruense.



Figura 1. Trecho do rio Batalha na cidade de Reginópolis, Estado de São Paulo, Brasil.

Na cidade de Uru, o rio Batalha desagua no rio Tietê, sofrendo grande influência ecológica deste. Embora seja um dos rios mais importantes economicamente para o estado de São Paulo e para o país, o rio Tietê (**Figura 2**) é conhecido pelos seus problemas ambientais, especialmente no trecho em que banha a cidade de São Paulo (Silva et al. 2002). O potencial hidrelétrico do rio é bem utilizado na atualidade, sendo que em seu percurso encontram-se instaladas diversas barragens, tais como: Edgard de Souza, Pirapora do Bom Jesus, Laras, Anhembi, Rasgão, Barra Bonita, Ibitinga, Três Irmãos e Promissão. De acordo com o Conselho Nacional do Meio Ambiente (CONAMA - Resolução 20/1986), que estabelece normas de qualidade de água do

Brasil, com base no uso predominante, a água no rio Tietê foi classificada na categoria 2 (água apropriada para o consumo doméstico, recreação, irrigação e proteção das comunidades aquáticas).



Figura 2. Trecho do rio Tietê na cidade de Uru, Estado de São Paulo, Brasil.

Dentre as espécies de peixes presentes nos rios Batalha e Tietê com boa aceitação no mercado comercial, pode-se destacar *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) (curimba ou curimbatá), *Salminus hilarii* Valenciennes, 1850 (tabarana ou dourado), *Astyanax lacustris* (Lutken, 1875) (lambari ou tambiú), *Leporinus fridericii* (Bloch, 1794) (piauí) e *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (saguiru). Estas espécies são pertencentes à ordem Characiformes, a qual compreende 24 famílias, 520 gêneros e aproximadamente 2.300 espécies de peixes descritas, podendo ser considerado um dos grupos de peixes mais especiosos de água doce do mundo (Nelson

et al., 2016). Devido a grande diversidade de peixes e de parasitos existentes no Brasil e no mundo, a importância de estudar patógenos de organismos aquáticos tem aumentado significativamente nas últimas décadas, uma vez que é sabido que estes agentes podem causar altas taxas de mortalidade em peixes, redução das capturas ou diminuir em valores de mercado as amostras afetadas (Luque, 2004; Thomson et al., 2018)

Parasitos de peixes: Mixozoários

Os parasitos são reconhecidos como importantes componentes da biodiversidade global, devido aos importantes papéis desempenhados por esses organismos em ecossistemas naturais. Estima-se que de 30 a 50% das espécies de animais conhecidas podem ser classificadas como parasitos (Poulin e Morand, 2000). Segundo Eiras (1994), a distribuição geográfica desses parasitos é diferente de sua distribuição original, o que deriva diretamente da ação antrópica, pela disseminação artificial intra e intercontinental de algumas espécies de peixes. Vários são os mecanismos de transmissão de parasitos entre os peixes, já que o ambiente aquático, por ser bastante homogêneo, facilita a propagação e distribuição desses organismos (Sitjà-Bobadilla, 2008).

Luque (2004) afirmou que estudos parasitológicos em peixes são importantes, pois os parasitos podem ser utilizados como bioindicadores, para avaliar a ecologia do parasitismo, o seu potencial zoonótico e indicar o parasitismo como um fator limitante para a criação comercial de determinada espécie.

Biologia e ciclo de vida

Dentre os parasitos de peixes podemos destacar os mixozoários como um dos grupos de maior importância (Feist e Longshaw, 2006), uma vez que algumas espécies

podem influenciar na imunidade dos peixes, aumentando assim a susceptibilidade a infecções secundárias, como fungos e bactérias (Kumaraguru et al., 1995; Woo et al., 1995; Gómez et al., 2014).

Os mixozoários são cnidários parasitos principalmente de peixes (Okamura et al., 2015). Antes de serem classificados como cnidários, os mixozoários eram divididos em duas classes, sendo que aqueles encontrados parasitando peixes, répteis e anfíbios, compunham a classe Myxosporea, cujos esporos eram considerados os estágios disseminadores do parasito, e os demais, encontrados parasitando invertebrados (anelídeos oligoquetas) formavam a classe Actinosporea Noble, 1980. Markiw e Wolf (1983) ao estudarem a forma de transmissão de *Myxobolus cerebralis* Hofer, 1903, agente causador da “doença do rodopio” em peixes, relataram o envolvimento de oligoquetas no ciclo de vida deste parasito. Em um trabalho posterior, Wolf e Markiw (1984) esclareceram a participação de anelídeos tubificídeos no ciclo de vida de *M. cerebralis*. Nesse trabalho, os autores mostraram que tubificídeos colocados em contato com esporos de *M. cerebralis* eram parasitados por actinosporídeos do gênero *Triactinomyxon*, indicando que esporos de *M. cerebralis* e de *Triactinomyxon* eram formas distintas do ciclo de vida do *M. cerebralis*. Desde então, algumas espécies de mixozoários tiveram seu ciclo de vida elucidado, contendo oligoquetas como hospedeiros intermediários, levando a invalidação da classe Actinosporea.

Os mixozoários são divididos em duas classes, Myxosporea Buetschli, 1881 que contém a grande maioria das espécies descritas, e Malacosporea Canning, Curry, Feist, Longshaw e Okamura, 2000, que têm briozoários como hospedeiros invertebrados e peixes como hospedeiros vertebrados. Esses microparasitos podem afetar qualquer órgão e tecido de répteis, anfíbios, aves, mamíferos e peixes, tendo um ciclo de vida indireto envolvendo um hospedeiro invertebrado, sendo este um anelídeo oligoqueta, no

qual o parasito produz actinosporos (**Figura 4**) que infectam o hospedeiro vertebrado, geralmente um peixe teleósteo, sendo que nestes o parasito produz mixosporos que infectam os hospedeiros anelídeos (**Figura 5**) (Rangel et al., 2015). Andree et al. (1999) mo. Matos et al. (2001) mostraram que o mixosporo é derivado da diferenciação terminal de três linhagens celulares que formam as cápsulas polares contendo filamentos extrusivos enrolados, uma ou mais células de esporoplasma e as valvas protetoras circundantes. Porém, é sabido que o processo de desenvolvimento celular do myxosporo é complexo e ainda não completamente entendido (Eiras et al., 2017)

O desenvolvimento dos mixozoários nos hospedeiros vertebrados é caracterizado em alguns casos pela formação de plasmódios. Os plasmódios podem se desenvolver em vários tecidos do peixe hospedeiro e seu tamanho pode variar desde poucos micrômetros até milímetros (Feist e Longshaw, 2006). O desenvolvimento pode ser histozóico (plasmódios localizados intracelularmente ou intercelularmente) ou celozóico (localizados nas cavidades dos órgãos, soltos ou aderidos ao epitélio interno) (Lom, 1987; Eiras, 1994). A maioria destes parasitos é estenoxena, ou seja, apresentam alta especificidade parasitária, entretanto uma espécie de peixe pode albergar várias espécies de mixozoários (Lom e Dyková, 2006).

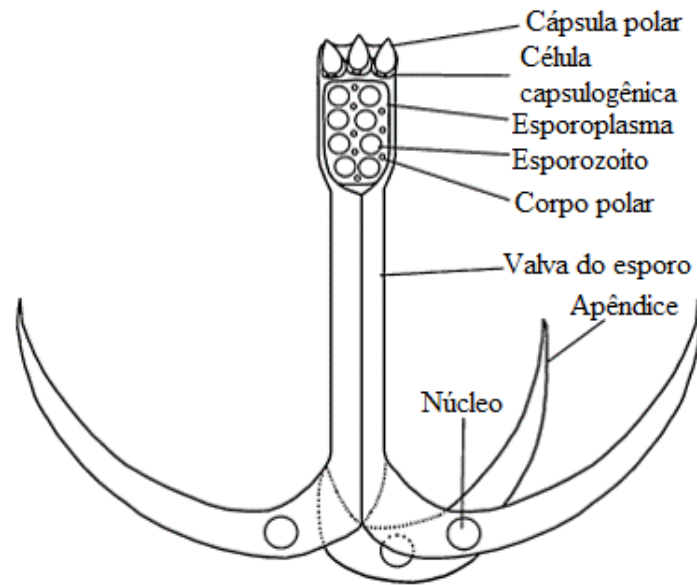


Figura 4. Morfologia geral básica de um actinosporo, apontando as principais estruturas morfológicas que compõe essa fase do ciclo. Adaptado de Kallert et al. (2015).

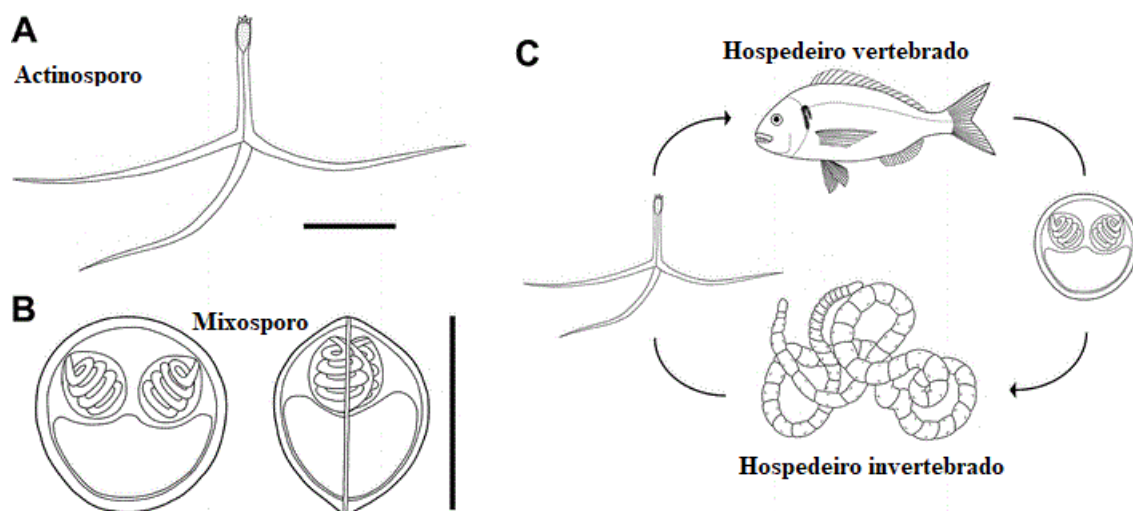


Figura 5 A-C. A. Fase actinosporea do mixozoário *Ortholinea auratae* Rangel, Rocha, Borkhanuddin, Cech, Castro, Casal, Azevedo, Severino, Székely e Santos, 2014. Barra de escala: 100 μ m. B. Fase mixosporea do mixozoário *O. auratae*. Barra de escala: 10 μ m. C. Ciclo de vida genérico de mixozoários mostrando o hospedeiro vertebrado e o hospedeiro invertebrado de forma alternada, e os dois estágios morfologicamente diferentes de esporos transmitidos pela água. Adaptado de Rangel et al. (2015).

Na classe Myxosporia, os gêneros com maior diversidade de espécies são *Myxobolus* Bütschli, 1882 e *Henneguya* Thélohan, 1892. *Myxobolus* spp. são caracterizadas pelos esporos elipsoidais ou arredondados com duas cápsulas polares no plano sutural (Lom e Dyková, 2006). *Myxobolus cerebralis* é a espécie mais conhecida por ser o agente etiológico da “doença do rodopio”, uma patologia que acomete salmonídeos de várias partes do mundo, sendo um grave problema para a aquicultura mundial (Feist e Longshaw, 2006; Hallett e Bartholomew, 2012). O morfotipo de esporo de *Myxobolus* (**Figura 6**) é simples e pode ser considerado um morfotipo primário dentro da família Myxobolidae, a partir do qual outros morfotipos de esporos, como *Henneguya*, evoluíram (Fiala e Bartošová, 2010). A característica típica de esporos de *Henneguya* é a presença de dois apêndices caudais nos esporos, que os

distinguem das espécies do gênero *Myxobolus*, sendo que essas estruturas representam extensões das valvas na parte posterior do esporo (Lom e Dyková, 2006).

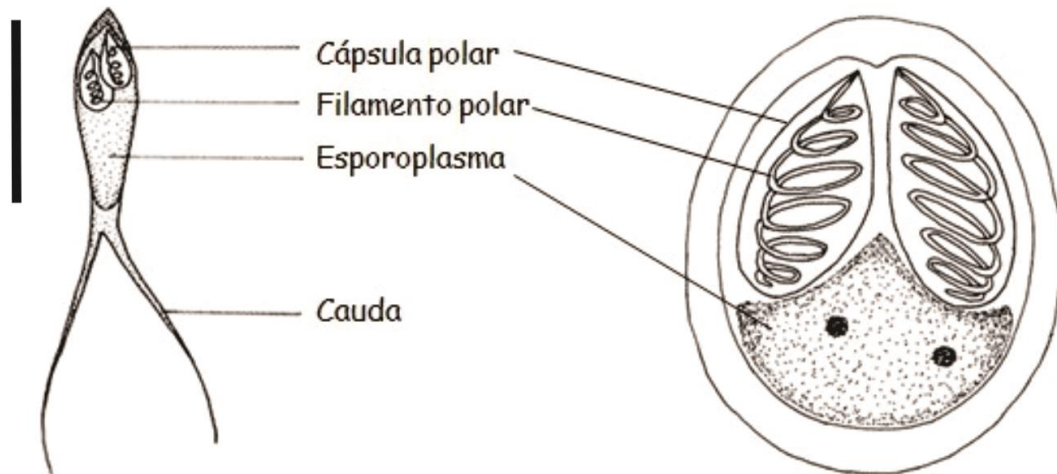


Figura 6. Morfologia básica geral de mixosporos de *Henneguya* (a esquerda) e *Myxobolus* (a direita). São apontadas as principais estruturas morfológicas formadoras dos esporos. Adaptado de imagem de domínio público, disponível online. Barra de escala: 10 μm .

Patogenicidade

Cerca de 2500 espécies de mixozoários foram registrados e apenas uma fração é conhecida por causar infecções graves ou fatais, uma vez que geralmente tanto mixozoários quanto seus hospedeiros estão adaptados um ao outro (Vita et al., 2003). Porém, é sabido que estes parasitos podem ocasionar danos significativos para seus hospedeiros em ambiente natural e em sistemas de criação ocasionando a morte (Kent et al., 2001; Allen e Bergensen, 2002).

Algumas espécies de mixozoários podem causar sérios danos em peixes de ambientes naturais ou em pisciculturas, como os do gênero *Kudoa*, que se alojam nos

músculos de peixes marinhos e, após a morte do hospedeiro, ocasionam a liquefação da carne tornando-a assim inviável para o consumo (Woo, 2006). Alguns outros exemplos são: *Ceratonova shasta* (Noble, 1950) (sin. *Ceratomyxa shasta*), um parasito de intestino, que ocasiona uma alta taxa de mortalidade em salmões juvenis do rio Klamath, localizado no Oregon-Califórnia, EUA (Foott et al., 2004); *Henneguya ictaluri* Pote, Hanson & Shivaji, 2000 que provoca a doença proliferativa da brânquia (PGD) no peixe *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818), gerando grandes perdas para pisciculturas; *Henneguya lateobracis* Yokoyama, Kawakami, Yasuda, Tanaka, 2003 e *Henneguya pagri* Yokoyama, Itoh e Tanaka, 2005, que podem causar mortalidade em *Lateobrax* sp. e *Pagrus major* (Temminck & Schlegel, 1843), respectivamente, por infecções no coração, levando a cardiomiopatas degenerativas; *Myxobolus* sp. que foi associado a miosite necrosante no palato de *Gobioides broussonnetii* Lacepède, 1800; *Henneguya* sp. que infecta e causa nódulos (**Figura 7**) na pele de *C. modestus* (Yokoyama et al., 2003; Yokoyama et al., 2005; Pote et al., 2012; Velasco et al., 2012; Vieira et al., 2019a).



Figura 7. Espécime de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) com grande nódulo localizado na região dorsal (seta). O espécime apresenta hiperplasia de escamas ou falta de escamas em alguns pontos do nódulo. Barra de escala: 3 cm.

As brânquias são o principal órgão respiratório dos peixes, tendo papel importante na excreção de nitrogênio e no balanço iônico (Noga, 2000). Dessa forma, intensas infecções por mixozoários nas brânquias podem comprometer o funcionamento deste órgão, afetando negativamente o desenvolvimento dos peixes (Naldoni et al., 2009). O rompimento do plasmódio pode lesar o tecido epitelial, abrindo assim uma porta de entrada para infecções secundárias (Feist e Longshaw, 2006). Algumas das patologias que podem ser causadas por mixozoários nas brânquias de peixes são: fusão das lamelas, inflamação, hiperplasia, atrofia e necrose celular (Feist e Longshaw, 2006).

Pode ser citado como exemplo de espécie que causa patologia em brânquias de peixes *Myxobolus koi* Kudo, 1919 que se desenvolve nas brânquias de *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) e induz a hipertrofia do epitélio branquial e lesão nos filamentos branquiais (Yokoyama et al., 1997). No Brasil também já foram descritas espécies que causam danos as brânquias de seus respectivos hospedeiros, como por exemplo: Martins et al. (1997), que relataram hemorragia e focos inflamatórios no epitélio das brânquias de *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) infectados por *Henneguya* sp. em sistemas de criação; Adriano et al. (2005) que relataram *Henneguya piaractus* Martins e Souza, 1997 produzindo alterações das estruturas branquiais, com hiperplasia do epitélio das lamelas e compressão dos capilares e tecidos adjacentes em exemplares de pacu de sistemas de criação; *Henneguya pseudoplatistoma* Naldoni, Arana, Maia, Ceccarelli, Tavares, Borges, Pozo e Adriano, 2009 que foi identificado causando deformação das estruturas dos filamentos branquiais de pintado híbridos, levando à deformação das estruturas dos filamentos com importante redução da área funcional do epitélio respiratório (Naldoni et al., 2009); Adriano et al. (2009) que relataram intensa infecção nas brânquias de dourado *Salminus brasiliensis* Cuvier, 1816 por *Myxobolus salminus* Adriano, Arana, Carriero, Naldoni, Ceccarelli e Maia, 2009, onde os

plasmódios se desenvolveram na parede dos vasos sanguíneos do filamento branquial, afetando o fluxo sanguíneo (Adriano et al., 2009).

Análise molecular

Alguns trabalhos realizados com mixozoários ainda utilizam somente análises morfológicas para identificação de mixozoários (Lom e Arthur, 1989; Araújo et al., 2019; Rodríguez-Ponce et al., 2019; Santos et al., 2019; Vieira et al., 2019a). Entretanto, de acordo com Molnár et al. (2002), a classificação zoológica utilizando apenas os métodos morfológicos podem dificultar a classificação devido à alta similaridade que os mixosporídeos compartilham e, com isso, o uso das técnicas moleculares podem ajudar nesta tarefa. De acordo com Zhao et al. (2008), em alguns gêneros de mixozoários, os critérios taxonômicos baseados na morfologia não correspondem aos da biologia molecular, sugerindo que somente a classificação com base na morfologia pode não ser exata, indicando assim que o uso conjunto dessas duas análises é importante para a identificação de novas espécies. No Brasil, trabalhos foram publicados adicionando métodos moleculares na descrição de novas espécies ou no sequenciamento de espécies já descritas (Milanin et al., 2010; Naldoni et al., 2011; Adriano et al., 2012; Müller et al., 2013; Carriero et al., 2013; Azevedo et al., 2014; Vieira et al., 2017; Matos et al., 2018; Vieira et al., 2019b). Estes avanços na utilização dos métodos de análise molecular para a descrição dos mixozoários, bem como sua filogenia, mostram a importância do uso dessa técnica.

A classificação dos mixosporídeos vem sendo debatida por vários autores em relação a quais parâmetros são os mais confiáveis para determinar a correta taxonomia do grupo. Fiala e Bartošová (2010), através de um amplo estudo envolvendo a análise de vários marcadores moleculares, como 28S rDNA, 18S rDNA e o gene codificante de

proteína EF-2, bem como dados morfológicos, demonstraram que as inferências filogenéticas baseadas unicamente no sequenciamento do gene 18S rDNA representam dados consistentes para estimar a relação evolutiva dos mixosporídeos, não se tratando apenas da história evolutiva do gene em si. A correta determinação taxonômica é um fator essencial para que se possa chegar às generalizações e conclusões confiáveis a respeito da ecologia, patogenicidade e epidemiologia relacionados a qualquer patógeno.

Análises ultraestruturais e histológicas

As análises ultraestruturais e histológicas vem sendo usadas como complemento para a identificação dos mixozoários e os efeitos do seu parasitismo para o hospedeiro. A utilização de microscopia eletrônica de transmissão (MET) é de extrema importância no estudo dos mixozoários, pois fornece informações muito relevantes sobre a morfologia dos esporos, principalmente o número de voltas do filamento polar, como também análise da relação parasito-hospedeiro (Adriano et al., 2005).

As análises histológicas são importantes no estudo dos mixozoários, pois estes parasitos têm inúmeras estratégias para evitar a detecção por parte do hospedeiro, impossibilitando a ação imunológica do organismo (Kent et al., 2001). Um equilíbrio evolutivo foi alcançado entre o hospedeiro e o parasito e, mesmo quando a histopatologia é evidente, é necessário um exame detalhado. Exemplos incluem inflamação crônica, formação de granulomas e fibrose central (Feist e Longshaw, 2008). Sendo assim, os estudos histológicos são de grande importância para a identificação de parasitos, bem como os efeitos por eles causados. Devido à crescente importância que peixes nativos vêm assumindo na piscicultura, além de ampliar o conhecimento sobre a diversidade de mixozoários que infectam nossa ictiofauna, torna-se imprescindível

ainda identificar o possível potencial patológico desses parasitos, visando evitar uma perda ecológica e econômica causada pela morte dos hospedeiros.

Biodiversidade de mixozoários

Embora o conhecimento sobre a diversidade de parasitos em geral tenha aumentado substancialmente nas últimas décadas, existem ainda muitas espécies a serem registradas e descritas (Brooks e Hoberg, 2000), uma vez que há estimativa de um grande número de espécies hospedeiras a serem estudadas (Poulin e Morand, 2004).

A diversidade de mixozoários conhecidos cresceu muito desde os primeiros estudos. Esse grupo de parasitos representa cerca de 18% da diversidade de espécies cnidárias (Okamura et al., 2015), com cerca de 2500 espécies descritas segundo as listas de sinopses disponíveis, e com dezenas de novas descrições acontecendo anualmente (Morris, 2010; Eiras e Adriano, 2012; Eiras et al., 2013; Vidal et al., 2017). São reconhecidos 64 gêneros em 17 famílias e é cada vez mais certo que os mixozoários são componentes diversos e importantes dos ecossistemas (Okamura et al., 2015).

De acordo com os dados de literatura disponível sobre mixozoários do continente americano, são registradas cerca de 500 espécies válidas distribuídas em 15 famílias e 36 gêneros (Vidal et al., 2017). As espécies infectam principalmente peixes, tanto de água doce quanto de espécies marinhas, mas também podem parasitar anfíbios, répteis e mais raramente aves e mamíferos (Vidal et al., 2017).

O número de espécies descritas de mixozoários no Brasil ainda é muito baixo se comparado com a sua grande diversidade de peixes (Azevedo et al., 2014). Nos rios onde foram coletados os peixes que foram objeto de estudo desse estudo, as pesquisas relacionadas a parasitos são escassas, ressaltando-se ainda que no rio Tietê não existia nenhum trabalho feito com foco em mixozoários realizado até o presente momento.

Embora a busca pelo estudo taxonômico e filogenético dos mixozoários venha aumentando gradativamente (cerca de 50% das espécies descritas no Brasil foram registradas nos últimos 10 anos), ainda há muitas espécies de peixe com potencial para serem hospedeiras a serem analisadas. Atualmente no Brasil existem 141 espécies descritas parasitando peixes, divididas em 16 gêneros. Dentre as espécies, a grande maioria se concentra nos gêneros *Henneguya* (57 espécies) e *Myxobolus* (51 espécies) (**Tabela 1**).

Tabela 1. Lista da diversidade de mixozoários descritos em peixes do Brasil até fevereiro de 2020, organizados em ordem alfabética de acordo com o seu gênero.

| Espécie | Hospedeiro-tipo | Local de infecção | Referência |
|--------------------------------|--|--------------------------|--------------------------|
| <i>Ceratomyxa amazonensis</i> | <i>Symphysodon discus</i> | Vesícula biliar | Mathews et al. (2016) |
| <i>Ceratomyxa curvata</i> | <i>Carcharias taurus</i> | Vesícula biliar | Cunha e Fonseca (1918) |
| <i>Ceratomyxa hippocampi</i> | <i>Hippocampus erectus</i> | Vesícula biliar | Cunha e Fonseca (1918) |
| <i>Ceratomyxa microlepis</i> | <i>Hemiodus microlepis</i> | Vesícula biliar | Azevedo et al. (2013) |
| <i>Ceratomyxa vermiformis</i> | <i>Colossoma macropomum</i> | Vesícula biliar | Adriano e Okamura (2017) |
| <i>Chloromyxum menticirrho</i> | <i>Menticirrhus americanus</i> | Bexiga urinária | Casal et al. (2009) |
| <i>Chloromyxum riorajum</i> | <i>Rioraja agassizii</i> | Vesícula biliar | Azevedo et al. (2009) |
| <i>Chloromyxum sphyrnae</i> | <i>Sphyrna tiburo</i> | Bexiga natatória | Cunha e Fonseca (1918) |
| <i>Coccomyxa claviforme</i> | <i>Chilomyxterus spinosus spinosus</i> | Vesícula biliar | Cunha e Fonseca (1919) |
| <i>Ellipsomyxa amazonensis</i> | <i>Brachyplatystoma rousseauxii</i> | Vesícula biliar | Zatti et al. (2018) |
| <i>Ellipsomyxa arariensis</i> | <i>Pygocentrus nattereri</i> | Vesícula biliar | Silva et al. (2018) |
| <i>Ellipsomyxa gobioides</i> | <i>Gobioides broussonnetii</i> | Vesícula biliar | Azevedo et al. (2013b) |
| <i>Henneguya adherens</i> | <i>Acestrorhynchus falcatus</i> | Brânquias | Azevedo e Matos (1995) |
| <i>Henneguya aequidens</i> | <i>Aequidens plagiozonatus</i> | Brânquias | Videira et al. (2015) |

| | | | |
|-------------------------------|---|------------------------------|-------------------------|
| <i>Henneguya amazonica</i> | <i>Crenicichla lepidota</i> | Brânquias | Rocha et al. (1992) |
| <i>Henneguya arapaima</i> | <i>Arapaima gigas</i> | Brânquias e bexiga natatória | Feijó et al. (2008) |
| <i>Henneguya astyanax</i> | <i>Jupiaba keithi</i> | Brânquias | Vita et al. (2003) |
| <i>Henneguya azevedoi</i> | <i>Leporinus obtusidens</i> | Brânquias | Barassa et al. (2012) |
| <i>Henneguya carolina</i> | <i>Trachinotus carolinus</i> | Intestino | Rocha et al. (2014) |
| <i>Henneguya caudalongula</i> | <i>Prochilodus lineatus</i> | Brânquias | Adriano et al. (2005b) |
| <i>Henneguya caudicula</i> | <i>Leporinus lacustris</i> | Brânquias | Eiras et al. (2008) |
| <i>Henneguya chydadea</i> | <i>Astyanax lacustris</i> (sin. <i>A. altiparanae</i>) | Brânquias | Barassa et al. (2003) |
| <i>Henneguya corruscans</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Eiras et al. (2009) |
| <i>Henneguya cuniculator</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Naldoni et al. (2014) |
| <i>Henneguya curimata</i> | <i>Curimata inornata</i> | Rins | Azevedo e Matos (2002) |
| <i>Henneguya curvata</i> | <i>Serrasalmus spilopleura</i> | Brânquias | Barassa et al. (2003b) |
| <i>Henneguya cyphocharax</i> | <i>Cyphocharax gilberti</i> | Brânquias | Abadallah et al. (2007) |
| <i>Henneguya eirasi</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Naldoni et al. (2011) |
| <i>Henneguya friderici</i> | <i>Leporinus friderici</i> | Brânquias e órgãos internos | Casal et al. (2003) |
| <i>Henneguya garavelli</i> | <i>Cyphocharax nagelli</i> | Brânquias | Martins e Onaka (2006) |
| <i>Henneguya gilbert</i> | <i>Cyphocharax gilbert</i> | Brânquias | Casal et al. (2017) |

| | | | |
|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------|
| <i>Henneguya guanduensis</i> | <i>Hoplosternum littorale</i> | Brânquias | Abdallah et al. (2007) |
| <i>Henneguya hemiodopsis</i> | <i>Hemiodopsis microlepis</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2009b) |
| <i>Henneguya jariensis</i> | <i>Cichla monoculus</i> | Nadadeiras | Zatti et al. (2018b) |
| <i>Henneguya jundiai</i> | <i>Rhamdia quelen</i> | Brânquias | Negrelli et al. (2019) |
| <i>Henneguya jocu</i> | <i>Lutjanus jocu</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2014) |
| <i>Henneguya leporini</i> | <i>Hypomasticus mormyrops</i> | Ductos urinários | Nemeczek (1926) |
| <i>Henneguya leporinicola</i> | <i>Leporinus macrocephalus</i> | Brânquias | Martins et al. (1999) |
| <i>Henneguya lepturus</i> | <i>Hypopygus lepturus</i> | Cérebro e medula espinhal | Azevedo et al. (2018) |
| <i>Henneguya maculosus</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Carriero et al. (2013) |
| <i>Henneguya malabarica</i> | <i>Hoplias malabaricus</i> | Brânquias | Azevedo e Matos (1996) |
| <i>Henneguya melini</i> | <i>Corydoras melini</i> | Brânquias | Mathews et al. (2016b) |
| <i>Henneguya multiplasmodialis</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Adriano et al. (2012) |
| <i>Henneguya nagelii</i> | <i>Cyphocharax nagelii</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2013c) |
| <i>Henneguya occulta</i> | <i>Loricaria</i> sp. | Brânquias | Nemeczek (1926b) |
| <i>Henneguya paraensis</i> | <i>Cichla temensis</i> | Brânquias | Velasco et al. (2016) |
| <i>Henneguya paranaensis</i> | <i>Prochilodus lineatus</i> | Brânquias | Eiras et al. (2004) |
| <i>Henneguya pelucida</i> | <i>Piaractus mesopotamicus</i> | Membrana serosa e bexiga natatória | Adriano et al (2005c) |

| | | | |
|-----------------------------------|-------------------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| <i>Henneguya piaractus</i> | <i>Piaractus mesopotamicus</i> | Brânquias | Martins e Souza (1997) |
| <i>Henneguya pilosa</i> | <i>Serrasalmus altuvei</i> | Brânquias | Azevedo e Matos (2003) |
| <i>Henneguya pisciforme</i> | <i>Hyphessobrycon anisitsi</i> | Brânquias | Cordeiro et al. (1994) |
| <i>Henneguya pseudoplatystoma</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Naldoni et al. (2009) |
| <i>Henneguya quelen</i> | <i>Rhamdia quelen</i> | Rins | Abrunhosa et al. (2018b) |
| <i>Henneguya rhamdia</i> | <i>Rhamdia quelen</i> | Brânquias | Matos et al. (2005) |
| <i>Henneguya rondoni</i> | <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> | Nervos da linha lateral | Azevedo et al. (2008) |
| <i>Henneguya rotunda</i> | <i>Salminus brasiliensis</i> | Brânquias e nadadeiras | Moreira et al. (2014) |
| <i>Henneguya santae</i> | <i>Hyphessobrycon santae</i> | Brânquias | Guimaraes e Bergamin (1934) |
| <i>Henneguya santarenensis</i> | <i>Phractocephalus hemioliopus</i> | Brânquias | Naldoni et al. (2018) |
| <i>Henneguya schizodon</i> | <i>Schizodon fasciatus</i> | Rins | Eiras et al. (2004b) |
| <i>Henneguya striolata</i> | <i>Pristobrycon striolatus</i> | Brânquias | Casal et al (1997) |
| <i>Henneguya tapajoensis</i> | <i>Cichla pinima</i> | Brânquias | Zatti et al. (2018) |
| <i>Henneguya testicularis</i> | <i>Moenkhausia oligolepis</i> | Testículos | Azevedo et al. (1997) |
| <i>Henneguya theca</i> | <i>Eigenmannia virescens</i> | Cérebro | Kent e Hoffmam (1984) |
| <i>Henneguya torpedo</i> | <i>Brachyhyopomus pinnicaudatus</i> | Cérebro e medula espinhal | Azevedo et al. (2011) |
| <i>Henneguya travassosi</i> | <i>Leporinus</i> sp. | Músculos | Guimaraes e Bergamin (1933) |

| | | | |
|-------------------------------|--------------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| <i>Henneguya tucunarei</i> | <i>Cichla monoculus</i> | Brânquias | Zatti et al. (2018) |
| <i>Henneguya unitaeniata</i> | <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> | Brânquias | Úngari et al. (2019) |
| <i>Henneguya visibilis</i> | <i>Leporinus obtusidens</i> | Nadadeiras | Moreira et al (2014b) |
| <i>Henneguya wenyoni</i> | <i>Tetragonopterus</i> sp. | Brânquias | Pinto (1928) |
| <i>Hofereillus azevedoi</i> | <i>Chaetobranchus flavescens</i> | Bexiga urinária | Matos et al. (2018) |
| <i>Kudoa aequidens</i> | <i>Aequidens plagiozonatus</i> | Musculatura sub-opercular | Casal et al. (2008) |
| <i>Kudoa amazonica</i> | <i>Hypophthalmus marginatus</i> | Musculatura esofágica | Velasco et al. (2019) |
| <i>Kudoa orbicularis</i> | <i>Chaetobranchopsis orbicularis</i> | Músculos | Azevedo et al. (2016) |
| <i>Kudoa viseuensis</i> | <i>Batrachoides surinamensis</i> | Músculos | Monteiro et al. (2019) |
| <i>Myxidium amazonense</i> | <i>Corydoras melini</i> | Vesícula biliar | Mathews et al. (2015) |
| <i>Myxidium ceccarellii</i> | <i>Leporinus elongatus</i> | Vesícula biliar | Adriano et al. (2014) |
| <i>Myxidium cholecysticum</i> | <i>Astyanax scabripinnis</i> | Vesícula biliar | Cordeiro e Gioia (1990) |
| <i>Myxidium cruzi</i> | <i>Triportheus nematurus</i> | Vesícula biliar | Penido (1927) |
| <i>Myxidium fonsecai</i> | <i>Erichthonius fasciatus</i> | Vesícula biliar | Penido (1927) |
| <i>Myxidium gurgeli</i> | <i>Acestrorhamphus</i> sp. | Vesícula biliar | Pinto (1928) |
| <i>Myxidium striatum</i> | <i>Menticirrhus americanos</i> | Vesícula biliar | Cunha e Fonseca (1917) |
| <i>Myxidium volitans</i> | <i>Dactylopterus volitans</i> | Vesícula biliar | Azevedo et al. (2011b) |

| | | | |
|--------------------------------|------------------------------------|--|-------------------------|
| <i>Myxobolus absonus</i> | <i>Pimelodus maculatus</i> | Cavidade opercular | Cellere et al. (2002) |
| <i>Myxobolus arariensis</i> | <i>Rhamdia quelen</i> | Músculos | Abrunhosa et al. (2018) |
| <i>Myxobolus associatus</i> | <i>Hypomasticus mormyrops</i> | Rins | Nemeczek (1926) |
| <i>Myxobolus aureus</i> | <i>Salminus brasiliensis</i> | Fígado | Carriero et al. (2013) |
| <i>Myxobolus batalhensis</i> | <i>Salminus hilarii</i> | Ovário e fígado | Vieira et al. (2017) |
| <i>Myxobolus braziliensis</i> | <i>Bunocephalus coracoideus</i> | Brânquias | Casal et al. (1996) |
| <i>Myxobolus brycon</i> | <i>Brycon hilarii</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2011c) |
| <i>Myxobolus colossomatis</i> | <i>Colossoma macropomum</i> | Brânquias, fígado e músculos | Molnár e Békési (1993) |
| <i>Myxobolus chondrophilus</i> | <i>Sardinella aurita</i> | Brânquias | Nemeczek (1926) |
| <i>Myxobolus cordeiroi</i> | <i>Zungaro jahu</i> | Brânquias, pele, serosa, bexiga urinária, olho | Adriano et al. (2009) |
| <i>Myxobolus cuneus</i> | <i>Piaractus mesopotamicus</i> | Brânquias, pele, nadadeira e órgãos internos | Adriano et al. (2006) |
| <i>Myxobolus cunhai</i> | <i>Synodontis clarias</i> | Intestino | Penido (1927) |
| <i>Myxobolus curimatae</i> | <i>Prochilodus costatus</i> | Brânquias | Zatti et al. (2015) |
| <i>Myxobolus desaequalis</i> | <i>Apteronotus albifrons</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2002) |
| <i>Myxobolus figueirae</i> | <i>Phractocephalus hemioliopus</i> | Pele | Naldoni et al. (2018) |
| <i>Myxobolus filamentum</i> | <i>Brycon orthotaenia</i> | Brânquias | Naldoni et al. (2015) |
| <i>Myxobolus flavus</i> | <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> | Brânquias | Carriero et al. (2013) |

| | | | |
|------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------|
| <i>Myxobolus franciscoi</i> | <i>Prochilodus argenteus</i> | Nadadeiras | Eiras et al. (2010) |
| <i>Myxobolus heckelii</i> | <i>Centromochlus heckelii</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2009c) |
| <i>Myxobolus hilarii</i> | <i>Brycon hilarii</i> | Túbulos renais | Capodifoglio et al. (2016) |
| <i>Myxobolus iecoris</i> | <i>Salminus franciscanus</i> | Fígado | Naldoni et al. (2019) |
| <i>Myxobolus imparfinis</i> | <i>Imparfinis mirini</i> | Brânquias | Vieira et al. (2018) |
| <i>Myxobolus inaequus</i> | <i>Eigenmannia virescens</i> | Cérebro | Kent e Hoffman (1984) |
| <i>Myxobolus insignis</i> | <i>Semaprochilodus insignis</i> | Brânquias | Eiras et al. (2005) |
| <i>Myxobolus kudoii</i> | <i>Nemathognata</i> sp. | Integumento | Guimaraes e Bergamin (1938) |
| <i>Myxobolus lienis</i> | <i>Brycon orthotaenia</i> | Baço | Naldoni et al. (2019) |
| <i>Myxobolus longissimus</i> | <i>Colossoma macropomum</i> | Estômago e arco branquial | Capodifoglio et al. (2019) |
| <i>Myxobolus lutzi</i> | <i>Poecilia vivipara</i> | Testiculos | Aragão (1919) |
| <i>Myxobolus macroplasmodialis</i> | <i>Salminus brasiliensis</i> | Cavidade abdominal | Molnár et al. (1998) |
| <i>Myxobolus maculatus</i> | <i>Metynnis maculatus</i> | Rins | Casal et al. (2002) |
| <i>Myxobolus marajoensis</i> | <i>Rhamdia quelen</i> | Músculo do intestino | Abrunhosa et al. (2017) |
| <i>Myxobolus matosi</i> | <i>Colossoma macropomum</i> | Opérculo | Capodifoglio et al. (2019) |
| <i>Myxobolus metynnis</i> | <i>Metynnis argenteus</i> | Tecido subcutâneo da região opercular | Casal et al. (2006) |
| <i>Myxobolus myleus</i> | <i>Myloplus rubripinnis</i> | Vesícula biliar | Azevedo et al. (2012) |

| | | | |
|-------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| <i>Myxobolus niger</i> | <i>Corydoras melini</i> | Brânquias | Mathews et al. (2016c) |
| <i>Myxobolus noguchii</i> | <i>Serrasalmus spilopleura</i> | Brânquias | Pinto (1928) |
| <i>Myxobolus oliveirai</i> | <i>Brycon hilarii</i> | Brânquias | Milanin et al. (2010) |
| <i>Myxobolus orthotaenae</i> | <i>Brycon orthotaenia</i> | Fígado | Naldoni et al. (2020) |
| <i>Myxobolus ovarium</i> | <i>Brycon orthotaenia</i> | Ovário | Naldoni et al. (2020) |
| <i>Myxobolus pantanalisi</i> | <i>Salminus brasiliensis</i> | Brânquias | Carriero et al. (2013) |
| <i>Myxobolus peculiaris</i> | <i>Cyphocharax nagelii</i> | Brânquias | Martins e Oanaka (2006) |
| <i>Myxobolus piraputangae</i> | <i>Brycon hilarii</i> | Rins | Carriero et al. (2013) |
| <i>Myxobolus platanus</i> | <i>Mugil platanus</i> | Baço | Eiras et al. (2007) |
| <i>Myxobolus porofilus</i> | <i>Prochilodus lineatus</i> | Cavidade visceral | Adriano et al. (2002) |
| <i>Myxobolus prochilodus</i> | <i>Prochilodus lineatus</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2014) |
| <i>Myxobolus pygocentrus</i> | <i>Pygocentrus piraya</i> | Intestino | Penido (1927) |
| <i>Myxobolus salminus</i> | <i>Salminus brasiliensis</i> | Brânquias | Adriano et al. (2009b) |
| <i>Myxobolus sciades</i> | <i>Sciades herzbergii</i> | Brânquias | Azevedo et al. (2010) |
| <i>Myxobolus serrasalmi</i> | <i>Serrasalmus rhombeus</i> | Baço, fígado e rins | Walliker (1969) |
| <i>Myxobolus stokesi</i> | <i>Pimelodus</i> sp. | Tecido subcutâneo da narina | Pinto (1928) |
| <i>Myxobolus tapajosi</i> | <i>Brachyplatystoma rousseauxii</i> | Brânquias | Zatti et al. (2018) |

| | | | |
|---------------------------------|---|---------------------------|-------------------------|
| <i>Myxobolus testicularis</i> | <i>Hemiodus microlepis</i> | Testículos | Tadjari et al. (2005) |
| <i>Myxobolus umidus</i> | <i>Brycon hilarii</i> | Baço | Carriero et al. (2013) |
| <i>Sinuolinea niloticus</i> | <i>Oreochromis niloticus</i> | Diversos órgãos internos | Rodrigues et al. (2016) |
| <i>Sphaerospora chagasi</i> | <i>Leptopelis ocellatus</i> | Ductos urinários | Gunter e Adlard (2010) |
| <i>Tetrauronema desaequalis</i> | <i>Hoplias malabaricus</i> | Nadadeiras | Azevedo e Matos (1996b) |
| <i>Thelohanellus lepturus</i> | <i>Hypopygus lepturus</i> | Cérebro e medula espinhal | Azevedo et al. (2018) |
| <i>Thelohanellus marginatus</i> | <i>Hypophthalmus marginatus</i> | Brânquias | Rocha et al. (2014b) |
| <i>Triangulamyxa amazonica</i> | <i>Sphaeroides testudineus</i> | Intestino | Azevedo et al. (2005) |
| <i>Unicauda whippsi</i> | <i>Astyanax lacustris</i> (sin. <i>A. altiparanae</i>) | Rins | Vidal et al. (2018) |

Considerações finais

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos durante os estudos realizados para o desenvolvimento desta tese permitiram concluir que espécimes de *P. lineatus*, *A. lacustris*, *S. hilarii* e *I. mirini*, provenientes de rios interiores do Estado de São Paulo, Brasil, apresentaram infecção por espécies de mixozoários que ainda não haviam sido descritas. Além disso foi possível fazer uma análise suplementar de uma espécie de *Henneguya* que já havia sido descrita parasitando *H. littorale*.

Espécimes de *P. lineatus* e *A. altiparanae* coletados no rio Tietê estavam parasitados em suas brânquias por *Henneguya* sp. 1 e *Henneguya* sp. 2, respectivamente. Para *S. hilarii* foi descrito *Myxobolus batalhensis*, que infecta o ovário e o fígado de seus hospedeiros. Esta foi a primeira espécie descrita no rio Batalha.

Em relação a *I. mirini*, uma nova espécie de *Myxobolus*, *Myxobolus imparfinis*, foi descrita parasitando as brânquias de seu hospedeiro. *Henneguya guanduensis* que havia sido descrita parasitando *H. littorale* do estado do Rio de Janeiro, foi analisada molecularmente nesse estudo e novos dados ultraestruturais e sobre os tecidos parasitados por essa espécie foram relatados.

A análise filogenética realizada com todas as espécies de mixozoários da família Myxobolidae que parasitam peixes do Brasil que tem suas sequências parciais disponíveis no GenBank, nos possibilitou fazer inferências sobre as relações filogenéticas das espécies e de suas preferências em relação aos tecidos parasitados e sua especificidade parasitária.

A grande variedade de mixozoários encontrados nas espécies de peixes alvos deste estudo evidenciam a necessidade de se intensificar o estudo da diversidade e do potencial patogênico destes parasitos da ictiofauna do Estado de São Paulo.