
ECOLOGIA

WILLIAN BARBOSA SIMIONI

**GATILHOS DE DISPERSÃO E SELEÇÃO DE
HABITAT: IMPLICAÇÕES PARA MONTAGEM
DE COMUNIDADES AQUÁTICAS**



Rio Claro
2019

WILLIAN BARBOSA SIMIONI

GATILHOS DE DISPERSÃO E SELEÇÃO DE *HABITAT*: IMPLICAÇÕES
PARA MONTAGEM DE COMUNIDADES AQUÁTICAS

Orientador: Prof. Dr. Tadeu Siqueira

Coorientador: Dr. Alison Wunderlich

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Campus de
Rio Claro, para obtenção do grau de Ecólogo.

Rio Claro
2019

S589g	Simioni, Willian Barbosa Gatilhos de dispersão e seleção de habitat: implicações para montagem de comunidades aquáticas / Willian Barbosa Simioni. - - Rio Claro, 2019 35 p. : il., tabs. + 1 CD-ROM Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ecologia) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro 1. Ecologia de comunidades. 2. Gatilhos de dispersão. 3. Ectoparasitos. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, ao Universo e à todas as circunstâncias e oportunidades que permitiram minha vinda para a UNESP-Rio Claro.

Aos meus pais, Dirce e Antonio, que me incentivaram e me apoiaram em meus estudos, com suporte, paciência e compreensão. Devo tudo a vocês!

Às minhas irmãs Dani e Ju, pelo apoio e incentivo que sempre recebi, e por terem me presenteado com os melhores presentes que eu poderia ter, meus sobrinhos Victor, Matheus e x novx irmão ou irmã, Pedro e Isac.

Ao meu Orientador Dr. Tadeu Siqueira pela orientação e ensinamentos, apoio e confiança, por ser exemplo de Professor, Pesquisador e Profissional, e por ter permitido que eu ingressasse no Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade como aluno de Iniciação Científica e de TCC. Muito obrigado por essa oportunidade!

Ao meu Coorientador Dr. Alison Wunderlich pela paciência, por todo o conhecimento transmitido, pela confiança nos experimentos e pela oportunidade de participar de seu projeto de Pós-Doutorado. Um grande abraço à Érica e ao Théo.

Agradecimentos especiais à Profa. Dra. Maria Aparecida Marin-Morales pela oportunidade da minha primeira Iniciação Científica, e por ser exemplo de Mulher, Professora e Profissional. Em seu nome, agradeço a todos os Mutagênicos pela amizade, e em especial à Nádia Corroqué por ter me aceitado como coorientado durante minha primeira IC. Nunca esquecerei de vocês!

Agradeço aos Ecólogos da Eco 2015 pela companhia e amizade durante todos esses anos de graduação; vocês são demais e terão um futuro brilhante! Agradecimentos especiais aos EcoAmigos: Mushu, Cigana, Fora, Kinder, Pity, Mogli, Cinderela, Mafer e Gleice. Obrigado pelos melhores rolês!

Meu agradecimento mais que especial às irmãs que a Ecologia me deu, Lê e Pópis! Duas mulheres incríveis e com muito sucesso pelo caminho! Obrigado pela amizade, pelo carinho e por todo apoio que eu sempre tive! Amo vocês! Trigêmeos.

Agradeço à UNESP-Rio Claro e a todos os professores excelentes que tive!

Finalmente, agradeço à FAPESP (Processo nº 2017/16650-5) pelo financiamento do projeto e ao CNPq (Processo nº 146545/2018-4) pela bolsa de Iniciação Científica.

RESUMO

Dispersão é um dos processos ecológicos responsáveis pela estruturação de populações e comunidades, pois permite que os indivíduos colonizem novos ambientes ou mantenham populações em locais em que as espécies já ocorrem, além de permitir a coexistência de espécies. Espécies exibem diferentes estratégias de dispersão e de seleção de novos *habitat*. Organismos de hábito parasitário provavelmente utilizam pistas químicas, ou seja, informações individuais do hospedeiro ou de suas populações enquanto *habitat* original ou de destino como gatilhos para iniciar a dispersão. Estes organismos resultam em modelos de estudo que podem aumentar a compreensão das interações parasito-hospedeiro-ambiente e ajudar a revelar processos que moldam a dinâmica de metacomunidades. O objetivo deste trabalho foi investigar se informações do *habitat* podem atuar como gatilhos de dispersão e seleção de novos *habitat*. Um experimento foi realizado utilizando as comunidades de Monogeneoidea (*Cichlidogyrus* spp. e *Scutogyrus longicornis*) parasitos de brânquias de tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus* como modelo experimental. O tamanho do hospedeiro foi manipulado experimentalmente (e.g. pequeno, médio e grande) e foi considerado como uma medida de qualidade do *habitat*. A abundância, riqueza e composição dos parasitos das brânquias foram analisadas para verificar se existiam diferenças nas comunidades desses organismos de acordo com os tamanhos dos hospedeiros. Os dados foram analisados através de modelos lineares generalizados (GLM) e modelos multivariados. Não foram encontradas diferenças quanto à riqueza e composição das comunidades de parasitos entre os tamanhos de hospedeiro. Entretanto, os GLMs revelaram que o tamanho do hospedeiro foi a variável responsável por explicar grande parte da variação das abundâncias totais de parasitos nos hospedeiros, atuando como gatilho para a dispersão e seleção do *habitat*. Este trabalho fornece conhecimentos sobre a dependência de informações do *habitat* para que o organismo tome a decisão de dispersar, fator que está relacionado tanto à dinâmica populacional dos hospedeiros quanto à estrutura e composição das comunidades.

Palavras-chave: Ecologia de comunidades. Gatilhos de dispersão. Tamanho do *habitat*. Ectoparasitos.

ABSTRACT

Dispersal is one of the ecological processes responsible for structuring populations and communities, as it allows individuals to colonize new environments or maintain populations where species already occur, as well as to allow species to coexist. Species exhibit different dispersal and new habitat selection strategies. Parasitic habit organisms are likely to use chemical clues, that is, individual information from the host or its populations as original or target habitat as triggers for initiating dispersal. These organisms result in study models that can increase understanding of parasite-host-environment interactions and help reveal processes that shape the dynamics of metacommunities. The aim of this project was to investigate if habitat information can act as triggers for dispersal and selection of new habitats. An experiment was performed using the communities of Monogeneoidea (*Cichlidogyrus* spp. and *Scutogyrus longicornis*) parasites of Nile tilapia gills *Oreochromis niloticus* as an experimental model. Host size was manipulated experimentally (e.g. small, medium and large) and was considered as a measure of habitat quality. The abundance, richness and composition of gill parasites were analyzed to verify if there were differences in the communities of these organisms according to the host sizes. Data were analyzed using generalized linear models (GLM) and multivariate models. No differences were found regarding the richness and composition of parasite communities between host sizes. However, GLMs revealed that host size was the variable responsible for explaining much of the variation in total parasite abundance in the hosts, acting as a trigger for habitat dispersion and selection. This paper provides insights into the dependence of habitat information on the organism's decision to disperse, a factor that is related to both host population dynamics and community structure and composition.

Keywords: Community ecology. Dispersal triggers. Habitat size. Ectoparasites.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	6
2 OBJETIVO.....	10
3 MATERIAL E MÉTODOS	12
3.1 Organismos Modelo	12
3.1.1 Monogenoidea.....	12
3.1.2 Tilápia-do-Nilo, <i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	12
3.2 Origem e manutenção dos peixes.....	13
3.3 Experimento de dispersão baseada no tamanho dos hospedeiros	13
3.4 Coleta, preparo das brânquias e identificação dos parasitos	14
3.5 Análises Estatísticas.....	15
4 RESULTADOS	17
5 DISCUSSÃO	22
6 CONCLUSÃO.....	26
7 REFERÊNCIAS.....	27

1 INTRODUÇÃO

As comunidades naturais são compostas por populações de diferentes espécies que interagem entre si e com o ambiente em diferentes escalas espaciais e temporais. Essas comunidades são estruturadas a partir de processos ecológicos que regulam tanto presença e ausência quanto a abundância das espécies, e que de maneira geral são agrupados em quatro grandes processos: seleção, dispersão, deriva e especiação (LEIBOLD; CHASE, 2018; VELLEND, 2010). Na seleção, uma espécie apresenta alguma vantagem em termos de fitness sobre outras espécies, podendo excluí-las da comunidade por competição; pela dispersão, espécies são adicionadas, mantidas ou removidas das comunidades; com a deriva, eventos aleatórios podem resultar na morte de indivíduos antes que cheguem a reproduzir, mesmo que todos na população possuam as mesmas taxas esperadas de sobrevivência e reprodução; e através da especiação subpopulações de uma espécie inicial divergem formando novas espécies que são adicionadas à comunidade (VELLEND, 2010).

A dispersão é o movimento de indivíduos de seu *habitat* original para outro de destino, e é o processo responsável pelo estabelecimento das metacomunidades, ou seja, comunidades locais ligadas pela dispersão, podendo cada comunidade apresentar heterogeneidade em relação às variáveis bióticas e abióticas (FRONHOFER *et al.*, 2018; LEIBOLD *et al.*, 2004). Assim como a especiação, a dispersão é uma das poucas maneiras de adicionar novas espécies a uma comunidade, alterando sua estrutura e permitindo a coexistência entre espécies, uma vez que estas podem exibir diferentes padrões espaço-temporais de colonização de *habitat* (SALOMON; CONNOLLY; BODE, 2010).

A dispersão merece destaque enquanto processo ecológico fundamental para a constituição e manutenção de populações e comunidades. Além de permitir a imigração das espécies e a colonização de novos *habitat* (SEYMOUR; FRONHOFER; ALTERMATT, 2015), a dispersão previne a superpopulação e mortalidade decorrente pela predação, perda do *habitat* ou proliferação de doenças na população (BONTE; DE LA PEÑA, 2009; BOWLER; BENTON, 2005).

Espécies podem exibir diferentes estratégias de dispersão, bem como responder a diferentes gatilhos que iniciam esse processo (FRONHOFER; KROPF; ALTERMATT, 2015). Alguns desses gatilhos podem estar relacionados à densidade

populacional local (BITUME *et al.*, 2013), à qualidade do *habitat* original e da mancha a ser colonizada, e às características individuais como sexo e idade (CLOBERT *et al.*, 2012), tornando a dispersão um processo informado e dependente de alguma condição que possa ser percebida pelo organismo dispersor. Por exemplo, Fronhofer *et al.* (2018) demonstraram experimentalmente que a disponibilidade de recursos e a presença de predadores percebida com base em sinais sensoriais físico-químicos influenciaram as decisões de emigração. Esses dois fatores atuaram como gatilhos para a dispersão capazes de determinar a dinâmica das populações locais através dos efeitos “bottom-up” e “top-down”, ou seja, a decisão de dispersar e as populações das espécies estudadas foram controladas tanto pela disponibilidade dos recursos no ambiente quanto pela força de predação (FRONHOFER *et al.*, 2018).

Assim, a condição do *habitat* a ser colonizado pode ser percebida de maneira diferente por cada espécie, e essa habilidade específica pode determinar composições variadas e a coexistência de espécies, bem como o estabelecimento de espécies dominantes (FRONHOFER; KROPF; ALTERMATT, 2015; SKELTON; CREED; BROWN, 2015). Esses fatores podem resultar em variação na dinâmica das metacomunidades, uma vez que as espécies fundadoras ou ocupantes dos nichos deixados vagos podem dominar rapidamente, segundo o *fitness* de cada uma, bloqueando a colonização por outras espécies que chegaram posteriormente (BONTE; DE LA PEÑA, 2009; FRASER; BANKS; WATERS, 2014).

Muitos estudos de ecologia de populações e comunidades desenvolvidos com experimentos em micro e mesocosmos focam seus esforços em entender o sinal responsável pelo início da dispersão (i.e., gatilho), ignorando os sinais do destino, ou seja, os atributos da mancha a ser colonizada e que seriam percebidos pelos indivíduos dispersores. Nesse sentido, os indivíduos podem decidir dispersar de um *habitat* levando em consideração as informações tanto da mancha de origem como de destino, uma vez que esta última deve conter os recursos necessários para a sobrevivência dos mesmos (FRONHOFER *et al.*, 2018).

Em comunidades de água doce, a dispersão de ecto e endoparasitos têm sido atribuída a fatores relacionados tanto ao *habitat*, ou seja, seus hospedeiros, quanto aos próprios organismos dispersores, como comportamento gregário, hábito alimentar, longevidade, resposta imunológica e sexo dos hospedeiros (AMARANTE *et al.*, 2015; PANTOJA; FLORES SILVE; TAVARES-DIAS, 2016). Esses estudos apontam os fatores ambientais e características do hospedeiro como prováveis

gatilhos determinantes das taxas de dispersão dos parasitos. Além disso, parasitos que possuem formas larvais (cercárias e oncomiracídeos) infectantes de brânquias de peixes utilizam as informações do ambiente e dos hospedeiros para ajustar seu ciclo de vida, a fim de se reproduzirem e liberar seus ovos no ambiente, cujas larvas se dispersam para novos hospedeiros (CLAYTON *et al.*, 2016; MOUILLOT *et al.*, 2005; HOPKINS *et al.*, 2015; POULIN, 2001). Por exemplo, há espécies de Dactylogyridae cuja única maneira de se dispersar é através de formas larvais que eclodem na coluna d'água e que precisam detectar pistas para selecionar o melhor hospedeiro a ser parasitado (GOATER *et al.* 2014). Outras espécies de parasitos de peixes dispersam suas formas adultas para colonizar *habitat* com melhores condições, como platelmintos Monogeneoidea representantes da família Gyrodactylidae (JOHNSON *et al.* 2011; STEPHENSON *et al.*, 2017).

Comunidades de parasitos em peixes podem ser influenciadas tanto por fatores relacionados ao hospedeiro, como a dieta, tamanho e massa corporal, e comportamentos reprodutivos e de locomoção, como também por fatores relacionados ao *habitat* em que os hospedeiros estão inseridos (SANTORO *et al.*, 2014). O tamanho corporal do hospedeiro pode ser um dos fatores mais importantes para a estruturação das comunidades de parasitos, uma vez que muitas espécies de peixes apresentam diferentes tamanhos em relação ao sexo e ao período de acasalamento (SANTORO *et al.*, 2014; TIMI; POULIN, 2003). Cada indivíduo hospedeiro da população representa uma entidade com fenótipo variável do ponto de visto do parasito, e os benefícios líquidos da dispersão podem depender desse estado individual pré-colonização, sendo que os custos da dispersão em relação ao gasto energético e à sobrevivência, podem ser superiores aos benefícios decorrentes se o hospedeiro não for suficiente em termos de recursos (TERUI *et al.*, 2017).

Estudos envolvendo modelos hospedeiro-parasito permitem que pesquisadores respondam questões sobre processos ecológicos e mecanismos de montagem de comunidades, devido em parte a facilidade em obter grande número de réplicas (HOLMES; PRICE, 1986; MORAND, 2015), pois cada hospedeiro assume uma comunidade de parasitos replicada, tornando as análises estatísticas mais robustas e confiáveis (TADIRI; SCOTT; FUSSMANN, 2016). Além disso, parasitos podem ser indicadores de condições ambientais e de seus hospedeiros (OLIVEIRA; TAVARES-DIAS, 2016) e são de grande relevância para entender seu nicho

ecológico, na regulação da abundância ou densidade de populações hospedeiras e na estabilização de redes tróficas (SANTOS *et al.*, 2018).

Poucos experimentos capazes de abordar o papel dos parasitos no nível da comunidade foram desenvolvidos pela dificuldade de manipular a abundância desses organismos (MOURITSEN; POULIN, 2002; SANTOS *et al.*, 2018). No entanto, esses estudos possibilitam a obtenção de numerosas réplicas e, ao quantificar a totalidade da população de parasitos é possível detectar padrões dentro da dinâmica populacional e das comunidades. Esses padrões podem ser utilizados como base para responder questões centrais como por exemplo, se as comunidades de parasitos são conjuntos de espécies aleatórias, estruturados e repetitivos, e ainda se essas assembleias são previsíveis ou não no contexto de metacomunidades (TIMI; POULIN, 2003).

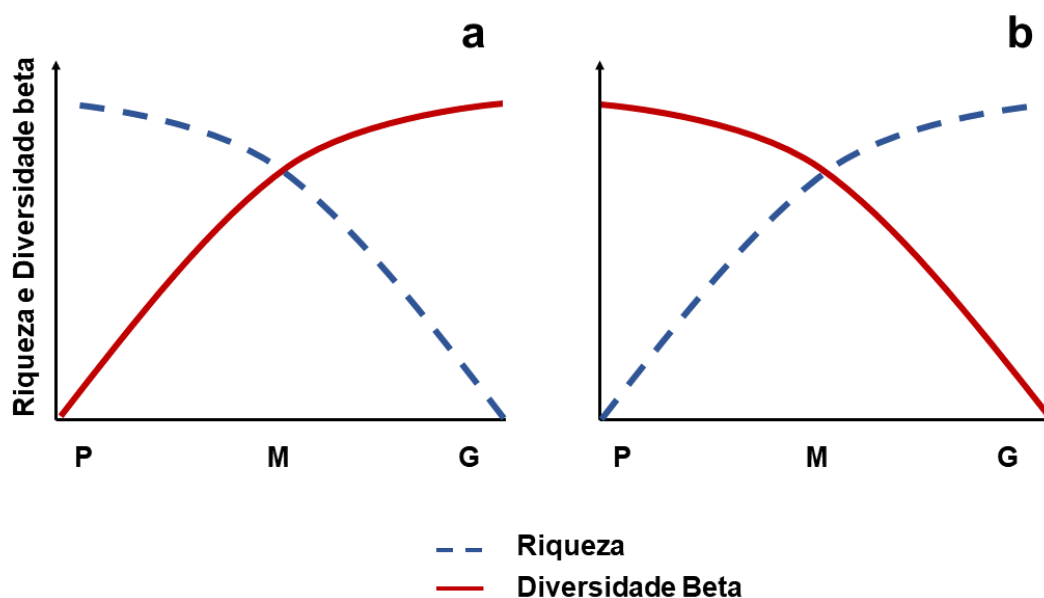
2 OBJETIVO

O objetivo desse trabalho foi investigar se informações do *habitat* podem atuar como gatilhos de dispersão e seleção de novos *habitat*. Um experimento foi realizado utilizando comunidades de Monogenoidea (*Cichlidogyrus* spp. e *Scutogyrus longicornis*) parasitos de brânquias de tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus* como modelo experimental. O tamanho do hospedeiro (pequeno, médio e grande), tanto de origem quanto de destino, foi considerado como uma medida de qualidade do *habitat*, e foi estudado como uma possível informação capaz de atuar como gatilho para a dispersão e sinal para a seleção de *habitat* pelas larvas dos ectoparasitos (i.e. oncomiracídeos) entre os hospedeiros.

A partir desse objetivo, a seguinte pergunta foi estabelecida: o tamanho do hospedeiro é o gatilho capaz de iniciar a propagação das larvas (i.e. dispersão dos parasitos do hospedeiro de origem) e de moldar a composição e estrutura das comunidades no hospedeiro de destino?

A hipótese inicial predizia uma relação de dependência entre o tamanho do peixe e a composição das comunidades de parasitos, havendo maior riqueza e abundância de parasitos em peixes de maior tamanho quando estes fossem o destino dos parasitos, uma vez que esse *habitat* maior e de melhor qualidade deveria suportar mais indivíduos e espécies (Figura 1). Além disso, peixes de maior tamanho deveriam apresentar baixa diversidade beta (i.e. menor variação na composição) nas comunidades de parasitos, pois as mesmas espécies de parasitos deveriam ocorrer em todos os peixes grandes. Peixes menores deveriam apresentar menor riqueza e abundância, e maior diversidade beta quando fossem de hospedeiros de destino, pois cada peixe deveria ter uma comunidade com composição mais variável e mais sujeita a eventos estocásticos, como por exemplo, uma alta taxa de mortalidade dos hospedeiros. Para os peixes de tamanho médio esperava-se riqueza e diversidade beta similares entre peixes de origem e destino.

Figura 1. Predições acerca da composição das comunidades de parasitos Monogenoidea em brânquias de *O. niloticus* (tilápia-do-Nilo), em termos de riqueza e diversidade beta refletindo a seleção de *habitat* em função do tamanho do hospedeiro como gatilho de dispersão



(a) = Hospedeiros parasitados (origem); **(b)** = Hospedeiros não parasitados (destino). **P, M e G** = Tamanhos Pequeno, Médio e Grande dos hospedeiros manipulados experimentalmente.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Organismos Modelo

Neste trabalho foram utilizadas como modelos experimentais as comunidades de parasitos da Classe Monogenea presentes em brânquias de indivíduos de *O. niloticus* (tilápia-do-Nilo).

3.1.1 Monogenoidea

Monogenoidea (Platyhelminthes) são ectoparasitos hermafroditas que ocorrem principalmente em peixes marinhos e dulcícolas, podendo fixar-se nas superfícies corporais, nadadeiras, brânquias e cavidades nasais dos hospedeiros. Eles têm um ciclo de vida direto e alta taxa de reprodução, e quando patogênicas, muitas espécies podem causar prejuízos para as pisciculturas, apresentando um padrão de infecção sazonal (FERREIRA-SOBRINHO; TAVARES-DIAS, 2016; PARISELLE, ANTOINE *et al.*, 2011). Alguns Monogenoidea ovíparos liberam seus ovos no ambiente, e após um período de 2 a 6 dias eclodem na forma de uma larva ciliada (i.e. oncomiracídio) capaz de nadar ativamente até localizar um novo hospedeiro por meio de seu sofisticado sistema de quimio-orientação, num intervalo de 12 a 48 horas (AGUIRRE-FEY *et al.*, 2015).

Grande parte dos Monogenoidea possui menos de 1 mm de comprimento e suas estruturas internas são microscópicas, sendo necessária a utilização de instrumentos ópticos e metodologias apropriadas de preservação, coloração e fixação para seu estudo (STRONA; STEFANI; GALLI, 2009). A identificação dos indivíduos baseia-se na morfologia de suas estruturas esclerotizadas do órgão de fixação (i.e., haptor) e de seus órgãos reprodutivos (RAHMOUNI; VANHOVE; ŠIMKOVÁ, 2017).

3.1.2 Tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)

A tilápia-do Nilo *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) é de origem africana e, por seu rápido desenvolvimento e sua capacidade de tolerar uma ampla gama de condições ambientais, foi introduzida em diversos países como Ásia, Europa e em todo o continente Americano, tornando-se um dos peixes mais cultivados no mundo

(LIM; OOI; WONG, 2016; WANG; LU, 2016). A tilápia do Nilo é uma das espécies de peixes mais bem estudadas em experimentos de manipulação de indivíduos, tendo sido utilizada como modelo para estudos de interação hospedeiro-parasito, em mesocosmos, e experimentos *in situ* (PARISELLE, ANTOINE *et al.*, 2011; VANHOVE *et al.*, 2016; ZHANG; MEI; GULATI, 2017).

Os representantes de Monogenoidea que ocorrem em brânquias de *O. niloticus* já foram bem documentados (MUTEREZI BUKINGA *et al.*, 2012; PARISELLE, A.; EUZET, 2009; VANHOVE; VOLCKAERT; PARISELLE, 2011), e mais especificamente no Estado de São Paulo, as espécies encontradas em tanques de criação desses peixes são: *Cichlidogyrus halli*, *C. sclerosus*, *C. thurstonae* e *Scutogyrus longicornis* (ZICA, 2012; ZAGO *et al.* 2014).

3.2 Origem e manutenção dos peixes

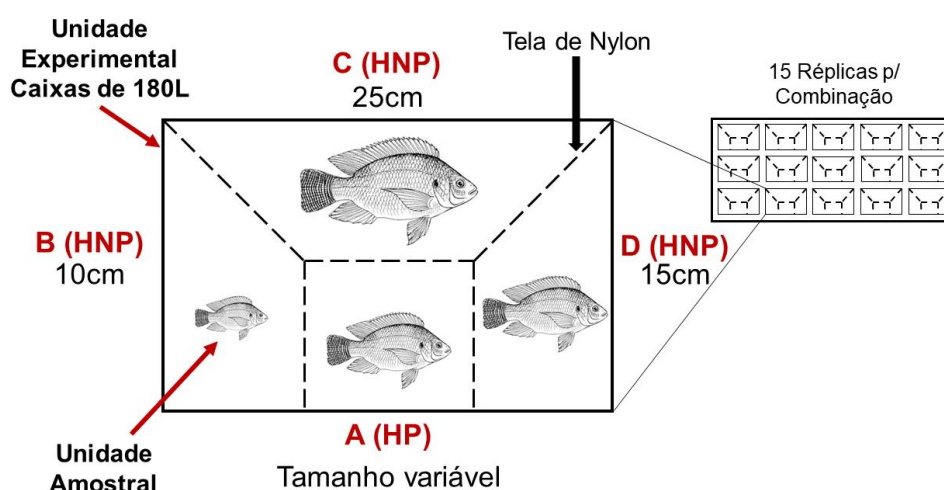
Exemplares de tilápia do Nilo foram adquiridos em piscicultura e aclimatados em tanques de aproximadamente 1000 litros. Os peixes foram triados por tamanho corporal: grande (~25 cm), médio (~15 cm) e pequeno (~10 cm), e separados nos tanques. Uma quantidade suficiente desses peixes foi separada para a realização de banho de imersão com NaCl para a eliminação dos Monogenoidea de suas brânquias; estes constituíram o tratamento hospedeiro não parasitado (HNP), ou seja, as manchas de destino. Nesse procedimento, os peixes foram imersos em solução de NaCl a 3% (30g/L) durante 15 minutos (SILVA, 2016).

3.3 Experimento de dispersão baseada no tamanho dos hospedeiros

O experimento foi desenvolvido utilizando um sistema de caixas plásticas de 180L (89x50x46 cm), compartimentalizadas por uma tela de nylon, de maneira a obter um compartimento para o peixe hospedeiro parasitado (HP), e outros 3 compartimentos para os peixes não parasitados (HNP). Assim, apesar dos peixes compartilharem a mesma caixa d'água, foram mantidos isolados pelas redes de nylon. A posição dos peixes nos compartimentos foi decidida através de sorteio. Foram aplicados os seguintes tratamentos com as combinações de tamanho: Combinação I: HP pequeno (~10 cm) vs. HNP grande (~25 cm), médio (~15 cm) e pequeno (~10 cm); Combinação II: HP médio (~15 cm) vs. HNP grande (~25 cm), médio (~15 cm) e

pequeno (~10 cm); e Combinação III: HP grande (~25 cm) vs. HNP grande (~25 cm), médio (~15 cm) e pequeno (~10 cm). Para cada combinação foram feitas 15 réplicas (unidades experimentais), totalizando 45 caixas (Figura 2). Assim, o experimento manipulou tanto a condição do peixe hospedeiro parasitado (pequeno, médio e grande), simulando um gatilho de dispersão variável, quanto a dos peixes não parasitados (pequeno, médio e grande), simulando diferentes condições para seleção de *habitat*.

Figura 2. Diagrama da montagem do experimento sobre dinâmica da dispersão baseada no tamanho dos hospedeiros.



Compartimento A = Hospedeiro parasitado HP com tamanho variável; Compartimentos B, C e D = Hospedeiros não parasitados (HNP).

O experimento foi realizado durante 20 dias, tempo médio suficiente para que os Monogenoidea adultos aderidos às brânquias dos hospedeiros parasitados (HP) produzissem ovos para o ambiente e as larvas eclodissem (2-6 dias) e se dispersassem (12-48 horas) para os hospedeiros não parasitados (HNP) (AGUIRRE-FEY *et al.*, 2015).

3.4 Coleta, preparo das brânquias e identificação dos parasitos

Após 20 dias, os peixes foram anestesiados com Benzocaína (100 mg/L) de 3 a 5 minutos, e então sacrificados. As brânquias foram removidas e acondicionadas em frascos contendo água a 75°C. Os frascos foram agitados vigorosamente para separar os parasitos do tecido branquial e então, adicionado álcool absoluto

(BOEGER; VIANNA, 2006) para preservação do material. As brânquias foram examinadas em estereomicroscópio e os Monogenoidea encontrados foram separados e quantificados. Os exemplares foram montados em lâminas em meio de Hoyer (BOEGER; VIANNA, 2006), e a identificação das espécies baseou-se nas chaves de identificação de Douëllou (1993) e Cohen *et al.* (2013).

Essa proposta de trabalho foi parte de um projeto de pós-doutorado do Dr. Alison Carlos Wunderlich, com financiamento da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - Fapesp (Processo nº 2017/16650-5), a partir do qual foram obtidos o material e a estrutura para execução dos experimentos. A pesquisa obteve autorização para o uso dos animais (Decisão CEUA nº29/2018, Protocolo nº 0744) requerida junto à Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) do Instituto de Biociências da UNESP - Campus de Rio Claro, de acordo Lei n. 11.794, de 8.10.2008.

3.5 Análises Estatísticas

Para avaliar se o tamanho (pequeno, médio e grande) seria capaz de explicar a variação na dispersão entre os hospedeiros de origem e destino, a abundância, riqueza, a composição e diversidade beta das comunidades de parasitos encontradas nos hospedeiros tanto de origem (HP) quanto de destino (HNP) foram utilizadas como variáveis resposta. Todas as análises estatísticas foram conduzidas no ambiente R (R Development Core Team, 2014). Uma Análise de Variância Multivariada com Permutação (PERMANOVA) baseada nos Coeficientes de Dissimilaridade de Jaccard e Bray-Curtis (ANDERSON, 2001) foi utilizada para avaliar se existiam diferenças na estrutura das comunidades de parasitos entre os tratamentos (tamanho do hospedeiro), tanto na origem (HP) e destino (HNP) separadamente, como no conjunto das duas condições. A PERMANOVA foi aplicada pela função “adonis” do pacote “vegan” do R. Um teste de homogeneidade de dispersões multivariadas (BETADISPER) foi utilizado para avaliar a diversidade beta, através da comparação da dispersão das comunidades nos tratamentos e entre tratamentos (ANDERSON, 2006; ANDERSON; ELLINGSEN; MCARDLE, 2006). Dois modelos lineares generalizados (GLMs) com Distribuição de Poisson, a partir da função “glm” do R, foram usados para modelar a variação na abundância total de parasitos:

$$M1: \text{Abundância total} \sim \text{tratamentos} * \text{condição},$$

onde * representa a interação entre o tamanho e a condição do hospedeiro (HP/HNP), e

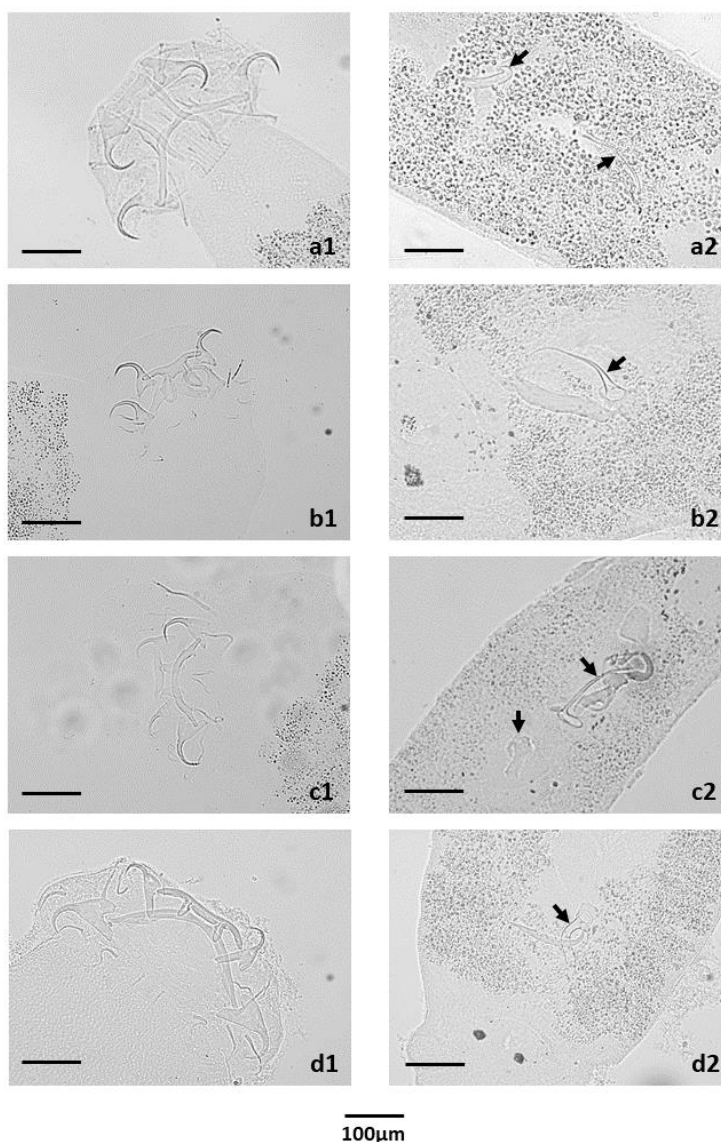
M2: Abundância total ~ tratamentos + condição,

onde + representa a adição do fator condição ao modelo, sem interação com os tratamentos.

4 RESULTADOS

Foram analisadas as comunidades de parasitos de 148 peixes, nos quais foram encontrados as quatro espécies de Monogenoidea anteriormente descritas (Figura 3). Dos 2039 espécimes de parasitos identificados, 61,4% pertenciam à espécie *C. sclerosus*, 24,3% à espécie *S. longicornis*, 7,9% à espécie *C. thurstonae* e 6,4% à espécie *C. halli*.

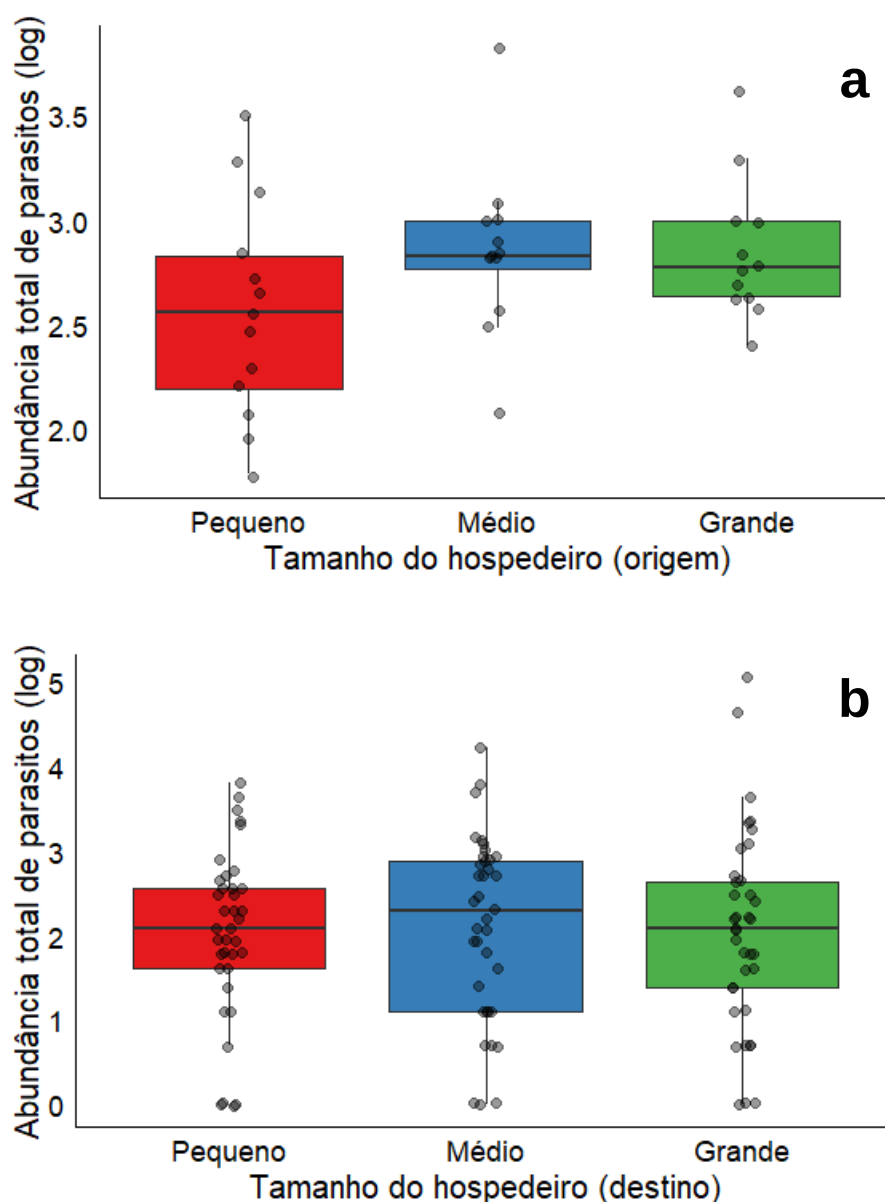
Figura 3. Micrografias das quatro espécies de parasitos Monogenoidea das comunidades presentes nas brânquias de *O. niloticus* (tilápia-do-Nilo) identificados pelas estruturas de fixação e órgãos copulatórios respectivamente.



Micrografias a1 e a2= *S. longicornis*; b1 e b2= *C. halli*; c1 e c2= *C. thurstonae*, d1 e d2= *C. sclerosus*.

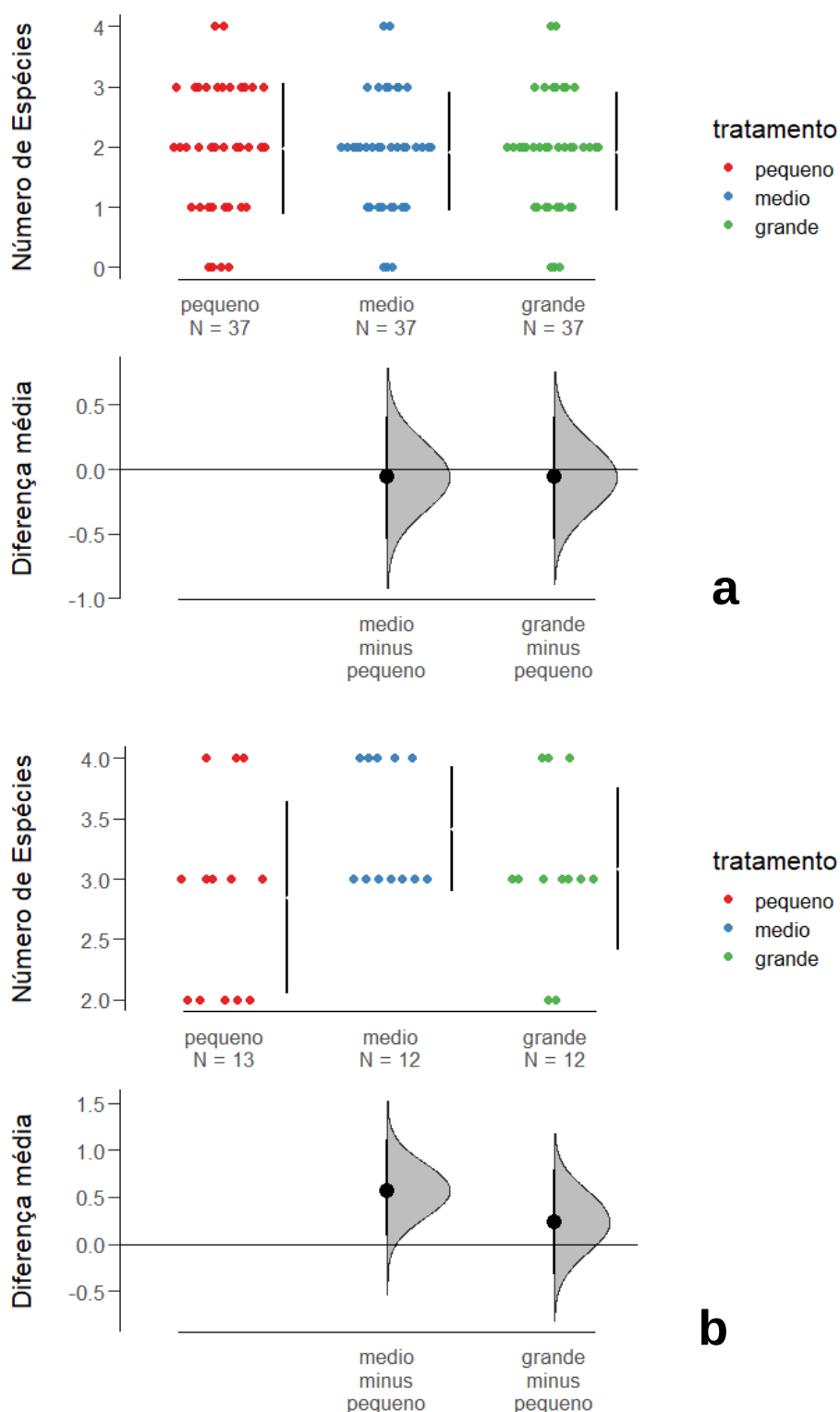
A abundância de parasitos por hospedeiro variou de 0 a 159 (Figura 4), com um número médio de 13.8 parasitos por hospedeiro individual. As comunidades de Monogenoidea não apresentaram diferença na riqueza de espécies entre os tratamentos, uma vez que as quatro espécies estavam presentes nos três tamanhos do hospedeiro, tanto nos hospedeiros da origem como do destino (Figura 5).

Figura 4. Abundância Total de parasitos (log) nas comunidades presentes nas brânquias de *O. niloticus* (tilápia-do-Nilo), hospedeiros de origem e destino.



Os pontos ao longo do eixo do boxplot representam cada uma das comunidades de origem (a) e destino (b), entre os hospedeiros de tamanho pequeno (vermelho), médio (azul) e grande (verde).

Figura 5. Riqueza de espécies de parasitos nas comunidades presentes nas brânquias de *O. niloticus* (tilápia-do-Nilo), hospedeiros de origem e destino.



Os pontos ao longo do eixo representam cada uma das comunidades de origem **(a)** e destino **(b)**, entre os hospedeiros de tamanho pequeno (vermelho), médio (azul) e grande (verde). As barras verticais ao lado de cada grupo representam média $\pm$ desvio padrão do grupo correspondente. A diferença média foi calculada como a média do primeiro grupo menos (*minus*) a média do grupo seguinte. O tamanho pequeno foi utilizado como referência.

Os resultados da PERMANOVA baseada na matriz de dissimilaridade obtida pelos coeficientes de Jaccard e de Bray-Curtis não mostraram diferenças significativas na composição das comunidades de parasitos em função do tamanho dos hospedeiros, quando a condição dos mesmos (HP/HNP) foi analisada separadamente (Tabela 1).

Tabela 1. Análise de Variância Multivariada com Permutação (PERMANOVA) pelas distâncias de Jaccard e Bray–Curtis (baseada nas abundâncias das espécies) entre as comunidades de parasitos de *O. niloticus*.

Hospedeiro	Dissimilaridade	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>
HP	Jaccard	2,301	0,11925	0,092
	Bray-Curtis	1,3868	0,07543	0,272
HNP	Jaccard	1,2709	0,02528	0,298
	Bray-Curtis	1,2406	0,02469	0,295
HP*HNP	Jaccard	7,3462	0,05125	0,001
	Bray-Curtis	4,5836	0,0326	0,013

HP= Hospedeiro parasitado, HNP= Hospedeiro não parasitado, HP*HNP= Interação entre hospedeiros parasitados e não parasitados. Valores *p* em negrito foram significativos.

As análises que consideraram as abundâncias totais de parasitos em relação ao tratamento tanto na origem (HP) quanto no destino (HNP) mostraram uma diferença na composição das comunidades de parasitos (Tabela 1). Além disso, houve maior diversidade beta e maior variação na composição entre hospedeiros não parasitados, ou seja, no destino, medidas tanto pelo Coeficiente de Jaccard (*Permutest*, *F*= 9,7004; *p*= 0,004) quanto Bray-Curtis (*Permutest*, *F*= 8,2819; *p*= 0,008).

O GLM-M1 utilizado para verificar a variação na abundância total de parasitos com interação entre os tratamentos e a condição dos hospedeiros revelou que não houve interação entre os fatores tamanho e condição (*p*= 0,127), e assim, os fatores puderam ser analisados isoladamente no modelo M2. O GLM-M2 indicou uma relação linear positiva entre a abundância e o tamanho do hospedeiro, ou seja, hospedeiros de maior tamanho apresentaram maior abundância de parasitos. O modelo M2 também demonstrou uma relação significativa com a condição do hospedeiro, em que

hospedeiros parasitados (HP, mancha de origem) apresentaram maior abundância média de parasitos (Média= 0.23807, $p < 0.001$), em relação aos inicialmente não parasitados (mancha de destino).

O GLM-M2 explicou 34.9% da variação na abundância de parasitos ($R^2= 0.3499$, $p < 0.001$). Isoladamente, o preditor tamanho do hospedeiro foi capaz de explicar 24.3% da variação nas abundâncias ($R^2= 0.243$, $p < 0.001$), e a condição do hospedeiro explicou 14.5% ($R^2= 0.145$, $p < 0.001$). Ou seja, o tamanho dos peixes atuou como gatilho para dispersão e seleção de *habitat* pelos parasitos Monogenoidea. A condição inicial do hospedeiro (parasitado ou não parasitado) teve uma contribuição secundária na explicação da variação das abundâncias.

5 DISCUSSÃO

Alguns objetivos centrais na ecologia de comunidades concentram-se em entender como estas comunidades são estruturadas e através de quais fatores, e se essa montagem segue algum padrão na natureza. A partir dos resultados apresentados foi possível verificar que informações do *habitat* podem atuar como gatilhos para a dispersão e seleção de *habitat* pelos organismos, e que esses gatilhos estão diretamente relacionados à montagem das comunidades através de um padrão exibido na abundância dos organismos dispersores. De modo geral, a estrutura e composição das comunidades ecológicas estão intimamente ligadas às estratégias de dispersão dos indivíduos de acordo com as vantagens e desvantagens provenientes do *habitat* selecionado. Do ponto de vista de um organismo parasito ou simbiote, as populações de hospedeiros comportam-se como manchas heterogêneas em termos de recursos para sua sobrevivência (SKELTON; CREED; BROWN, 2015).

Comunidades naturais com manchas de recursos de alta qualidade podem levar as espécies a se dispersarem em massa para que ocupem rapidamente o *habitat* evitando a competição pelo recurso. Neste trabalho as comunidades de parasitos não apresentam diferença na riqueza de espécies ou na diversidade beta, resultando em composições muito similares. Modelos teóricos sugerem que a dispersão se concentra em níveis baixos a moderados quando os *habitat* destino oferecem qualidade em termos de recursos menor ou similar ao *habitat* origem. Esse efeito tende a aumentar a diversidade local, pois poucos indivíduos de várias espécies e de poucas comunidades estão se dispersando. Contudo, a taxa de dispersão é aumentada quando a qualidade dos recursos varia entre *habitat* e quando este seleciona as espécies ao nível da metacomunidade, segundo o fitness de cada uma. Nessa ocasião, a diversidade local tende a diminuir, uma vez que todas as comunidades apresentam organismos de várias espécies dispersando para *habitat* de maior qualidade (VELLEND, 2016). Para organismos de hábito parasitário a dispersão é o período mais perigoso de sua vida, por isso, a escolha por um *habitat* de boa qualidade e a dispersão excessiva de indivíduos são estratégias para garantir sua sobrevivência (VEIGA *et al.*, 2018).

Por outro lado, diferentes espécies podem apresentar desempenho similar na ocupação do *habitat*, resultando em comunidades com riqueza e diversidade beta parecidas, uma vez que coexistem e compartilham dos mesmos recursos (MORAND,

2015). *Habitat* de maior tamanho deve apresentar maior heterogeneidade em termos de recursos e mais oportunidades de ocupação, que por sua vez, pode promover a coexistência e a riqueza de espécies, oferecendo uma maior diversidade de nichos, limitando assim a competição interespecífica (JOHNSON *et al.*, 2016; MORAND, 2015).

Apesar de diversos fatores influenciarem a dispersão dos organismos, neste experimento a condição do hospedeiro, isto é, se este estava parasitado inicialmente ou não, e o tamanho do mesmo não apresentaram interação, mas apenas adição de seus efeitos. A preferência dos parasitos por peixes maiores ocorreu em ambas as condições, ou seja, tanto hospedeiros parasitados (manchas de origem) quanto hospedeiros não parasitados (manchas de destino) de tamanho grande apresentaram maior abundância de parasitos.

A variação no tamanho corporal em populações de hospedeiros pode ser o gatilho para a seleção de um novo *habitat*, pois hospedeiros de corpos maiores oferecem uma área de superfície maior para fixação de parasitos, principalmente parasitos Monogenoidea. Esse resultado evidenciado pela relação linear entre a abundância de parasitos e o tamanho do hospedeiro, sugere também que em *habitat* maiores devem ser menos efêmeros do ponto de vista do organismo dispersor (MOURITSEN; POULIN, 2002; POULIN, 2002). Maiores manchas de *habitat* podem diminuir o risco de extinção das espécies pois suportam maior abundância de indivíduos e favorecem a coexistência de espécies (POULIN, 2002).

O tamanho corporal de um indivíduo está ligado diretamente à sua taxa metabólica e à sua biologia, determinando redes alimentares e a dinâmicas das comunidades em que se insere (MERCKX *et al.*, 2018). Outros trabalhos utilizando peixes e suas comunidades de parasitos Monogenoidea também apontaram uma relação significativa entre a taxa de colonização dos parasitos e o tamanho do corpo do hospedeiro, e sugeriram que algumas espécies de parasitos são especialistas na colonização de hospedeiros de maior tamanho, pois estas manchas maiores possuem maior longevidade ou ocupam níveis tróficos mais altos, e portanto, representam um *habitat* mais estável e de maior duração (CABLE; VAN OOSTERHOUT, 2007; DESDEVISES; MORAND; LEGENDRE, 2002; FRONHOFER *et al.*, 2018; MENDLOVÁ; ŠIMKOVÁ, 2014; SASAL *et al.*, 1999).

Considerando os pressupostos da Teoria de Biogeografia de Ilhas é possível que esse padrão na abundância de indivíduos em função do tamanho do *habitat*

ocorra em outros modelos parasito-hospedeiro, e não somente entre peixes e seus parasitos. Estudos com diferentes espécies de aves e seus ectoparasitos mostraram que hospedeiros de menor tamanho corporal apresentaram menor riqueza e abundância em suas comunidades parasitárias, quando em comparação a hospedeiros de maior tamanho (SWEET *et al.*, 2018). Pombos de tamanho similar também apresentaram maior a ocorrência de ectoparasitos (CLAYTON *et al.*, 2003), o que sugerindo um tamanho corporal ideal para a colonização e sobrevivência das comunidades parasitárias.

Em experimentos de mesocosmos, como é o caso deste trabalho, grande parte das variáveis podem ser controladas, como temperatura da água, turbidez e variação na incidência luminosa. Essas variáveis passam a não influenciar o sistema experimental, mas na natureza, inúmeros fatores podem exercer efeitos sinérgicos sobre a dinâmica das comunidades. Em um estudo em ambiente natural com as comunidades de parasitos (*Cichlidogyrus* spp., *Scutogyrus* sp. e *Gyrodactylus* sp.) de diferentes espécies de tilápia cultivadas diretamente nas águas do rio Nautla, em Veracruz, México, a temperatura e outros fatores ambientais, como pH e salinidade da água, oxigênio dissolvido e sólidos em suspensão foram mais importantes para as cargas totais de parasitos do que o tamanho corporal dos hospedeiros, ou seja, influenciaram as taxas de dispersão de parasitos Monogenoidea entre seus hospedeiros (AGUIRRE-FEY *et al.*, 2015). Isto ocorreu porque os fatores descritos influenciaram diretamente a resposta imune dos peixes. Segundo os autores a resposta imune desempenha um papel importante nas taxas de parasitismo, dificultando ou não a colonização por esses parasitos de acordo com a saúde do hospedeiro. Destaca-se o fato de que em ambientes naturais, ou mais próximos do natural possível, as flutuações nos parâmetros de qualidade da água e outras variáveis ambientais podem estar em curso, fugindo do controle do experimento.

O modelo experimental deste trabalho compreendeu comunidades de parasitos Monogenoidea vivíparos, ou seja, que liberam seus ovos na coluna d'água e cujos oncomiracídios são os organismos capazes de dispersar, e não as formas adultas. Nesse contexto, e de acordo com a Teoria do Forrageamento Ótimo (MACARTHUR; PIANKA, 1966), os indivíduos dispersores precisam ponderar a qualidade dos potenciais *habitat*, ou seja, verificar se é vantajoso dispersar para a mancha cujo sinal de “qualidade” está sendo emitido. Nesse sentido, é razoável pensar que o parasito deve dispersar para a mancha que oferece qualidade superior às demais, e que as

larvas devem possuir um sistema quimiorreceptor refinado a ponto de perceberem as características do *habitat* dos parentais, e decidiram não dispersar para lá (TADIRI; DARGENT; SCOTT, 2013). Estudos que consideraram a disponibilidade de recursos e a presença de predadores baseada em sinais físico-químicos como gatilhos de dispersão descobriram que esses fatores influenciaram diretamente a decisão de emigração pelas espécies para outro ambiente (FRONHOFER *et al.*, 2018). Os autores verificaram que organismos de forrageamento ativo e de emboscada tendem a responder menos à limitação dos recursos, mas que para os *grazers*, a emigração é induzida quando os recursos tem mobilidade limitada.

O desafio em entender a dispersão está nos vários fatores que influenciam esse processo de montagem de comunidades, tanto no nível dos indivíduos dispersores como na disponibilidade de recursos e nas interações. A dispersão dependente de condição pode reduzir as flutuações na dinâmica populacional, e ao longo do tempo, reduzir a variação na dinâmica das comunidades (FRONHOFER *et al.*, 2018). Nesse contexto, a dispersão é capaz de manter a dinâmica das redes ecológicas devido a seu efeito estabilizador e reduzir o risco de extinção estocástica em metacomunidades (MORAND, 2015; SEPPÄLÄ; LEICHT, 2015).

6 CONCLUSÃO

A estrutura das comunidades naturais depende de uma série de variáveis ambientais locais e dos padrões de distribuição geográfica das espécies. Em relação às comunidades parasitárias, as pistas químicas dos hospedeiros são altamente importantes pois atuam como gatilhos para a dispersão de parasitos, uma vez que oferecem um input na colonização de hospedeiros de melhor qualidade, garantindo a sobrevivência das espécies e a manutenção de suas populações.

A partir dos resultados deste trabalho pode-se concluir que o tamanho do *habitat* pode atuar como gatilho para a dispersão e seleção do mesmo, de modo que alguma medida de qualidade do ambiente foi percebida pelo organismo dispersor. Parasitos Monogenoidea possuem uma quimiorrecepção muito refinada a ponto de receberem informações do futuro *habitat* podendo decidir para onde devem dispersar e garantir sua sobrevivência. Apesar de não ser encontrada diferença na composição e diversidade beta entre os tamanhos dos hospedeiros, o tamanho foi responsável pela variação nas abundâncias totais de parasitos, respondendo à pergunta central deste trabalho.

7 REFERÊNCIAS

- AGUIRRE-FEY, D. *et al.* Population dynamics of *Cichlidogyrus* spp. and *Scutogyrus* sp. (Monogenea) infecting farmed tilapia in Veracruz, México. **Aquaculture**, v. 443, p. 11–15, 2015.
- AMARANTE, C. F. *et al.* Fatores associados aos níveis de agregação parasitária em peixes do Brasil. **Electronic. Braz. J. Vet. Parasitol. Jaboticabal**, v. 24, n. 2, p. 174–182, 2015.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32–46, 2001.
- ANDERSON, M. J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245–253, 2006.
- ANDERSON, M. J.; ELLINGSEN, K. E.; MCARDLE, B. H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 683–693, 2006.
- BITUME, E. V. *et al.* Density and genetic relatedness increase dispersal distance in a subsocial organism. **Ecology Letters**, v. 16, n. 4, p. 430–437, 2013.
- BOEGER, W. A.; VIANNA, R. T. Monogenoidea. Amazon Fish Parasites. **Sofia: Pensoft Publishers**, p. 42-116, 2006.
- BONTE, D.; DE LA PEÑA, E. Evolution of body condition-dependent dispersal in metapopulations. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 6, p. 1242–1251, 2009.
- BOWLER, D. E.; BENTON, T. G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 2, p. 205–225, 2005.
- CABLE, J.; VAN OOSTERHOUT, C. The impact of parasites on the life history evolution of guppies (*Poecilia reticulata*): The effects of host size on parasite virulence. **International Journal for Parasitology**, v. 37, n. 13, p. 1449–1458, 2007.

CLAYTON, D. H. *et al.* Host defense reinforces host-parasite cospeciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 26, p. 15694–15699, 2003.

CLAYTON, D. H., BUSH, S. E.; JOHNSON, K.P. **Coevolution of life on hosts: integrating ecology and history**. The University of Chicago Press, Chicago, EUA. 2016.

CLOBERT, J. *et al.* **Dispersal Ecology and Evolution**. Oxford University Press, Oxford, UK. 2012.

COHEN, S.; JUSTO, M.C.N.; KOHN, A. **South american monogenoidea parasites of fishes, amphibians and reptiles**. Ed. Oficina de Livros, Rio de Janeiro. 663 p.

DESDEVISES, Y.; MORAND, S.; LEGENDRE, P. Evolution and determinants of host specificity in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, n. 4, p. 431–443, 2002.

DOUËLLOU, L. Monogeneans of the genus *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) from cichlid fishes of Lake Kariba (Zimbabwe) with descriptions of five new species. **Systematic Parasitology**, v. 25, n. 3, p. 159–186, 1993.

FERREIRA-SOBRINHO, A.; TAVARES-DIAS, M. Estudio sobre monogéneos parásitos en branquias de cíclidos (Pisces: Cichlidae) de la Amazonia Brasileña. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 87, n. 3, p. 1002–1009, 2016.

FRASER, C. I.; BANKS, S. C.; WATERS, J. M. Priority effects can lead to underestimation of dispersal and invasion potential. **Biological Invasions**, v. 17, n. 1, p. 1–8, 2014.

FRONHOFER, E. A. *et al.* Bottom-up and top-down control of dispersal across major organismal groups. **Nature Ecology and Evolution**, v. 2, n. 12, p. 1859–1863, 2018.

FRONHOFER, E. A.; KROPF, T.; ALTERMATT, F. Density-dependent movement and the consequences of the Allee effect in the model organism *Tetrahymena*. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 3, p. 712–722, 2015.

GOATER, T.M.; GOATER, C.P.; ESCH, G.W. **Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites**. 2nd Ed. Cambridge University Press, New York. 2014.

HOLMES, J. C.; PRICE, P. W. **Communities of parasites. Community Ecology: Pattern and Process** (eds J. Kikkawa & D.J. Anderson), pp. 187–213. Blackwell Science Publications, Melbourne, Australia, 1986.

HOPKINS, S. R. *et al.* Dispersal of a defensive symbiont depends on contact between hosts, host health, and host size. **Oecologia**, v. 179, n. 2, p. 307–318, 2015.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 2001.

JOHNSON, M. B. *et al.* Parasite transmission in social interacting hosts: monogenean epidemics in guppies. **PLoS ONE** 6:e22634, 2011.

JOHNSON, P. T. J. *et al.* Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets-parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies. **Ecology letters**, v. 19, n. 7, p. 752–761, 2016.

LEIBOLD, M. A. *et al.* The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; CHASE, J. M. **Metacommunity Ecology**. New Jersey: Princeton University Press, 2018.

LIM, S. Y.; OOI, A. L.; WONG, W. L. Gill monogeneans of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and red hybrid tilapia (*Oreochromis* spp.) from the wild and fish farms in Perak, Malaysia: infection dynamics and spatial distribution. **SpringerPlus**, v. 5, n. 1, 2016.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1967.

MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603–609, 1966.

MENDLOVÁ, M.; ŠIMKOVÁ, A. Evolution of host specificity in monogeneans parasitizing African cichlid fish. **Parasites and Vectors**, v. 7, n. 1, p. 1–14, 2014.

MERCKX, T. *et al.* Body-size shifts in aquatic and terrestrial urban communities. **Nature**, v. 558, n. 7708, p. 113–116, 2018.

MORAND, S. (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: From determinants of parasite species richness to host diversification. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 4, n. 1, p. 80–87, 2015.

MOUILLOT, D. *et al.* Parasite species coexistence and limiting similarity: A multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. **Oecologia**, v. 146, n. 2, p. 269–278, 2005.

MOURITSEN, K. N.; POULIN, R. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. **Parasitology**, v. 124, n. 7, p. 101–117, 2002.

MUTEREZI BUKINGA, F. *et al.* Ancyrocephalidae (Monogenea) of Lake Tanganyika: III: *Cichlidogyrus* infecting the world's biggest cichlid and the non-endemic tribes *Haplochromini*, *Oreochromini* and *Tylochromini* (Teleostei, Cichlidae). **Parasitology Research**, v. 111, n. 5, p. 2049–2061, 2012.

OLIVEIRA, M. S. B.; TAVARES-DIAS, M. Communities of parasite metazoans in *Piaractus brachipomus* (Pisces, Serrasalminidae) in the lower Amazon River (Brazil). **Brazilian Journal of Veterinary Parasitology**, v. 25, n. 2, p. 151–157, 2016.

PANTOJA, W. M.; FLORES SILVE, L. V.; TAVARES-DIAS, M. Are similar the parasite communities structure of *Trachelyopterus coriaceus* and *Trachelyopterus galeatus* (Siluriformes: Auchenipteridae) in the Amazon basin? **Brazilian Journal of Veterinary Parasitology**, v. 25, n. 1, p. 46–53, 2016.

PARISELLE, A.; EUZET, L. Systematic revision of dactylogyridean parasites (Monogenea) from cichlid fishes in Africa, the Levant and Madagascar. Revision systématique des Monogènes Dactylogyridea parasites de poissons Cichlidae en Afrique, au Proche-Orient et Madagascar. **Zoosystema**, v. 31, n. 4, p. 849–898, 2009.

PARISELLE, A. *et al.* The Monogenean Parasite Fauna of Cichlids: A Potential Tool for Host Biogeography. **International Journal of Evolutionary Biology**, v. 2011, p. 1–15, 2011.

POULIN, R. Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites by A. O. Bush, J. C. Fernández, G. W. Esch & J. R. Seed, pp. 566. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001. ISBN 0 521 66447 0. **Parasitology**, v. 123, n. 03, p. 1–12, 2001.

POULIN, R. The evolution of monogenean diversity. *International Journal for Parasitology*, v. 32, n. 3, p. 245–254, 2002.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>. 2014.

RAHMOUNI, C.; VANHOVE, M. P.M.; ŠIMKOVÁ, A.. Underexplored diversity of gill monogeneans in cichlids from Lake Tanganyika: Eight new species of *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Monogenea: Dactylogyridae) from the northern basin of the lake, with remarks on the vagina and the heel of the male copulatory. **Parasites and Vectors**, v. 10, n. 1, p. 1–21, 2017.

SALOMON, Y.; CONNOLLY, S. R.; BODE, L. Effects of asymmetric dispersal on the coexistence of competing species. **Ecology Letters**, v. 13, n. 4, p. 432–441, 2010.

SANTORO, Mario *et al.* Parasite communities of icefish (*Chionodraco hamatus*) in the Ross Sea (Antarctica): Influence of the host sex on the helminth infracommunity structure. **PLoS ONE**, v. 9, n. 2, p. 1–7, 2014.

SANTOS, G. G. *et al.* Original papers Parasites community of *Astronotus crassipinnis* (Cichlidae), a fish from the Brazilian Amazon. **Annals of Parasitology**, v. 64, n. 2, p. 121–128, 2018.

SASAL, P. *et al.* Specificity and host predictability: A comparative analysis among monogenean parasites of fish. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, n. 3, p. 437–444, 1999.

SEPPÄLÄ, O.; LEICHT, K. Quality attracts parasites: Host condition-dependent chemo-orientation of trematode larvae. **Functional Ecology**, v. 29, n. 6, p. 791–795, 2015.

SEYMOUR, M.; FRONHOFER, E. A.; ALTERMATT, F. Dendritic network structure and dispersal affect temporal dynamics of diversity and species persistence. **Oikos**, v. 124, n. 7, p. 908–916, 2015.

SILVA, V. C. M. **Controle de ectoparasitos em alevinos de Tilapia (*Oreochromis niloticus*)**. Dissertação (Mestrado em Aquicultura), CAUNESP, Jaboticabal, SP. 48p. 2016.

SKELTON, J.; CREED, R. P.; BROWN, B. L. A symbiont's dispersal strategy: Condition-dependent dispersal underlies predictable variation in direct transmission among hosts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1819, 2015.

STEPHENSON, J. F. *et al.* Host heterogeneity affects both parasite transmission to and fitness on subsequent hosts. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1719, 2017.

STRONA, G.; STEFANI, F.; GALLI, P. Field preservation of monogenean parasites for molecular and morphological analyses. **Parasitology International**, v. 58, n. 1, p. 51–54, 2009.

SWEET, A. D. *et al.* Host and parasite morphology influence congruence between host and parasite phylogenies. **International Journal for Parasitology**, v. 48, n. 8, p. 641–648, 2018.

TADIRI, C. P.; DARGENT, F.; SCOTT, M. E. Relative host body condition and food availability influence epidemic dynamics: A *Poecilia reticulata* - *Gyrodactylus turnbulli* host-parasite model. **Parasitology**, v. 140, n. 3, p. 343–351, 2013.

TADIRI, C. P.; SCOTT, M. E.; FUSSMANN, G. F. Impact of host sex and group composition on parasite dynamics in experimental populations. **Parasitology**, v. 143, n. 4, p. 523–531, 2016.

TERUI, A. *et al.* Parasite infection induces size-dependent host dispersal: Consequences for parasite persistence. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1866, 2017.

TIMI, J. T.; POULIN, R. Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: How repeatable is it? **International Journal for Parasitology**, v. 33, n. 12, p. 1353–1362, 2003.

VANHOVE, M. P. M.; VOLCKAERT, F. A. M.; PARISELLE, A. Ancyrocephalidae (Monogenea) of Lake Tanganyika: In: Four new species of *Cichlidogyrus* from *Ophthalmotilapia ventralis* (Teleostei: Cichlidae), the first record of this parasite family in the basin. **Zoologia (Curitiba)**, v. 28, n. 2, p. 253–263, 2011. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1984-46702011000200016&lng=en&nrm=iso&tlng=en>. Acesso em: 28/08/2019.

VANHOVE, M. P. M. *et al.* Cichlids: A Host of Opportunities for Evolutionary Parasitology. **Trends in Parasitology**, v. 32, n. 10, p. 820–832, 2016.

VEIGA, J. *et al.* Off-host longevity of the winged dispersal stage of *Carnus hemapterus* (Insecta: Diptera) modulated by gender, body size and food provisioning. **Parasitology**, v. 146, n. 2, p. 241–245, 2018.

VELLEND, M. **The Theory of Ecological Communities**. Monographs in Population Biology. DOI: 10.1016/B978-0-7234-5558-5.00001-4, 2016.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010.

WANG, M.; LU, M. Tilapia polyculture: a global review. **Aquaculture Research**, v. 47, n. 8, p. 2363–2374, 2016.

ZAGO, A. C. *et al.* Ectoparasites of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in cage farming in a hydroelectric reservoir in Brazil. **Brazilian Journal of Veterinary Parasitology**, Jaboticabal, v. 23, p. 171–178, 2014.

ZHANG, X.; MEI, X.; GULATI, R. D. Effects of omnivorous tilapia on water turbidity and primary production dynamics in shallow lakes: implications for ecosystem management. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 27, n. 1, p. 245–254, 2017.

ZICA, E. O. P. **Ectoparasitos de tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) cultivadas em sistemas de tanques-rede e da ictiofauna associada à piscicultura na represa de Chavantes, município de Ipaussu, São Paulo**. Tese, (Doutorado em Zoologia), UNESP, IBB, Botucatu, 88p, 2012.