



Universidade Federal do Amapá  
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais



DRIELLY DE OLIVEIRA FERREIRA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, ESPECIFICIDADE DE HOSPEDEIRO E AFINIDADE  
DE BRANCHIURA POR TIPOS DE SUPERFÍCIE E MACRO-HABITAT EM  
ESPÉCIES DE PEIXES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

MACAPÁ - AP

2022

DRIELLY DE OLIVEIRA FERREIRA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, ESPECIFICIDADE DE HOSPEDEIRO E AFINIDADE  
DE BRANCHIURA POR TIPOS DE SUPERFÍCIE E MACRO-HABITAT EM  
ESPÉCIES DE PEIXES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA) da Universidade Federal do Amapá, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Orientadora: Dra. Marcela Nunes Videira

Co-Orientador: Dr. Marcos Tavares Dias

MACAPÁ - AP

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Biblioteca Central/UNIFAP-Macapá-AP  
Elaborado por Mário das Graças Carvalho Lima Júnior – CRB-2 / 1451

---

- F383 Ferreira, Drielly Oliveira.  
Distribuição espacial, especificidade de hospedeiro e afinidade de Branchiura por tipos de superfície e macro-habitat em espécies de peixes da Amazônia brasileira / Drielly Oliveira Ferreira. - 2022.  
1 recurso eletrônico. 46 folhas.
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Amapá, Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Macapá, 2022.  
Orientadora: Marcela Nunes Videira.
- Modo de acesso: World Wide Web.  
Formato de arquivo: Portable Document Format (PDF).
1. Crustacea. 2. Ectoparasitos. 3. Morfologia funcional. I. Videira, Marcela Nunes, orientadora. II. Universidade Federal do Amapá. III. Título.

CDD 23. ed. – 597

---

FERREIRA, Drielly Oliveira. **Distribuição espacial, especificidade de hospedeiro e afinidade de Branchiura por tipos de superfície e macro-habitat em espécies de peixes da Amazônia brasileira.** Orientadora: Marcela Nunes Videira. 2022. 46 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais. Universidade Federal do Amapá, Macapá, 2022.

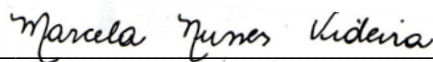
DRIELLY DE OLIVEIRA FERREIRA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, ESPECIFICIDADE DE HOSPEDEIRO E AFINIDADE  
DE BRANCHIURA POR TIPOS DE SUPERFÍCIE E MACRO-HABITAT EM  
ESPÉCIES DE PEIXES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

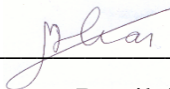
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA) da Universidade Federal do Amapá, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Aprovada em 03 de Novembro de 2022.

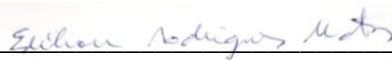
BANCA EXAMINADORA



Marcela Nunes Videira – Universidade do Estado do Amapá (UEAP)



Marcos Tavares Dias – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA)



Edilson Rodrigues Matos – Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA)



Gabriel Araújo da Silva – Universidade do Estado do Amapá (UEAP)



Luciano Pereira de Negreiros – Instituto Federal do Acre (IFAC)

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por guiar meus caminhos, por me conceder saúde e força a todo instante para que eu pudesse seguir sempre em frente e nunca desistir.

A minha família, em especial minha mãe, Josimary Souza de Oliveira e minha tia, Jane Cristina Souza de Oliveira, que estiveram comigo, dando-me forças, apoio financeiro e incentivo aos estudos.

Ao meu namorado, Dr. Marcos Sidney Brito de Oliveira, por toda paciência em me auxiliar nos estudos, pelo acolhimento nos momentos difíceis, contribuições a revisão da dissertação, onde sua participação foi de extrema importância também na identificação dos parasitos.

A professora, Dra. Luiza Prestes, pela coordenação e captação de recursos financeiros para o projeto Monitoramento da Atividade Pesqueira no alto Rio Araguari.

A minha orientadora, Dra. Marcela Nunes Videira, por ter aceitado fazer parceria com meu coorientador, pelos ensinamentos, paciência e dedicação do seu tempo.

Ao meu coorientador Dr. Marcos Tavares Dias, por me acompanhar desde a graduação, onde sua orientação foi incentivo para os estudos de parasitologia, pelos conhecimentos transmitidos, apoio, amizade e dedicação do seu tempo.

Aos professores do programa de pós-graduação em Ciências Ambientais (PPGCA), pelo aprendizado.

A FAPEAP, pelo financiamento do projeto Monitoramento da Atividade Pesqueira do qual foi coletado o material biológico.

A CAPES juntamente ao programa de apoio à pós-graduação da Amazônia legal, pela concessão da bolsa de mestrado.

## RESUMO

FERREIRA, D. O. **Distribuição espacial, especificidade de hospedeiro e afinidade de Branchiura por tipos de superfície e macro-habitat em espécies de peixes da Amazônia brasileira.** 46 p. Dissertação – Departamento de Meio Ambiente e Desenvolvimento, Universidade Federal do Amapá, Macapá, 2022.

Branchiuras são pequenos crustáceos parasitos de peixe, esse grupo é composto por quatro gêneros (*Argulus*, *Dipteropeltis*, *Chonopeltis* e *Dolops*) que evoluíram, e hoje apresentam diferentes estruturas de fixação que são especializadas para se fixar em determinadas partes do hospedeiro. Espécies de *Dolops* possuem fixação do tipo gancho e espécies de *Argulus* e *Dipteropeltis* possuem fixação do tipo disco de sucção. No presente estudo, investigou-se o padrão de afinidade de branchiuras por determinado macro-habitat nos peixes hospedeiros, onde o principal objetivo foi avaliar se tipo de fixação (ganchos e disco de sucção) dos parasitos está relacionado com o tipo de superfície que exploram nos hospedeiros (escamas grandes, pequenas e pele), e se o peso e o tamanho dos hospedeiros influenciam a abundância de branchiuras. As análises revelaram que existe um efeito das estruturas de fixação dos parasitos na escolha do sítio de infestação, onde branchiuras com disco de sucção apresentaram maior afinidade pela boca e nadadeiras, enquanto aqueles com ganchos estiveram mais relacionados com a superfície corporal do hospedeiro. Além disso, branchiuras com fixação do tipo disco de sucção possui maior afinidade por hospedeiros de escamas pequenas e pele (sem escamas), enquanto aqueles com ganchos foram mais relacionados com peixes de escamas grandes. Houve correlação positiva da abundância de branchiura com o comprimento e peso dos hospedeiros. No geral, os atributos morfológicos dos parasitos e do hospedeiro determinaram certos padrões de distribuição espacial, e isso nos dá uma compreensão dessa interação parasitos-hospedeiro em ampla escala, onde esses parasitos evoluíram em função dos sítios que exploram nos peixes proporcionando linhagens mais especializadas.

**Palavras-chave:** Crustacea, Ectoparasitos, Morfologia funcional, Rio Araguari.

## ABSTRACT

FERREIRA, D. O. **Spatial distribution, host specificity, and affinity of Branchiura for surface and macrohabitat types in fish species from the Brazilian Amazon.** 46 p. Master Thesis – Department of Environment and Development, Federal University of Amapá, Macapá, 2022.

Branchiuras are small parasitic crustaceans of fish, this group is composed of four genera (*Argulus*, *Dipteropeltis*, *Chonopeltis* and *Dolops*) that evolved and today have different attachment structures that are specialized to attach to certain parts of the host. *Dolops* species have hook-type attachment and *Argulus* and *Dipteropeltis* species have suction disk attachment. In the present study, we investigated the pattern of affinity of branchiurans for a given macrohabitat in host fish, where the main objective was to assess whether the type of attachment (hooks and suction disc) of the parasites is related to the type of surface they explore in the hosts (large and small scales and skin), and if the weight and size of the hosts influence the abundance of branchiurans. The analyzes revealed that there is an effect of the attachment structures of the parasites in the choice of the infestation site, where branchiurans with suction disk showed greater affinity for the mouth and fins, while those with hooks were more related to the body surface of the host. In addition, branchiurans with suction disc attachments have a higher affinity for small scale and skin (without scales) hosts, while those with hooks were more closely related to large scale fish. There was a positive correlation between the abundance of branchiurans and the length and weight of the hosts. Overall, the morphological attributes of the parasites and the host determined certain patterns of spatial distribution, and this gives us an understanding of this large-scale parasite-host interaction, where these parasites evolved as a function of the sites, they exploit in fish providing more specialized lineages.

**Palavras-chave:** Araguari River, Crustacea, Ectoparasites, Functional morphology.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – <i>Dolops striata</i> em vista dorsal (A) e ventral de (B); <i>Argulus multicolor</i> em vista dorsal (C) ventral (D); <i>Dipteropeltis</i> sp. em vista dorsal (E) e ventral. ....	13
Figura 2 – Localização geográfica da área de coleta dos peixes hospedeiros no alto treco do Rio Araguari, Estado do Amapá, Brasil. ....	10



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>8</b>
1.1 Bacia hidrográfica do Rio Araguari .....	9
1.2 Parasitos de peixes .....	11
1.3 Biologia de Branchiura.....	14
1.4 Ectoparasitos e a afinidade por micro e macro habitat em peixes.....	15
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	<b>18</b>
2.1 Geral.....	18
2.2 Específicos .....	18
<b>3 HIPÓTESES</b> .....	<b>19</b>
<b>4 REFERÊNCIAS</b> .....	<b>20</b>
<b>5 ARTIGO CIENTÍFICO 1</b> .....	<b>25</b>
<b>6 CONCLUSÕES GERAIS</b> .....	<b>46</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Os parasitos são organismos excepcionais que evoluíram para parasitar animais, principalmente vertebrados, sejam eles aquáticos ou terrestres (Poulin 2007). Segundo Petney and Andrews (1998) estudos de campo clínicos, epidemiológicos e ecológicos, nenhuma espécie é considerada livre de parasitos, e é comum muitos animais hospedarem mais de uma espécie de parasito (Bordes and Morand 2015). Estimativas mostram que parasitos representam aproximadamente a metade de toda biodiversidade (Hatcher and Dunn 2011). Os representantes dos mais diversos grupos taxonômicos de parasitos possuem ciclo de vida direto e/ou indireto, ou seja, são monóxenos e/ou heteróxenos, e alguns são hermafroditas ou dioicos e se alimentam basicamente de fluidos corporais, células do tecido epitelial e sangue (Wedekind et al. 1998; Pečínková et al. 2007; Guha et al. 2013; Rosser et al. 2016).

Para aderir ao estilo de vida parasitária os parasitos, passaram por uma série de adaptações no âmbito reprodutivo, alimentar e, principalmente morfológico, adaptações essas que influenciam o desempenho na exploração do hospedeiro (Poulin 2007). Uma das principais características adaptativas que podemos observar nos parasitos está relacionado com as estruturas morfológicas para a fixação no hospedeiro, e essas estruturas são os principais caracteres utilizados para classificação sistemática desses organismos invertebrados (Moller et al. 2008). Portanto, a morfologia das estruturas de fixação dos parasitos varia em tamanho e forma, em função dos locais onde eles exploram ou se fixam no hospedeiro (Gorb 2008).

Essas adaptações podem ser observadas em diversos grupos de parasitos, por exemplo espécies de Nematoda que se fixam no hospedeiro usando a boca (Moravec 1998). Os grupos taxonômicos desses platelmintos variam muito em função principalmente da morfologia da boca, tendo espécies com morfologia bucal simples como *Rhabdochona* spp. que parasitam intestino dos peixes (Moravec 1998). Aquelas espécies com morfologia bucal complexa contendo estruturas espinhosas que auxiliam na fixação, como *Ancyracanthus* spp. são encontradas principalmente no estômago de vertebrados (Moravec 1998).

Para Monogenea podemos destacar espécies com morfologia do haptor (órgão de fixação) adaptada para locais específicos no hospedeiro, como *Urocleidoides* spp., que possuem ganchos, barras e âncoras pouco desenvolvidas no haptor e estão associados às brânquias de peixe (Oliveira et al. 2020). *Kritskyia* spp. que possuem apenas ganchos no haptor e são parasitos exclusivos de bexiga urinária de peixes (Guidelli et al. 2003). *Rhinoxenus* spp., que possuem gachos, âncoras e barras desenvolvidas especializadas para fixar nas narinas dos peixes (Kritsky et al. 1988).

Para Copepoda da família Ergasilidae, a forma de fixação desses parasitos é variada, esses parasitos utilizam o segundo par de antenas modificadas em garras que servem para se prender em seus hospedeiros, como acontece com *Ergasilus* spp., que usam as garras para enlaçar ou furar os filamentos branquiais dos peixes hospedeiros (Thatcher and Boeger 1983); enquanto *Urogasilus brasiliensis* usam garras robustas para agarrar na parede da bexiga urinária (Rosim et al. 2013). *Brasergasilus* spp. possuem segundo par de antenas pequena e garras bem desenvolvidas para penetrar nos tecidos das brânquias (Thatcher and Boeger 1983); enquanto *Acusicola* spp., possui antenas muito compridas e pequenas garras, assim podem enlaçar o filamento branquial formando um feixe (Thatcher and Boeger 1983). Porém, diferentemente dos demais gêneros citados, espécies do gênero *Therodamas*, também da família Ergasilidae, utilizam o segundo par de antena para fixação, mas as fêmeas adultas metamórficas são providas de um longo pescoço que penetra no tecido do arco branquial do peixe hospedeiro, garantindo uma maior fixação no tecido (Oliveira et al. 2021).

Diferentemente dos Ergasilidae, a família Lernaecidae, chamados de vermes âncoras, se fixam no hospedeiro utilizando uma estrutura chamada de âncora e um pescoço longo (semelhante à *Therodamas*) que penetra no tecido dos hospedeiros. Um representante desta família é a *Lernaea cyprinacea*, que possuem âncoras grandes em forma de “y” para ancorar na superfície corporal e nadadeiras de peixes. *Perulernaea gamitanae* que possuem âncoras arredondadas e não ramificadas, penetra as fossas nasais e cavidade bucal de peixes. *Perulernaea pirapitingae* usa suas âncoras pequenas para se fixar em filamentos e arcos branquiais; enquanto *Minilernaea floricapitella* possui quatro âncoras não ramificadas desenvolvidas para ancorar nas nadadeiras e tegumento dos hospedeiros (Thatcher and Paredes 1985; Robinson and Avenant-Oldewage 1996; Thatcher 2000; Thatcher and Huergo 2005). No entanto, preferência de macro habitat por ectoparasitos argulídeos em peixes da Amazônia, em relação à morfologia da estrutura de fixação do parasito, tem sido pouco estudada.

### **1.1 Bacia hidrográfica do Rio Araguari**

A bacia do Rio Araguari localizada na região Amazônica, estado do Amapá, norte do Brasil, tem uma extensão de aproximadamente 617 km, dividida nos trechos alto, médio e baixo (Cunha et al. 2014). Suas nascentes ficam na Serra Lombada e Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, desaguando no Oceano Atlântico e no Rio Amazonas (Cunha et al. 2014). Está entre os municípios de Serra do Navio, Pedra Branca do Amapari, Porto Grande, Ferreira Gomes, Cutias, Amapá e Tartarugalzinho. Nesse seu percurso há três usinas

hidrelétricas: Coaracy Nunes, Cachoeira Caldeirão e Ferreira Gomes (Cunha et al. 2010). Além disso, esta bacia delimita várias áreas protegidas e unidades de conservação como o Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, Floresta Nacional do Amapá (FLONA) e Floresta Estadual do Amapá (FLOTA), as quais são as unidades mais protegidas do estado; além da Reserva Biológica do Lago Piratuba e Parazinho e a Reserva Particular do Patrimônio Natural Seringal Triunfo (RPPN), definida assim pelo Sistema Nacional de Unidades de Conservação como área privada (Amapá 2012) (Figura 1).

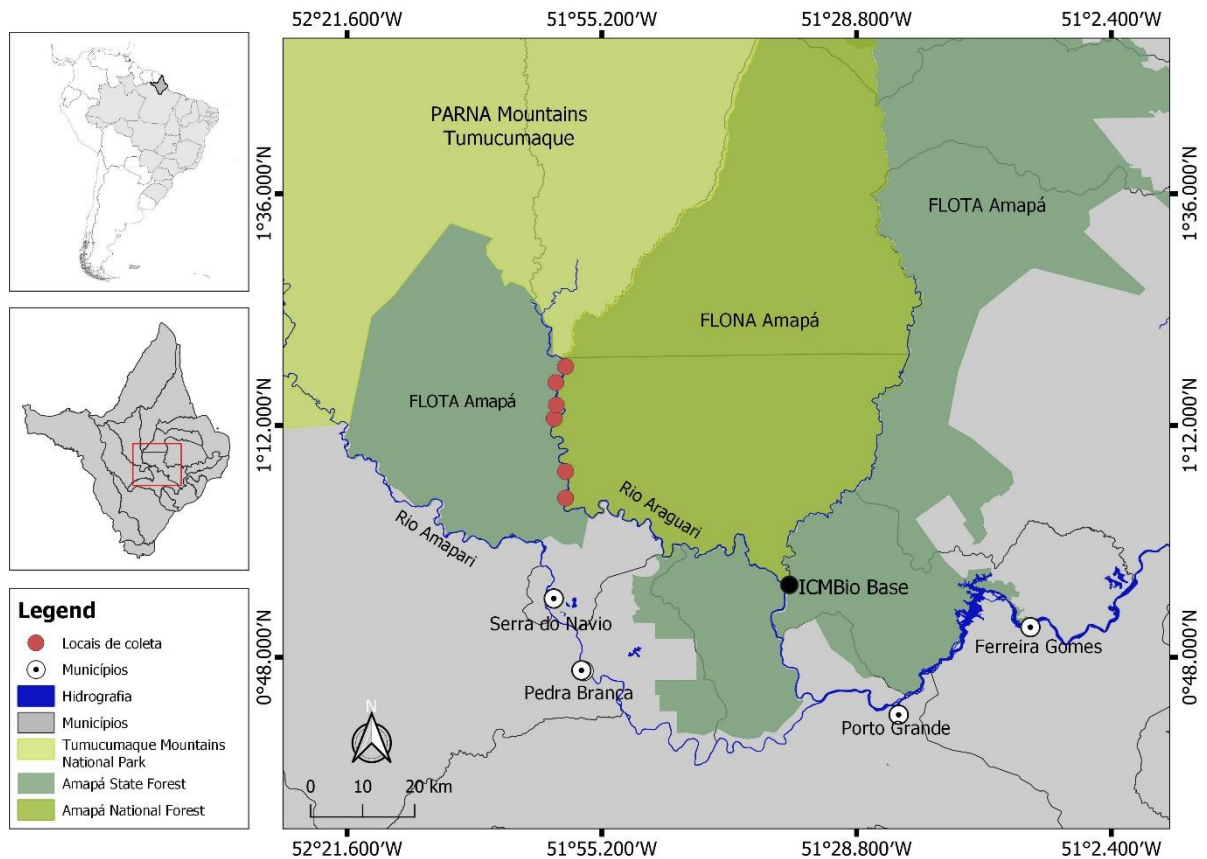


Figura 1 – Localização geográfica da área de coleta dos peixes hospedeiros no alto trecho do Rio Araguari, Estado do Amapá, Brasil.

Esta região tem alto potencial hídrico, pois apresenta uma elevada taxa de precipitação, com maior concentração próximo à nascente, e a classificação do estuário é de macromarés e seus processos hidrodinâmicos são influenciados pelo fenômeno da pororoca, o qual chamou atenção de várias partes do mundo, pois aconteciam no encontro das águas do Rio Araguari com o Oceano Atlântico, em amplitude de onda de 1 a 2 m, que por sua vez deixou de existir em função das mudanças físicas que este rio sofreu nos últimos anos; entre elas, construções

de hidrelétricas, somado a degradação causada pela pecuária (Santos et al. 2005; Jevons et al. 2015).

O Rio Araguari está situado entre águas costeiras e oceânicas, e detém características peculiares em toda sua extensão, visto que é uma bacia rodeada por áreas protegidas e unidades de conservação, que propicia um berçário natural pouco conhecido em relação à sua fauna e flora (Amapá 2012). Entretanto, existem alguns estudos feitos na região, os quais possibilitam descrever a rica vegetação do tipo manguezais, florestas de várzeas, igapós, campos e lagos, que incluem árvores, arbustos, ervas, lianas, epífitas e estipes (Costa Neto et al. 2006). Inventários realizados pelas proximidades do rio, principalmente em unidades de conservação e reservas biológicas, mostram a biodiversidade faunística de mamíferos de grande e médio porte, aves, insetos, peixes e crustáceos (Martins et al. 2006; Melo 2006; Vieira 2006; Aguiar et al. 2010; Togura et al. 2014; Sá-Oliveira et al. 2015; Silva et al. 2021), dentre outros animais ainda não catalogados que transitam pelo corredor da biodiversidade.

Atualmente, são desenvolvidas várias atividades econômicas nessa bacia, além da geração de energia elétrica, como a exploração mineral, turismo ecológico, mineração, agropecuária e atividades de subsistência como caça e pesca (Brandão and Silva 2008; Cunha et al. 2010). A pesca artesanal exercida por moradores da região do Rio Araguari, é uma prática secular que atravessa gerações, estruturada basicamente pela mão de obra familiar, sustentando assim grande parte da população local, gerando emprego, contribuindo para a alimentação e renda das comunidades ribeirinhas (Oliveira et al. 2018). Dentre as espécies extraídas pela atividade pesqueira no Rio Araguari podemos destacar espécies pertencentes a família Characidae, Auchenipteridae, Curimatidae, Erythrinidae, Anostomidae, Pimelodidae, Acestrorhynchidae e Cichlidae (Oliveira et al. 2018), onde a pesca é direcionada principalmente para as espécies de *Cichla* spp. (tucunaré), *Hoplias aimara* (trairão), *Serrasalmus rhombeus* (piranha-preta), *Myloplus asterias* (pacu-mafurá) e *Tometes trilobatus* (curupeté) (Brandão and Silva 2008).

## **1.2 Parasitos de peixes**

Tratando-se de organismos aquáticos, os peixes dulcícolas são um dos grupos de vertebrados que abriga maior riqueza de espécies de parasitos (Poulin e Morand 2000). Esses animais são hospedeiros de espécies de ectoparasitos (tegumento, brânquias e nadadeiras) e endoparasitos (intestino, estômago, mesentério, vesícula biliar, bexiga urinária e fígado) (Thatcher 2006). Esses parasitos pertencem principalmente aos grupos Myxozoa, Protozoa, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala, Crustacea, Hirudinea e Pentastomida (Thatcher 2006). Dentre esses grupos que parasitam peixes da América do Sul e Ilhas

Caribenhas; Monogenea, Trematoda e Nematoda são os grupos que apresentam maior riqueza de espécie catalogadas, enquanto Crustacea representam uma menor riqueza de espécies, exceto os Copepoda, enquanto Branchiura são menos representativos em número de espécies (Luque and Poulin 2007). Porém, estima-se que menos de 25% dos peixes foram analisados para conhecer a sua fauna parasitária (Pavanelli et al. 2013). Portanto, mais estudos são importantes para ampliar o conhecimento sobre a diversidade de parasitos de peixes, assim como para compreender melhor sobre as diversas interações que ocorrem entre parasito e hospedeiro em sistemas naturais (Pavanelli et al. 2013).

Existem mais de 73.000 espécies de crustáceos descritas (Williams and Bunkley-Williams 2019), onde incluem diversas formas parasitárias em peixes de água doce e marinhos, girinos, mamíferos aquáticos, salamandras e crocodilos (Poly 2003; Moller 2009; Tanzola and Villegas-Ojeda 2017; Neves and Tavares-Dias 2019). A classe Crustacea é constituída por grupos diversificados, com variações morfofisiológicas diferenciadas, fazendo com que esses parasitos ocupem variados tipos de habitats e micro-habitat em seus hospedeiros (Lemos de Castro 1985). Os crustáceos parasitos de peixes estão distribuídos em três grandes grupos; Isopoda: esses ectoparasitos se fixam no hospedeiro usando sete pares de pernas armados com fortes garras afiadas que penetram no tecido dos hospedeiros; Copepoda: esses se fixam usando as primeiras antenas modificadas em garras para se prender nos filamentos branquiais do hospedeiro principalmente, porém outras espécies usam um pescoço longo que penetra o tecido como se fosse uma âncora; e Branchiura: os quais se especializaram em infestar diversos sítios no hospedeiro usando a primeira maxila modificadas em fortes ganchos e ventosas (Thatcher 2006).

Os parasitos da subclasse Branchiura estão alocados em quatro gêneros (*Argulus* Müller, 1785; *Dipteropeltis* Calman, 1912; *Chonopeltis* Thiele, 1900 e *Dolops* Audouin, 1837). Possui aproximadamente 166 espécies válidas, sendo *Argulus* com 139 espécies, *Chonopeltis* com 12 espécies, *Dipteropeltis* com 2 espécies e *Dolops* com 13 espécies (Worms 2021). Os Branchiura estão distribuídos em todo o mundo, exceto na Antártica, e a região Neotropical e Afrotropical detém juntas mais da metade das espécies conhecidas, sendo que somente as espécies de *Argulus* foram registradas em todas as regiões biogeográficas (Neotropical, Afrotropical, Paleática, Neártica, Oriental, Austral, Pacífica e Ilhas do Pacífico Oceânico), enquanto somente os gêneros *Argulus*, *Dipteropeltis* e *Dolops* (Figura 2) têm distribuição na América do Sul (Poly 2008).

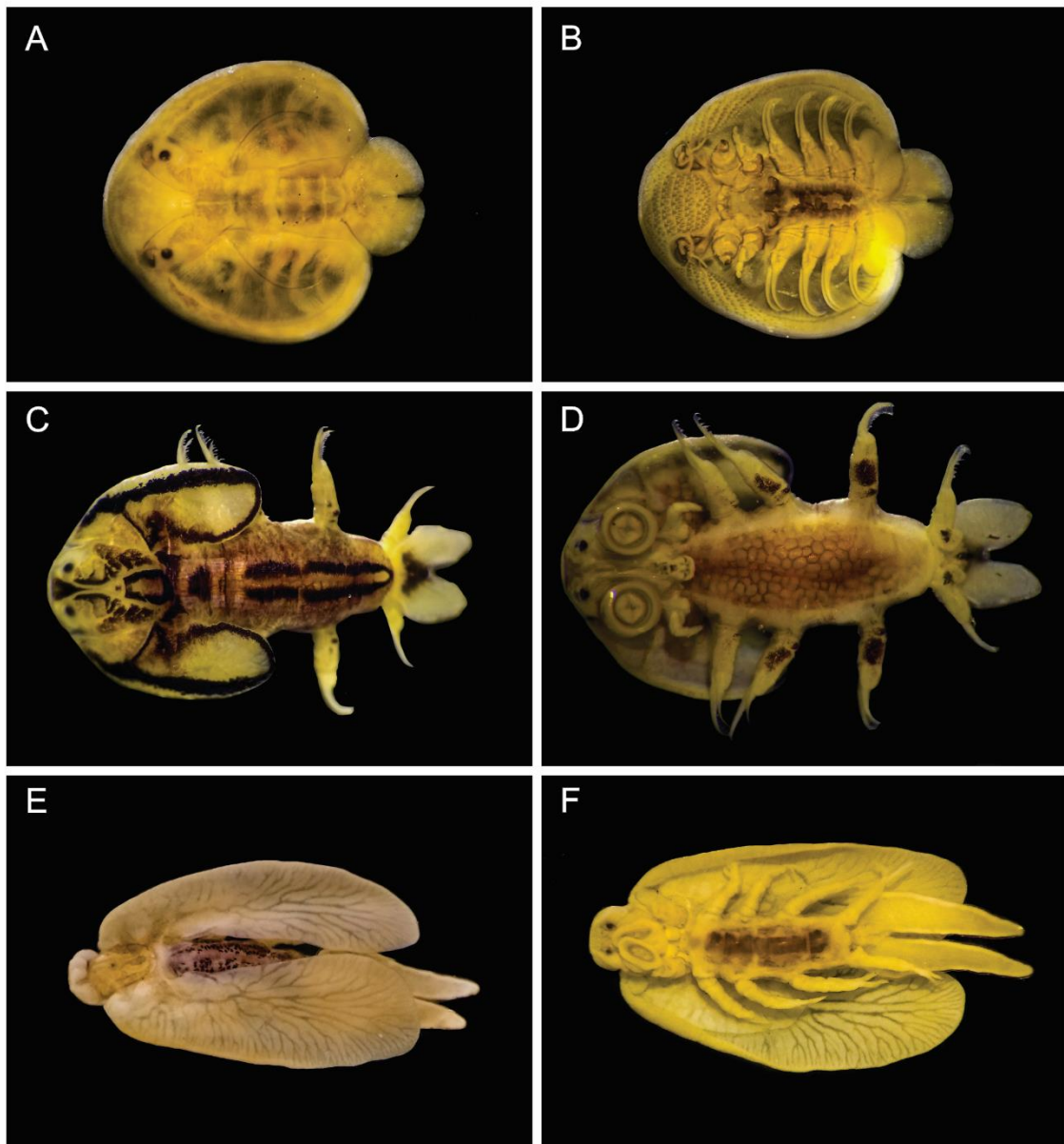


Figura 2 – *Dolops striata* em vista dorsal (A) e ventral de (B); *Argulus multicolor* em vista dorsal (C) ventral (D); *Dipteropeltis* sp. em vista dorsal (E) e ventral.

No Brasil, Luque et al. (2013) realizaram um levantamento sobre espécies de Crustacea que parasitam peixes marinhos e de água doce. Esses autores registram 29 espécies de Branchiura, sendo 27 espécies dulcícolas e 2 espécies marinhas. Na bacia do Rio Araguari alguns estudos foram realizados para o conhecimento das espécies de crustáceos parasitos, onde foi registrado *Braga amapaensis*, *Excorallana berbicensis* (Isopoda), *Ergasilus turucuyus* (Copepoda) e somente uma espécie de Branchiura, o *Argulus chicomendesi* (Thatcher 1996; Vasconcelos e Tavares-Dias 2014, 2015; Corrêa et al. 2016; Vasconcelos et al. 2020; Santos et al. 2021).

Esses gêneros de crustáceos podem ser diferenciados facilmente pela morfologia das estruturas de fixação, e principalmente pela morfologia da carapaça. As espécies de *Argulus*, *Dipteropeltis* e *Chonopeltis* possuem a primeira maxila modificada em disco de sucção (ventosas), enquanto as espécies de *Dolops* possuem a primeira maxila modificada em garras fortes (Moller 2009). As variações morfológicas desses animais são resultados de longos processos evolutivos que permitiram assim alcançarem a perpetuação, atravessando grandes eras a partir da divergência de seu ancestral na Era Cambriana ( $\approx 500$  milhões de anos atrás) (Pisani et al. 2004; Regier et al. 2005).

Os atuais representantes dos Branchiura que parasitam principalmente peixes, evoluíram e apresentam estruturas morfológicas variadas, as quais são especializadas em se fixar em determinadas partes do hospedeiro. Espécies de *Dolops* por exemplo (fixação tipo gancho) foram registradas principalmente no tegumento de seus hospedeiros, e poucas espécies foram registradas na boca, podendo classificá-las como especialistas. Diferentemente, os *Argulus* (fixação tipo ventosa) aparentemente possuem maior abrangência de locais de infestação no peixe (generalista), sendo registrado no tegumento, nadadeiras, boca e brânquias dos peixes hospedeiros. Aparentemente, a primeira maxila modificada em disco de sucção (ventosa) é mais eficiente para fixação e movimentação pelo hospedeiro, isso poderia aumentar o sucesso da perpetuação das espécies, uma vez que possibilita explorar mais recursos diminuindo a competição intra e interespecífica. Evidências de maior número de espécies com disco de sucção corroboram isso. Além disso, esse tipo de fixação pode ter contribuído para que *Argulus* spp. pudessem parasitar outros grupos de hospedeiros, por exemplo as salamandras, girinos e crocodilos (Poly 2003; Moller 2009; Tanzola e Villegas-Ojeda 2017).

### **1.3 Biologia de Branchiura**

O ciclo de vida da subclasse Branchiura é minimamente conhecido, pois foi relatado somente para algumas espécies consideradas comuns e relativamente de grande extensão, principalmente espécies dos gêneros *Argulus* e *Dolops*, enquanto *Chonopeltis* e *Dipteropeltis* possuem ciclo de vida desconhecido (Grundlingh 1996; Moller 2011; Williams e Bunkley-Williams 2019). A reprodução de *Argulus* e *Dolops* de ambientes dulcícolas ocorre mais de uma vez no ano, em um ciclo direto. São organismos dioicos e em geral os machos transferem os espermatozoides diretamente para as fêmeas (Williams e Bunkley-Williams 2019). *Argulus* usa o apêndice copulatório que é uma estrutura modificada presente no terceiro e quarto par de pernas torácicas, enquanto os machos de *Dolops* transferem os espermatozoides por meio dos espermatóforos quitinosos (Avenant-Oldewage e Everts 2010; Moller 2011; Williams e



Bunkley-Williams 2019). Após fecundadas, as fêmeas de *Argulus* e *Dolops* abandonam o hospedeiro com seus ovos fertilizados e armazenados no espermatóforo. Os ovos adesivos são depositados em fileiras de quantidades variáveis, e ficam aderidos em diferentes substratos, como pequenas rochas, folhas, troncos e raízes (Moller 2011; Williams e Bunkley-Williams 2019).

A postura de ovos foi estudada em várias espécies, e após essa fase passam por vários estágios, sendo eles larval, juvenil e adultos, que dependem de peixes hospedeiros para sobreviver e se desenvolver, com exceção da fase de ovo (Poly 2008). Os diferentes estágios do ovo, desenvolvimento e progressão de *Argulus* é semelhante em *Chonopeltis australis* (Boxshall 1976), o que difere é que a fêmea de *Chonopeltis* deposita ovos sem deixar o hospedeiro, aproveitando o momento de descanso do peixe (Neethling e Avenant-Oldewage 2018). A quantidade de ovos depositados possui variações em cada espécie. Em *Argulus bengalensis* (Ramakrishna 1951), o número de ovos variou de 7 a 301, enquanto em *Argulus foliaceus* (Linneaus 1758) varia, de 50 a várias centenas de ovos, onde pôde ser documentado um comportamento de auto limpeza na fase de natação livre de larvas (Moller et al. 2007; Moller 2011; Guha et al. 2013). Em *Dolops carvalhoi* (Lemos de Castro 1949), a quantidade de ovos depositados variou de 16 a 392, em temperatura a 28 °C, onde observou-se uma camada gelatinosa de cor transparente que envolvia o ovo, e ao entrar em contato com a água endurecia para proteger e perpetuar no substrato escolhido. Além disso, foram vistas diferenciações na coloração das massas de ovos, de cores amarela-esbranquiçada, amarelo-escuro à castanho de acordo com o desenvolvimento de cada estágio, e de coloração negra aos ovos inviáveis (Gomes e Malta 2002).

#### **1.4 Ectoparasitos e a afinidade por micro e macro habitat em peixes**

Estudar os parasitos têm sido o foco de diversos estudiosos (Morton 1974; Ramasamy et al. 1985; Bennett e Bennett 2001; Timi 2003; Scott-Holland et al. 2006; Siquier 2012; Soylu et al. 2013; Berrouk et al. 2014; Braga et al. 2014; Baillie et al. 2019; Gobbin et al. 2021) ao longo de muitos anos, tendo como objetivo principal compreender como esses animais se relacionam com seus hospedeiros e como o ambiente atua nessa relação. Os peixes são vertebrados que oferecem uma ampla variedade de sítios para diversos parasitos se estabelecerem. Assim muitos parasitos estão mais e outros menos relacionados com determinados sítios no peixe hospedeiro. Esses níveis de afinidade entre parasitos e hospedeiros são influenciados por diversos fatores, tais como processos evolutivos, comportamento do hospedeiro e parasito, fluxo da água, morfologia do parasito e hospedeiro,

dentre outros fatores (Morton 1974; Ramasamy et al. 1985; Bennett e Bennett 2001; Timi 2003; Scott-Holland et al. 2006; Siquier 2012; Soylu et al. 2013; Berrouk et al. 2014; Braga et al. 2014; Baillie et al. 2019; Gobbin et al. 2021). Partindo desse princípio, estudos corroboram a preferência de grupos de ectoparasitos por determinados micro-habitat e/ou macro-habitat no hospedeiro. Por exemplo, Monogenea parasitos de brânquias de peixes, podem apresentar preferências por micro-habitat, podendo ser por um determinado arco ou sessão do arco branquial (Ramasamy et al. 1985; Scott-Holland et al. 2006; Siquier 2012; Soylu et al. 2013; Gobbin et al. 2021). Isopoda Cymothoidae parasito de tegumento, tem apresentado preferência por macro-habitat nos peixes hospedeiros, fixando-se principalmente na porção posterior do corpo, próximo do pedúnculo caudal e alinhado a linha lateral (Morton 1974). Existem linhagens de isópodes que evoluíram especificamente em função da especificidade por sítios nos peixes hospedeiros (Hata et al. 2017). No geral, esses estudos discutem que a distribuição de parasitos segue determinados padrões de preferência por micro ou macro-habitat. Assim, há um amplo consenso entre os autores que isso está associado a estratégias para obtenção de alimentos e diminuição do risco de ser arrastado pelo fluxo da água (Ramasamy et al. 1985; Scott-Holland et al. 2006; Siquier 2012; Soylu et al. 2013; Baillie et al. 2019; Gobbin et al. 2021).

A morfologia dos parasitos, principalmente as estruturas de fixação são adaptadas em função do local onde se fixam nos hospedeiros e a morfologia dessas estruturas, são a chave para compreender como esses parasitos interagem entre si (interação intraespecífica e interespecífica) e com seus hospedeiros (Šimková et al. 2002; Baillie et al. 2019). Para ectoparasitos Monogenea, por exemplo, observou-se que as espécies que vivem em nichos sobrepostos têm órgãos de fixação semelhantes. Isso sugere pequenos efeitos de competição interespecífica para a evolução da diversidade morfológica dos órgãos de fixação. Assim, espécies de parasitos que podem colonizar mais de uma espécie hospedeira (generalistas), ocupam nichos mais distantes dentro das espécies hospedeiras do que parasitos estritamente específicos do hospedeiro (Šimková et al. 2002). De modo semelhante, espécies de isópodes evoluíram para infestar regiões anatômicas qualitativamente distintas em peixes, e foram encontradas diferenças na forma dos dactilos de isópodes cimotoídeos em função de regiões de infestação no hospedeiro, e essas diferenças estão principalmente nos dactilos anteriores e posteriores. Espécies de isópodes que parasitam brânquias mostram maior variabilidade de forma do que as espécies que infestam tegumento e boca (Baillie et al. 2019). Apesar de padrões de preferência por micro-habitat em peixes hospedeiros terem sido observados para Monogenea e Isopoda, essas hipóteses ainda não foram testadas para Branchiura.

Os ectoparasitos crustáceos podem ser agrupados em dois grupos em função das estruturas de fixação: (i) disco de sucção e (ii) ganchos (Moller et al. 2008; Moller 2009). Estudos da filogenia dos Branchiura mostraram que as espécies que usam discos de sucção como *Argulus* spp., *Dipteropeltis* spp. e *Chonopeltis* spp. para se fixar no hospedeiro, divergiram daqueles que usam ganchos, como é o caso de *Dolops* spp. (Moller et al. 2008). Supõe-se que essas adaptações podem estar associadas a diversidade de nichos que esses parasitos exploram nos peixes hospedeiros. Uma teoria bastante discutida dentro da ecologia é que os parasitos evoluem de especialistas para generalistas, buscando sempre diversificar seus nichos para obter sucesso no hospedeiro (Poulin et al. 2006; Johnson et al. 2009). Portanto, as adaptações morfológicas nas estruturas de fixação dos Branchiura podem estar relacionadas com essa mudança. Em se tratando da morfologia das estruturas de fixação é evidente que essa evolução esteja associada à exploração de novos sítios no hospedeiro. Assim, os Branchiura são um bom sistema para examinar a relação da forma de fixação desses parasitos com espécie de hospedeiro, tipo de superfície do hospedeiro, e se há uma preferência (especialistas) ou não (generalistas) por sítios de infestação nos peixes hospedeiros.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Geral**

Investigar distribuição espacial, interação parasito-hospedeiro e afinidade de macro-habitat por ectoparasitos Branchiura em peixes, em relação à morfologia da estrutura de fixação do parasito.

### **2.2 Específicos**

- Analisar padrões de afinidade de parasitos Branchiura por determinado macro-habitat nos peixes hospedeiros.
- Avaliar se o tipo de fixação (ganchos e disco de sucção) dos parasitos está relacionado ao tipo de superfície dos hospedeiros (escamas grandes pequenas e pele).
- Avaliar se o peso e o tamanho dos peixes hospedeiros influenciam na abundância de ectoparasitos Branchiura.

### 3 HIPÓTESES

- Ectoparasitos Branchiura que utilizam discos de sucção (gêneros *Argulus* e *Dipteropeltis*) e ganchos (gênero *Dolops*) para se fixar ao hospedeiro têm afinidades por diferentes sítios de infestação em peixes devido à morfologia de sua estrutura de fixação e especialização para explorar diferentes superfícies nos hospedeiros.
- Branchiuras que utilizam discos de sucção (*Argulus* e *Dipteropeltis*) e ganchos (*Dolops*) para fixação parasitam diferentes grupos de hospedeiros dependendo do tipo de tegumento (grande, pequeno ou sem escamas), pois a divergência desses parasitos é associada aos sítios que exploram no peixe hospedeiro.
- As espécies de branchiuras com ganchos (gênero *Dolops*) são generalistas e as espécies com disco de sucção (gêneros *Argulus* e *Dipteropeltis*) são especialistas, pois filogeneticamente, as espécies de branchiuras com discos de sucção são uma linhagem precoce que divergiu para explorar locais específicos no hospedeiro.
- A abundância de branchiuras é maior em peixes hospedeiros maiores porque eles têm maior área corporal para fixação simultânea de parasitas.

#### 4 REFERÊNCIAS

- Aguiar KMO, Naiff RH, Xavier B (2010) Aves da Reserva Biológica do Lago Piratuba, Amapá, Brasil. *Ornithologia* 4:1–14
- Amapá (2012) Áreas Protegidas do Estado do Amapá, 1st edn. Secretário de Estado do Meio Ambiente - SEMA, Macapá
- Avenant-Oldewage A, Everts L (2010) *Argulus japonicus*: Sperm transfer by means of a spermatophore on *Carassius auratus* (L). *Exp Parasitol* 126:232–238. <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2010.05.011>
- Baillie C, Welicky RL, Hadfield KA, et al (2019) Hooked on you: shape of attachment structures in cymothoid isopods reflects parasitic strategy. *BMC Evol Biol* 19:1–11. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1533-x>
- Bennett SM, Bennett MB (2001) Gill pathology caused by infestations of adult and preadult *Dissonus manteri* Kabata (Copepoda: Dissonidae) on coral trout, *Plectropomus leopardus* (Lacépède), (Serranidae). *J Fish Dis* 24:523–533. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.2001.00321.x>
- Berrouk H, Tolba M, Boucenna I, et al (2014) Copepod parasites of the gills of *Luciobarbus callensis* (Valencienne , 1842) and *Carassius carassius* (Linnaeus , 1758) (Cyprinid Fish) collected from Beni Haroun dam (Mila, Algeria). *World J Environ Biosci* 7:1–7
- Bordes F, Morand S (2015) Impacts of parasite diversity on wild vertebrates: limited knowledge but important perspectives. In: Morand S, Krasnov BR, Littlewood DTJ (eds) *Parasite diversity and diversification*, 1st edn. Cambridge CB2 8BS, United Kingdom, pp 15–38
- Braga MP, Araújo SBL, Boeger WA (2014) Patterns of interaction between neotropical freshwater fishes and their gill Monogenoidea (Platyhelminthes). *Parasitol Res* 113:481–490. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3677-8>
- Brandão FC, Silva LMA da (2008) Conhecimento Ecológico Tradicional Dos Pescadores Da Floresta Nacional Do Amapá. *Sci Mag UAKARI* 4:55–66. <https://doi.org/10.31420/uakari.v4i2.43>
- Corrêa LL, Oliveira MSB, Prestes L, Tavares-Dias M (2016) First Record in Brazil of *Epistylis* sp. (Ciliophora) Adhered to *Argulus* sp. (Argulidae), a Parasite of *Hoplias aimara* (Eirithrinidae). *Nat Resour* 07:331–336. <https://doi.org/10.4236/nr.2016.76029>
- Costa Neto S V., Senna CSF, Coutinho RS (2006) Inventário Biológico Das Áreas Do Sucuriçu E Região Dos Lagos, No Amapá. Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá, Macapá
- Cunha AC, Souza EB, Cunha HFA (2010) Tempo, clima e recursos hídricos: resultados do Projeto REMETAP no Estado do Amapá. Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá - IEPA, Macapá
- Cunha AC, Vilhena JES, Santos ES, et al (2014) Evento extremo de chuva-vasão na Bacia Hidrográfica do Rio Araguari, Amapá, Brasil. *Rev Bras Meteorol* 29:95–110. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/0102-778620130051>
- Gobbin TP, Vanhove MPM, Seehausen O, Maan ME (2021) Microhabitat distributions and species interactions of ectoparasites on the gills of cichlid fish in Lake Victoria, Tanzania. *Int J Parasitol* 51:201–214. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.09.001>
- Gomes ALS, Malta JC de O (2002) Postura, desenvolvimento e eclosão dos ovos de *Dolops carvalhoi* Lemos de Castro (Crustacea, Branchiura) em laboratório, parasita de peixes da Amazônia

- Central. Rev Bras Zool 19:141–149. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752002000600013>
- Gorb SN (2008) Biological attachment devices: exploring nature's diversity for biomimetics. *Philos Trans R Soc A Math Phys Eng Sci* 366:1557–1574. <https://doi.org/10.1098/rsta.2007.2172>
- Grundlingh MJ (1996) Aspects of the morphology of *Chonopeltis* Thiele, 1900 (Crustacea: Branchiura), with special reference to the reproductive systems
- Guha A, Aditya G, Saha SK (2013) Survivorship and fecundity of *Argulus bengalensis* (Crustacea; Branchiura) under laboratory conditions. *Invertebr Reprod Dev* 57:301–308. <https://doi.org/10.1080/07924259.2013.793217>
- Guidelli GM, Takemoto RM, Pavanelli GC (2003) A new species of *Kritskyia* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae), parasite of urinary bladder and ureters of *Leporinus lacustris* (Characiformes, Anostomidae) from Brazil. *Acta Sci - Biol Sci* 25:279–282. <https://doi.org/10.4025/actascibiols.v25i2.2010>
- Hata H, Sogabe A, Tada S, et al (2017) Molecular phylogeny of obligate fish parasites of the family Cymothoidae (Isopoda, Crustacea): evolution of the attachment mode to host fish and the habitat shift from saline water to freshwater. *Mar Biol* 164:1–15. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3138-5>
- Hatcher MJ, Dunn AM (2011) Parasites in ecological communities: From interactions to ecosystems. *Parasites Ecol Communities From Interact to Ecosyst* 1–445. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511987359>
- Jevons P De, Jevons P De, Bumerangue E (2015) Amazônia aquecimento global Belo. 2–4
- Johnson KP, Malenke JR, Clayton DH (2009) Competition promotes the evolution of host generalists in obligate parasites. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:3921–3926. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1174>
- Kritsky DC, Boeger WA, Thatcher VE (1988) Neotropical monogenea. 11. *Rhinoxenus*, new genus (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) with descriptions of three new species from the nasal cavities of Amazonian Characoidea. *Proc Biol Soc Washingt* 101:87–94
- Lemos de Castro A (1985) Branchiura. In: Schaden R (ed) *Manual de Identificação de Invertebrados Límnicos do Brasil*. CNPq/MCT, Brasília, p 23
- Luque JL, Poulin R (2007) Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology* 134:865–878. <https://doi.org/10.1017/S0031182007002272>
- Luque JL, Vieira FM, Takemoto RM, et al (2013) Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. *Check List* 9:1449–1470. <https://doi.org/10.15560/9.6.1449>
- Martins ACM, Bernard E, Gregorin R (2006) Inventários biológicos rápidos de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em três unidades de conservação do Amapá, Brasil. *Rev Bras Zool* 23:1175–1184. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400026>
- Melo GAR (2006) Apidae (Subtribos Meliponina e Euglossina) da região dos lagos do Amapá. Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá, Macapá
- Moller OS (2009) Branchiura (Crustacea) – Survey of historical literature and taxonomy. *Arthropod Syst Phylogeny* 67:41–55
- Moller OS (2011) *Argulus foliaceus*. *Fish Parasites Pathobiol Prot* 337–346. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-48996-2\\_264](https://doi.org/10.1007/978-3-540-48996-2_264)

- Moller OS, Olesen J, Avenant-Oldewage A, et al (2008) First maxillae suction discs in Branchiura (Crustacea): Development and evolution in light of the first molecular phylogeny of Branchiura, Pentastomida, and other “Maxillopoda.” *Arthropod Struct Dev* 37:333–346. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2007.12.002>
- Moller OS, Olesen J, Waloszek D (2007) Swimming and cleaning in the free-swimming phase of *Argulus* larvae (Crustacea, Branchiura)—Appendage Adaptation and functional morphology. *J Morphol* 268:1:1–11. <https://doi.org/10.1002/jmor>
- Moravec F (1998) Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. República Tcheca
- Morton B (1974) Host specificity and position on the host in *Nerocila phaeopleura* Bleeker (Isopoda, Cymothoidae). *Crustaceana* 26:143–148
- Neethling LAM, Avenant-Oldewage A (2018) *Chonopeltis australis* (Crustacea: Branchiura); the female reproductive system. *Arthropod Struct Dev* 47:279–285. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2018.03.004>
- Neves LR, Tavares-Dias M (2019) Low levels of crustacean parasite infestation in fish species from the matapi river in the state of Amapá, Brazil. *Rev Bras Parasitol Vet* 28:493–498. <https://doi.org/10.1590/s1984-29612019006>
- Oliveira MSB, Corrêa LL, Adriano EA, Tavares-Dias M (2021) Integrative taxonomy of a new species of Therodamas (Ergasilidae) infecting the Amazonian freshwater fish *Leporinus fasciatus* (Anostomidae). *Parasitol Res* 120:3137–3147. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07256-y>
- Oliveira MSB, Santos-Neto JF, Tavares-Dias M, Domingues MV (2020) New species of Urocleidoides (Monogeneoidea: Dactylogyridae) from the gills of two species of Anostomidae from the Brazilian Amazon. *Brazilian J Vet Parasitol* 29:1–14. <https://doi.org/10.1590/s1984-29612020039>
- Oliveira NS, Cunha FC, Prestes L, et al (2018) A pesca artesanal no alto e médio Rio Araguari , Amapá, Brasil. *Holos* 8:81–98. <https://doi.org/10.15628/holos.2018.6820>
- Pavanelli GC, Karling LC, Takemoto RM, Ueda BH (2013) Estado da arte dos parasitos de peixes de água doce do Brasil. In: Pavanelli GC, Takemoto RM, Eiras JC (eds) *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil*. Eduem, Maringá, pp 11–16
- Pečínková M, Matějusková I, Koubková B, Gelnar M (2007) Investigation of *Paradiplozoon homoion* (Monogenea, Diplozoidae) life cycle under experimental conditions. *Parasitol Int* 56:179–183. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2007.01.010>
- Petney TN, Andrews RH (1998) Multiparasite communities in animals and humans: Frequency, structure and pathogenic significance. *Int J Parasitol* 28:377–393. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(97\)00189-6](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(97)00189-6)
- Pisani D, Poling LL, Lyons-Weiler M, Hedges SB (2004) The colonization of land by animals: Molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biol* 2:1–10. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-2-1>
- Poly WJ (2003) *Argulus ambystoma*, a new species parasitic on the Salamander *Ambystoma dumerilii* from México (Crustacea: Branchiura: Argulidae). *Ohio J Sci* 103:52–61
- Poly WJ (2008) Global diversity of fishlice (Crustacea: Branchiura: Argulidae) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:209–212. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9015-3>
- Poulin R (2007) Origins of parasitism and complex life cycles. In: *Evolutionary ecology of parasites*, 2nd edn. Princeton, New Jersey, pp 1–465



- Poulin R, Krasnov BR, Shenbrot GI, et al (2006) Evolution of host specificity in fleas: Is it directional and irreversible? *Int J Parasitol* 36:185–191. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.09.017>
- Ramasamy P, Ramalingam K, Hanna REB, Halton DW (1985) Microhabitats of gill parasites (Monogenea and copepoda) of teleosts (*Scomberoides* spp.). *Int J Parasitol* 15:385–397. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(85\)90023-2](https://doi.org/10.1016/0020-7519(85)90023-2)
- Regier JC, Shultz JW, Kambic RE (2005) Pancrustacean phylogeny: Hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proc R Soc B Biol Sci* 272:395–401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2917>
- Robinson J, Avenant-Oldewage A (1996) Aspects of the morphology of the parasitic Copepod *Lernaea Cyprinacea* linnaeus, 1758 and notes on its distribution in Africa. *Crustaceana* 69:610–626. <https://doi.org/10.1163/156854096X00628>
- Rosim DF, Boxshall GA, Ceccarelli PS (2013) A novel microhabitat for parasitic copepods: A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from the urinary bladder of a freshwater fish. *Parasitol Int* 62:347–354. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2013.03.003>
- Rosser TG, Alberson NR, Khoo LH, et al (2016) Characterization of the life cycle of a fish eye fluke, *Austrodiplostomum ostrowskiae* (Digenea: Diplostomidae), with notes on two other Diplostomids infecting *Biomphalaria havanensis* (Mollusca: Planorbidae) from catfish aquaculture ponds in Mississippi, U. *J Parasitol* 102:260–274. <https://doi.org/10.1645/15-850>
- Sá-Oliveira JC, Hawes JE, Isaac-Nahum VJ, Peres CA (2015) Upstream and downstream responses of fish assemblages to an eastern Amazonian hydroelectric dam. *Freshw Biol* 60:2037–2050. <https://doi.org/10.1111/fwb.12628>
- Santos JR, Esteves-Silva PH, Costa-Campos CE, Tavares-Dias M (2021) Ectoparasites infecting *Mugil curema* (Mugiliformes: Mugilidae) in Amapá state estuary, in the northern Brazilian coast region. *J Parasit Dis* 1–12. <https://doi.org/10.1007/s12639-021-01408-8>
- Santos VF, Figueiredo AG, Silveira OFM, et al (2005) Processos sedimentares em área de macromarés influenciados pela Pororoca-Estuário do Rio Araguari-Amapá-Brasil. X ABEQUA Guarapari-ES, ABEQUA Cd-Rom 6
- Scott-Holland TB, Bennett SM, Bennett MB (2006) Distribution of an asymmetrical copepod, *Hatschekia plectropomi*, on the gills of *Plectropomus leopardus*. *J Fish Biol* 68:222–235. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00895.x>
- Silva JRL, Silva AL, Santiago AS, Silveira Júnior AM (2021) Composition, abundance and diversity of immature Odonata (INSECTA) insects living in stretches of middle Araguari River, Amapá State, Amazonian Region, Brazil. *Nat Conserv* 14:1–11. <https://doi.org/10.6008/cbpc2318-2881.2021.002.0001>
- Šimková A, Ondráková M, Gelnar M, Morand S (2002) Morphology and coexistence of congeneric ectoparasite species: Reinforcement of reproductive isolation? *Biol J Linn Soc* 76:125–135. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00056.x>
- Siquier GF (2012) Spatial distribution and microhabitat selection of copepods (Copepoda, Ergasilidae), gill parasites of *Mugil platanus* (Pisces, Mugilidae) from laguna de rocha, Uruguay. *Bol Soc Zool Uruguay* 21:39–49
- Soylu E, Çolak SÖ, Erdogan F, et al (2013) Microhabitat distribution of *Pseudodactylogyrus anguillae* (Monogenea), *Ergasilus gibbus* and *Ergasilus lizae* (Copepoda) on the gills of european eels (*Anguilla anguilla*, L.). *Acta Zool Bulg* 65:251–257
- Tanzola RD, Villegas-Ojeda MA (2017) *Argulus ventanensis* sp. n. (Crustacea, Branchiura) parasite of

- Hypsiboas pulchellus tadpoles (Anura, Hylidae). *Panam J Aquat Sci* 12:218–226
- Thatcher VE (1996) parasite of the Amazonian fish , *Acestrorhynchus guyanensis* by. *Amazoniana* 14:121–129
- Thatcher VE (2006) *Amazon Fish Parasites*, 2nd edn. PENSOFT, Moscow
- Thatcher VE (2000) *Perulernaea pirapitingae* n.sp. (Copepoda: Lernaecidae) a parasite of the serrasalmid fish, *Piaractus brachypomus* from the Meta River, Colombia. *Amazoniana* 16:249–257
- Thatcher VE, Boeger WA (1983) Patologia de peixes da amazônia brasileira, alterações histológicas em brânquias provocadas por *Ergasilus* , *Brasergasilus* e *Acusicola* (crustácea: cyclopoida: Ergasilidae). *Acta Amaz* 13:441–451
- Thatcher VE, Huergo GM (2005) *Minilernaea floricapitella* gen. nov., sp. nov. (Copepoda, Lernaecidae) from freshwater fishes of Southern Brazil. *Rev Bras Zool* 22:821–824. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752005000400001>
- Thatcher VE, Paredes V (1985) A parasitic Copepod, *Perulernaea gamjtanoae* gen. et sp. nov. (Cyclopoida : Lernaecidae), from the nasal fossae of a Peruvian Amazon food fish. *Amazoniana* 2:169–175
- Timi JT (2003) Habitat selection by *Lernanthropus cynoscicola* (Copepoda: Lernanthropidae): Host as physical environment, a major determinant of niche restriction. *Parasitology* 127:155–163. <https://doi.org/10.1017/S0031182003003470>
- Togura CM, Norris D, Michalski F (2014) Riqueza e composição de vertebrados em latrinas ativas e inativas de *Pteronura brasiliensis* (Carnivora, Mustelidae) na Amazônia Oriental, Brasil. *Iheringia - Ser Zool* 104:81–87. <https://doi.org/10.1590/1678-4766201410418187>
- Vasconcelos HCG, Sá-Oliveira JC, Salomão DCO, Tavares-Dias M (2020) Crustacean parasites of *Leporinus affinis*, an anostomidae fish from the Brazilian amazon. *Rev Bras Parasitol Vet* 29:1–7. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612020040>
- Vasconcelos HCG, Tavares-Dias M (2015) First study on infestation of *Excorallana berbicensis* (Isopoda: Corallanidae) on six fishes in a reservoir in Brazilian Amazon during dry and rainy seasons. *Lat Am J Aquat Res* 43:936–943. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue5-fulltext-13>
- Vasconcelos HCG, Tavares-Dias M (2014) Influência da Sazonalidade na Infestação de *Ergasilus turucuyus* (Copepoda: Ergasilidae) em *Acestrorhynchus falcirostris* e *Hemiodus unimaculatus* (Osteichthyes: Characiformes) do Reservatório Coaracy Nunes, Estado do Amapá, Brasil. *Biota Amaz* 4:106–110. <https://doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v4n1p106-110>
- Vieira IM (2006) Inventário biológico da carcinofauna das áreas Sucuriju e Região dos Lagos, Amapá. Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá, Macapá
- Wedekind C, Strahm D, Schärer L (1998) Evidence for strategic egg production in a hermaphroditic cestode. *Parasitology* 117:373–382. <https://doi.org/10.1017/S0031182098003114>
- Williams EH, Bunkley-Williams L (2019) Life Cycle and Life History Strategies of Parasitic Crustacea. In: Smit N, Bruce N, Hadfield K (eds) *Parasitic Crustacea*. Springer, Cham, pp 179–266
- Worms (2021) *World Register of Marine Species*

**5 ARTIGO CIENTÍFICO 1**

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, ESPECIFICIDADE DE HOSPEDEIRO E AFINIDADE  
DE BRANCHIURA POR TIPOS DE SUPERFÍCIE E MACROHABITAT EM  
ESPÉCIES DE PEIXES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

*Artigo submetido ao periódico "Parasitology Research"*

**Spatial distribution, host specificity, and affinity of Branchiura for surface and macrohabitat types in fish species from the Brazilian Amazon**

**Running title: Spatial distribution, host specificity, and affinity of Branchiura**

Drielly Oliveira Ferreira<sup>1</sup> Orcid: 0000-0002-0074-3643, Marcos Sidney Brito Oliveira<sup>2\*</sup> Orcid: 0000-0002-4421-9608, Paulo Mejia<sup>2</sup> Orcid: 0000-0001-7867-4564, Marcos Tavares-Dias<sup>1,2,3</sup> Orcid: 0000-0002-8376-1846, Marcela Nunes Videira<sup>1,4</sup> Orcid: 0000-0002-9559-8521

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA), Universidade Federal do Amapá (UNIFAP), Macapá, Amapá, Brazil.

<sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical (PPGBio), Universidade Federal do Amapá (UNIFAP), Macapá, Amapá, Brazil.

<sup>3</sup>Embrapa Amapá, Macapá, Amapá, Brazil.

<sup>4</sup>Universidade do Estado do Amapá (UEAP), Macapá, Amapá, Brazil.

\*Corresponding author: Marcos Sidney Brito Oliveira. E-mail: marcosidney2012@hotmail.com

**Abstract**

This study investigated the spatial distribution, parasite interactions, and affinities of Branchiura parasites according to macrohabitat and surface type on fish from the Araguari River, Amapá State, in the Brazilian Amazon. This study presents novel information on the interactions of branchiuran species with host fish, and how the morphology of their attachment structures is associated with different host surface morphologies, with and without scales. A total of 558 fish specimens of 26 species were collected, of which 109 fish (10 species) were parasitized by at least one branchiuran parasite; these were selected for further study. The parasites were collected from the buccal cavity, gills, fins, and integument of the host fish. Parasites with suction discs (*Argulus*) were mainly associated with hosts with small scales and no scales, while parasites with hooks (*Dolops*) were mainly associated with hosts with large scales. Overall, parasites with suction discs were more specialized per site than those with hooks.

**Keywords:** Araguari River, Crustacea, Ectoparasites, Functional morphology.

## Introduction

To adapt to the parasitic lifestyle, animals that were formerly free-living have undergone a series of reproductive, feeding, and morphological adaptations, which influence their exploitation of hosts (Kearn 1994; Poulin 2007). One of the main adaptive characteristics of parasites are the structures that facilitate attachment to their hosts. These structures are usually among the main characteristics used for ontogeny and systematic classification of such invertebrates (Lemos de Castro 1985; Thatcher 2006; Møller et al. 2008; Suárez-Morales 2020). Therefore, the morphology of parasitic attachment structures varies in terms of size and shape, depending on the attachment site (Kearn 1994; Poulin 2007; Oliveira et al. 2022).

Crustacean parasites of fish are distributed across three major groups: Isopoda, Copepoda, and Branchiura (Thatcher 2006; Luque et al. 2013; Tavares-Dias et al. 2015). The family Argulidae of the subclass Branchiura has four genera: *Argulus* Müller, 1785; *Dipteropeltis* Calman, 1912; *Chonopeltis* Thiele, 1900, and *Dolops* Audouin, 1837, with approximately 164 known species in this family (WoRMS 2022). *Argulus*, *Dipteropeltis*, and *Chonopeltis* species attach to the host using the first jaw, which has been modified into suction discs, while *Dolops* species attach to hosts using the first jaw modified into sharp-pointed hooks (Møller et al. 2008). Possibly, these morphological variations are responsible for the wide variety of niches that these ectoparasites exploit on host fishes, as well as their different attachment sites in hosts. Branchiurans can be found on the integument, buccal cavity, fins, and gills of host fish because they can move across the outside of the fish body (Lemos de Castro 1985; Thatcher 2006; Tavares-Dias et al. 2015; Oliveira et al. 2017).

The morphology of the surface to which branchiurans adhere potentially plays an important role in the distribution and affinity of these parasites to the host. Based on this principle, it is possible that differences in host macrohabitat affinities occur according to the two functional groups, (1) one that has a suction disc, (2) and the other that has hooks to attach to the host. Thus, we question whether the morphology of these attachment structures plays a role in the spatial distribution, specificity, or differences in the use of fish as hosts on a taxonomic or functional level. Therefore, our hypotheses are: (1) Branchiura ectoparasites that use suction discs (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*) and hooks (genus *Dolops*) to attach to the host have affinities for different infestation sites on fish because of their attachment structure morphology and specialization to exploit different surfaces on hosts; (2) Branchiurans that use suction discs (*Argulus* and *Dipteropeltis*) and hooks (*Dolops*) for attachment parasitize different groups of hosts depending on the type of integument (large-,

small-, or no scales), because the divergence of these parasites is associated with the sites they exploit on the host fish; (3) Branchiura species with hooks (genus *Dolops*) are generalists and species with a suction disc (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*) are specialists, because phylogenetically, Branchiura species with suction discs are an early lineage that diverged to exploit specific sites on the host; and (4) Branchiuran abundance is higher in larger host fish because they have a larger area of integument for simultaneous attachment of parasites. Thus, this study aimed to determine differences in host use in relation to the morphology of fish parasitized by branchiuran ectoparasites to determine parasitism patterns in relation to macrohabitat in the host fishes.

## **Materials and Methods**

### **Location of fish and parasite collection**

This study used samples collected during expeditions by the project Monitoring Fishing Activity in the upper Araguari River (Protocol number 004/2013), funded by the Research Support Foundation of Amapá (FAPEAP) (Protocol number 004/2013). Fish collection was authorized by ICMBio (Protocol number 42203-1), and the Ethics Committee on Animal Use of the Fish Biology Laboratory of the Federal University of Amapá (UNIFAP) approved the procedures involving animals (Protocol number 47757715.5.0000.0003).

Fish were collected in the upper stretch of the Araguari River, between the cities of Serra do Navio and Ferreira Gomes, Amapá State, Northern Brazil (Figure 1), during several different periods (January 2012; February and December 2013; and January, February, March, and June 2014). Gillnets of different mesh sizes (30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, and 100 mm between knots) were set for 24 h and were inspected every 4 h in order to collect fish, as well as lines and fishhooks. In terms of fish biometry, weight (g) and total length (cm) were measured.

A total of 558 fish specimens of 26 species were collected. Only fish parasitized by branchiurans of the Argulidae family were selected (Table 1).

### **Parasite collection and analysis**

After capture, each fish was transferred to a plastic tray and the integument, buccal cavity, gills, and fins were immediately analyzed to verify the presence of Branchiura. The branchiurans were clarified in 5% potassium hydroxide then transferred into a petri dish and placed on a heating plate at 50 °C until complete clarification. The specimens were then mounted on a permanent slide with pure glycerin, sealed with paraffin and examined under a light microscope (Oliveira et al. 2022). Specialized literature on the taxonomy of branchiuran

in fish was used for identification of the parasite species (Lemos de Castro 1985; Thatcher 2006; Suárez-Morales 2020).

### **Data analysis**

To test hypotheses 1 and 2, we applied principal coordinates analysis (PCoA) using a matrix of branchiuran species abundance data from the "vegan" R package (Oksanen et al. 2020). For PCoA and PERMANOVA we used the Bray-Curtis distance method. Interactions were defined based on qualitative and quantitative information, including species and attachment structure morphology (suction disc or hooks), and the type of host integument surface (small scales, large scales, and no scales). In addition, we used the `envfit` function of the `vegan` package (Oksanen et al. 2020) to assess the relationship between branchiuran groups (group I = suction disc) and (group II = hooks) with sites on the hosts (fins, buccal cavity, gills, and integument), and surface types (large-, small-, and no scales).

To test hypothesis 3, i.e. aiming to determine parasite-host relationships at the species and functional group level (suction disc and hooks), we devised two interaction networks using the "bipartite" R package, calculating the C-score, number of compartments, species range and strength, and species specificity index (SSI) (Dormann et al. 2008, 2009; Dormann 2011). The C-score is an index that measures the co-occurrence rate of species in the network and is an indicator of the degree of specificity of the species that compose it. Its value ranges from 0 (high co-occurrence) to 1 (low co-occurrence). Compartments are independent groups of ectoparasites and hosts within the network and are indicators of specificity patterns. Range is the number of fish species with which an ectoparasites species interacts. Finally, species strength is the sum of the proportions of a species' participation in all network interactions. The bipartite figure shows all connections between organisms at two levels. The volume of the connection bars and lines represents the proportion of interactions performed by each species and between species, respectively.

To test hypothesis 4, we used Spearman's correlation ( $r_s$ ) in the "tidyverse" R package (Wickham et al. 2019), in which we correlated the abundance of all Branchiura species (sum of all species) and correlated it with the total length (cm) and weight (g) of the host fish.

The database was organized using Excel, Microsoft Office 2019. Figures were plotted using the "ggplot2" R package (Wickham 2016). All analyses were performed using R software (R Core Team 2021). Differences were deemed statistically significant at  $P < 0.05$ .

### **Results**



A total of 109 fish of 10 species were selected for this study, from which a total of 261 branchiuran specimens of the genera *Argulus*, *Dipteropeltis*, and *Dolops* were collected, attached to four different sites on the hosts (Table 2).

### **Hypotheses 1 and 2**

PERMANOVA showed that the attachment structure of the Branchiura parasites (suction disc and hooks) affects the choice of infestation site on the fish ( $F = 22.54$ ;  $R^2 0.298$ ;  $p = 0.001$ ). The envfit test indicated that parasites with suction discs were mainly associated with the fins and buccal cavity, while those with hooks were mainly associated with the integument of the host (Table 3).

In the PCoA, axes 1 and 2 explained 90.2% of the variation in the data. The figure showed the formation of two groups of ectoparasites, which correspond to the morphological characteristics of hooks and suction discs, as well as a gradient of separation between the macrohabitats of attachment, including the integument, buccal cavity, gills, and fins (Figure 2). However, considering axis 1, no groups were formed where ectoparasites with hooks occur in all three macrohabitats but with a particular affinity for the integument. In terms of axis 2, ectoparasites with suction discs show an affinity for the buccal cavity, gills, and fins.

PERMANOVA showed the host surface (small-, large-, and no scales) affected the macrohabitat of branchiuran parasites as a function of the attachment structure (suction disc or hooks) ( $F = 7.221$ ;  $R^2 0.144$ ;  $p = 0.003$ ). The envfit test indicates that parasites with suction discs were mainly associated with small-scaled and scale-free hosts, while parasites with hooks were mainly associated with large-scaled hosts (Table 4 and Figure 3).

In the PCoA, axes 1 and 2 explained 99.9% of the data variation. The Figure 3 show the formation of three groups (small, large, and no scales), which correspond to morphological characteristics of the surfaces that the parasites use to attach to the host. The analysis also shows a gradient of separation between the parasite attachment structures (suction disc and hooks). On axis 2, parasites with suction discs were mainly associated with small-scaled fish, and parasites with hooks were mainly associated with large-scaled fish. Scale-free fish were not strongly associated with parasite attachment structure, but the parasites collected from the integument had suction discs. However, considering axis 1, no groups were formed (Figure 3).

### **Hypothesis 3**

Of the total possible connections between parasites and host fish ( $n = 100$ ), 35% were made. No compartments were formed and the co-occurrence rate of ectoparasites was high at the network level ( $C\text{-score} = 0.44$ ) indicating that most parasites share the same host species

(Figure 4). Evaluation of the interaction between parasites with suction discs and hooks showed low co-occurrence (C-score = 1.00).

Only *Argulus multicolor* and *Argulus* sp. 3 had a high SSI and were associated with a single host species: *Acestrorhynchus microlepis* and *Myloplus asterias*, respectively. The remaining parasite species were found in at least two host species. The most generalist ectoparasite was *Dolops bidentata*, which parasitized nine host species and participated in a large proportion of the interactions in the network. Regarding hosts, *A. microlepis* was the most parasitized, comparable only to *Hoplias aimara* (Table 5 and Figure 4).

The range of hosts was similar for both groups of parasites, with nine host species parasitized by those with hooks, and eight by those with suction discs. The group with suction discs had a higher SSI (Table 6 and Figure 5).

#### **Hypothesis 4**

Spearman's correlation testing showed that there was a significant positive correlation between branchiuran ectoparasites abundance with host weight ( $R = 0.42$ ,  $p = 0.001$ ), but not with host length ( $R = 0.46$ ,  $p = 0.001$ ) (Figure 6).

#### **Discussion**

In fish, branchiurans are found mainly on the integument, fins, buccal cavity, and gills (Luque et al. 2013; Tavares-Dias et al. 2015; Oliveira et al. 2017). In general, these parasites exploit different sites on the host fish, which is a reflection of several evolutionary and ecological processes (Kearn 1994; Poulin 2007). The exploitation of various sites on a host fish by different branchiuran lineages may be closely associated with the morphology of their attachment structures, the attachment surface, and water drag force, as it is for ergasilids (Oliveira et al. 2022). In the present study, we recorded branchiurans on the body surface, fins, buccal cavity, and gills of host fish. Similar results were reported for branchiurans from other regions of South America (Malta 1984; Carvalho et al. 2003; Mamani et al. 2004; Fontana et al. 2012; Tavares-Dias et al. 2015; Oliveira et al. 2017; Tavares-Dias and Oliveira 2017). To better understand the dynamics of site exploitation by branchiurans, we evaluated spatial distribution patterns of these parasites on freshwater fish, and our results propose a particular pattern of distribution on the host fish examined.

Branchiura species that use suction discs (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*) to attach to host fish were mainly found in the buccal cavity, gills, and fins (only two individuals were collected from the surface of a host with scales), while species with hooks (genus *Dolops*) were mainly collected from the surface of fish with scales. The evolution of parasites is associated with the infestation sites they exploit on their hosts (Kearn 1994; Poulin 2007). It is

possible that the divergence of the lineage of parasitic crustaceans with a suction disc is associated with expansion of ecological niches (Kearn 1994; Møller et al. 2008). Therefore, we suggest that the ancestral lineage of *Dolops* species, which have attachment organs with strong, fine-pointed chitinous hooks, are inefficient at remaining attached to or moving across smooth surfaces (e.g. the buccal cavity or fins). Therefore, they are mainly associated with surfaces with scales as such keratinous structures have tiny fissures (Dey et al. 2014) that allow *Dolops* species to adhere to their hosts more easily using their hooks. Furthermore, the diversification of attachment structures constitutes strong evidence for the establishment efficiency of parasites of the genus *Argulus* on other host groups, such as salamanders, tadpoles, and crocodiles (Poly 2003; Møller 2009; Tanzola and Villegas-Ojeda 2017). Similarly, studies show that the spatial distribution of ergasilids *Therodamas longicollum* and *Ergasilus* sp. on the gills of *Leporinus fasciatus* was mainly influenced by the morphology of their attachment structures. These studies suggest that the evolutionary processes of these species were influenced by abiotic factors, such as water flow in the host gills (Oliveira et al. 2022). Therefore, we can assume that for branchiura species, water flow also plays an important role in the choice of attachment sites on host fish, since hook-bearing ectoparasites (genus *Dolops*) are ancestral and mainly attach to the fish integument, where water drag is great. However, branchiurans that have suction discs for attachment diverged early and possibly evolved to parasitize sites where water drag is lower, such as the buccal cavity, gills, and muscular subdivisions of the fins.

At some point in the evolutionary history of branchiurans, competition for resources in hosts or reduction of predation may have been the precursor to the divergence of the branchiuran lineage, which has the first modified suction disc jaw, similar to the proposal by Kearn (1994) for Monogenea ectoparasites. In this study, branchiuran species with a suction disc showed a greater affinity for the buccal cavity and fins of fish with smooth surfaces, i.e., without scales. This suggests that the function of this attachment organ (adhering to the suction cup-like surface) is more efficient on smooth structures, such as the inner region of the buccal cavity, gills, and fins of the host fish (Yashpal et al. 2006). Moreover, the buccal cavity of the host is a site that makes predation difficult, because it is inaccessible, while the fins are difficult to see, also offering protection, as the fins have muscular subdivisions (similar to a fan); this is where the parasite adheres, for example, *Argulus* sp.2 (a parasite with a suction disc) in *H. aimara*. Therefore, the pressure exerted on the integument-favoring parasites throughout evolutionary history may have been a precursor to the exploration of new sites in host fish, such as predation by other animals, even other fish species with omnivorous

and carnivorous feeding habits (Sazima and Machado 1990; Kearn 1994; Genovez et al. 2008).

Studies show that branchiuran parasites have low host specificity, since many species have been reported to parasitize several fish species (Luque et al. 2013; Tavares-Dias et al. 2015; Oliveira et al. 2017). In the present study, the C-score of the bipartite analysis shows moderate levels of co-parasitization, indicating that Branchiura species share the same host species, particularly *Dolops bidentata*, the most generalist ectoparasites, which parasitized nine fish species, followed by *Argulus* sp. 2 that parasitized five species of host fish. In contrast, *A. multicolor* parasitized only *A. microlepis*, while *Argulus* sp. 3 parasitized only *M. asterias*, indicating that both are specialists. This high host specificity is potentially a reflection of the high species richness of the fishes of the Araguari River harbor, since specificity levels are influenced by host species richness (Poulin 2007). Therefore, we suggest that interspecific competition contributed to this specificity, where the low richness and abundance of these ectoparasites could have provided another interaction scenario, such as a higher number of fish species hosting more than one crustacean parasite species. It is possible that the population density of branchiurans is closely associated with the abundance of host species and, consequently, to parasite-host interactions.

In this study, we grouped branchiuran species according to attachment structures and observed that the group with hooks (genus *Dolops*) was more of a generalist than the group with suction discs (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*). Host specificity is a reflection of ancestral or ecological conditions (Poulin 2007; Johnson et al. 2009). Traditional ecological theory predicts that interspecific competition selects for an increase in ecological specialization (Futuyma and Moreno 1988; Poulin 2007). Our findings support this hypothesis, as the group of hooked parasites (genus *Dolops*) are generalists and ancestral in relation to *Argulus* and *Dipteropeltis*, whereas the group with suction discs (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*) are specialists and diverged early (Møller et al. 2008).

Host body size is a variable that partially explains the abundance and species composition of parasites in host fish (Poulin 2007; Poulin and Leung 2011), including in fish in the Amazon region (Oliveira and Tavares-Dias 2016; Tavares-Dias and Oliveira 2017; Baia et al. 2018). This relationship has been poorly documented for branchiuran species, possibly due to the low abundance of these crustaceans in the parasitic community of natural fish populations. In this study, a positive correlation was observed between the total abundance of branchiurans and the weight and length of host fish. This increase in the abundance of Branchiura with the growth of host fish is likely due to the increase in the body surface area

of the hosts, which constitutes an abundant resource with high capacity to support many parasites (Poulin 2007; Baia et al. 2018). The correlation coefficient of weight better explains this correlation (46% of data) than length (42% of data). It is possible that fish weight is the more important because heavier fish theoretically have better body condition and also a better immune system, increasing the capacity of these fish to house more parasites without affecting their health (Jones et al. 1999; Lagrue and Poulin 2015). In addition, larger fish are easier targets for branchiurans, driven mainly by their swimming abilities when searching for hosts in the environment.

In conclusion, the parasite-host relationship is indeed very close, and the morphological attributes of the parasites and host determine certain patterns. This gives us an understanding of the interaction between branchiurans and their host fish on a broader scale, where these parasites evolved according to the sites they exploit on fish, and this interspecific interaction provided lineages that are more specialized. Assessing the relationship between parasite attachment structures may answer important questions of parasite ecology and may assist researchers in broad inquiries into the evolutionary history of parasites and their host fish. Finally, our hypothesis was that branchiurans that use suction discs and hooks for attachment to host fish parasitize different fish species depending on integument (large-, small-, and no scales). Furthermore, we hypothesized that *Branchiura* species with hooks (genus *Dolops*) are generalists and those with suction discs (genera *Argulus* and *Dipteropeltis*) are specialists, and that branchiuran abundance is greater in larger fish, especially those with greater body weight.

### **Acknowledgements**

(1) Fundação de Amparo à Pesquisa do Amapá (Amapá Research Support Foundation) (FAPEAP) for its financial support under the project Monitoramento da Atividade Pesqueira no Médio Rio Araguari; (2) Conservação Internacional do Brasil (Brazil Conservation International) (CI); (3) Walmart Brazil; (4) Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation) (ICMBio), for their support under the Biology and Ethnoecology of Ichthyofauna in the Amapá National Forest (FLONA) project; (5) Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (the National Council for Research and Technological Development) (CNPq), for the productivity grant to Tavares-Dias, M., and the Financiadora de Estudos e Projetos, Brazil (the Studies and Projects Funding) (FINEP); (6) Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel)

(CAPES) for granting a doctoral scholarship to Oliveira, MSB and Paulo Mejia, and for granting a master degree scholarship to Ferreira, DO.

### **Declarations**

#### **Funding**

(1) Fundação de Amparo à Pesquisa do Amapá (Amapá Research Support Foundation) (FAPEAP) for its financial support under the project Monitoramento da Atividade Pesqueira no Médio Rio Araguari (Process number 004/2013 and 005/2014); (2) Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (the National Council for Research and Technological Development) (CNPq), for the productivity grant to Tavares-Dias, M. (Process number 303013/2015-0), and the Financiadora de Estudos e Projetos (the Studies and Projects Funding) (FINEP) (Process number 0117005600); (3) Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel) (CAPES) for granting a doctoral scholarship to Oliveira, MSB (Process number 88882.430002/2019-01) and Paulo Mejia (Process number 88887.662021/2022-00), and for granting a master degree scholarship to Ferreira, DO (Process number 88887.603360/2021-00).

#### **Conflicts of interest**

The authors declare that there is no conflict of interest.

#### **Availability of data and material**

Not applicable' for that section.

#### **Authors' contributions**

Drielly Oliveira Ferreira and Marcos Sidney Brito Oliveira, contributed with research conceptualization, methodology, investigation, data analysis, original draft preparation. Paulo Mejia contributed with data analysis, review, and editing. Marcos Tavares-Dias contributed with supervision and funding acquisition, review, and editing. Marcela Nunes Videira contributed with research conceptualization, project administration, supervision, and funding acquisition. All authors have discussed the results and contributed to the final manuscript. All authors reviewed the manuscript.

#### **Code availability**

Not applicable' for that section.

#### **Ethics approval**

This study used samples collected during expeditions by the project Monitoring Fishing Activity in the upper Araguari River (Protocol number 004/2013), funded by the Research Support Foundation of Amapá (FAPEAP) (Protocol number 004/2013). Fish collection was

authorized by ICMBio (Protocol number 42203-1), and the Ethics Committee on Animal Use of the Fish Biology Laboratory of the Federal University of Amapá (UNIFAP) approved the procedures involving animals (Protocol number 47757715.5.0000.0003).

### Consent to participate

Not applicable' for that section.

### Consent for publication

The authors declare that they are aware of the publication of this study.

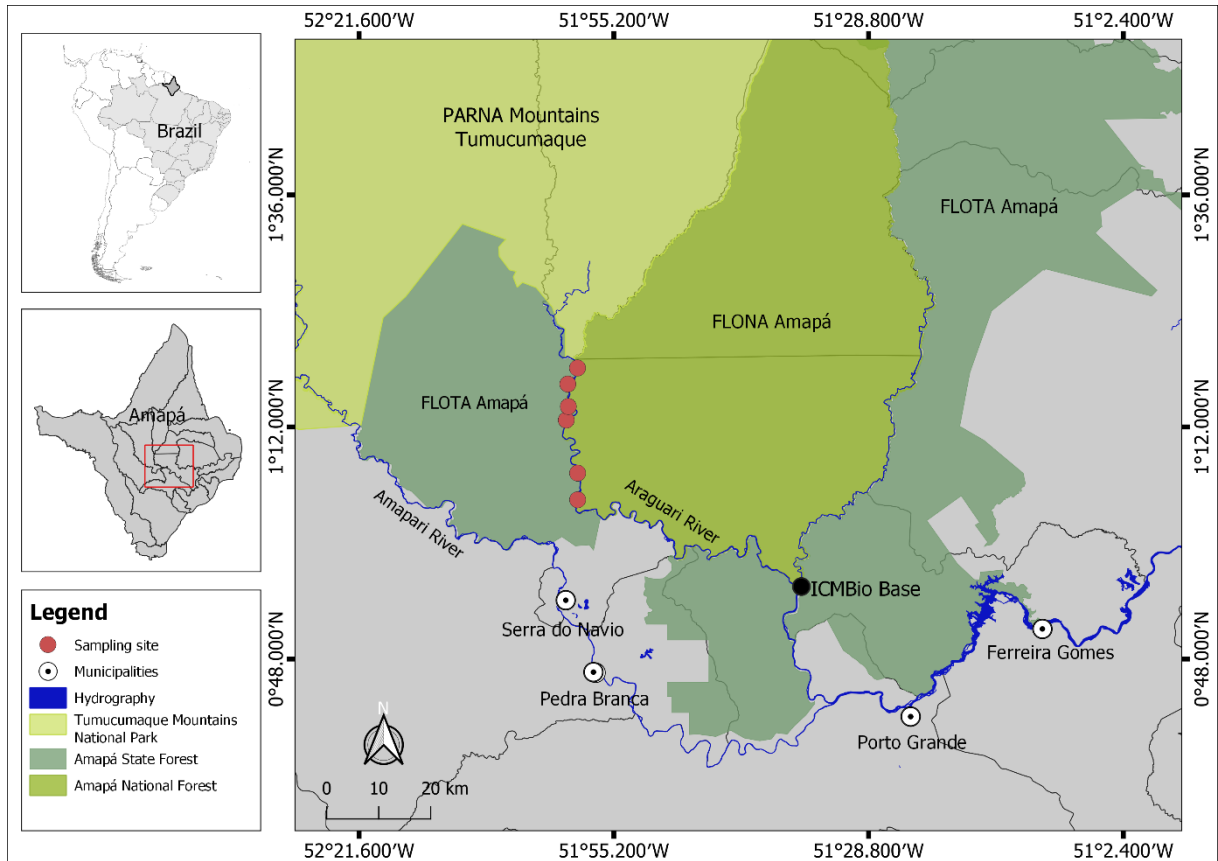
### References

- Baia RRJ, Florentino AC, Silva LMA, Tavares-Dias M (2018) Patterns of the parasite communities in a fish assemblage of a river in the Brazilian Amazon region. *Acta Parasitol* 63:304–316. <https://doi.org/10.1515/ap-2018-0035>
- Bittencourt LS, Pinheiro DA, Cárdenas MQC, et al (2014) Parasites of native Cichlidae populations and invasive *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) in tributary of Amazonas River (Brazil). *Rev Bras Parasitol Vet* 23:44–54. <https://doi.org/10.1590/s1984-29612014006>
- Carvalho LN, Del-Claro K, Takemoto RM (2003) Host-parasite interaction between branchiurans (Crustacea: Argulidae) and piranhas (Osteichthyes: Serrasalminae) in the Pantanal wetland of Brazil. *Environ Biol Fishes* 67:289–296. <https://doi.org/10.1023/A:1025899925545>
- Dey S, Biswas SP, Dey S, Bhattacharyya SP (2014) Scanning electron microscopy of scales and its taxonomic application in the fish genus *Channa*. *Microsc Microanal* 20:1188–1197. <https://doi.org/10.1017/S1431927614001019>
- Dormann CF (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Netw Biol* 1:1–20. <https://doi.org/10.0000/issn-2220-8879-networkbiology-2011-v1-0001>
- Dormann CF, Frund J, Bluthgen N, Gruber B (2009) Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *Open Ecol J* 2:7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11
- Fontana M, Takemoto RM, Malta JC de O, Mateus LA de F (2012) Parasitism by argulids (Crustacea: Branchiura) in piranhas (Osteichthyes: Serrasalminae) captured in the Caçara bays, upper Paraguay River, Pantanal, Mato Grosso State, Brazil. *Neotrop Ichthyol* 10:653–659. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252012005000019>
- Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. *Annu Rev Ecol Syst* 19:207–233
- Genovez LW, Pilarski F, Sakabe R, et al (2008) Controle biológico de *Dolops carvalhoi* (Crustacea: Branchiura) em juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Bol do Inst Pesca* 34:99–105
- Guidelli G, Luiz W, Tavechio G, Takemoto RM (2006) Fauna parasitária de *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) da planície de inundação do alto Rio Paraná, Brasil. *Acta Sci - Biol Sci* 28:281–290
- Johnson KP, Malenke JR, Clayton DH (2009) Competition promotes the evolution of host generalists in obligate parasites. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:3921–3926. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1174>

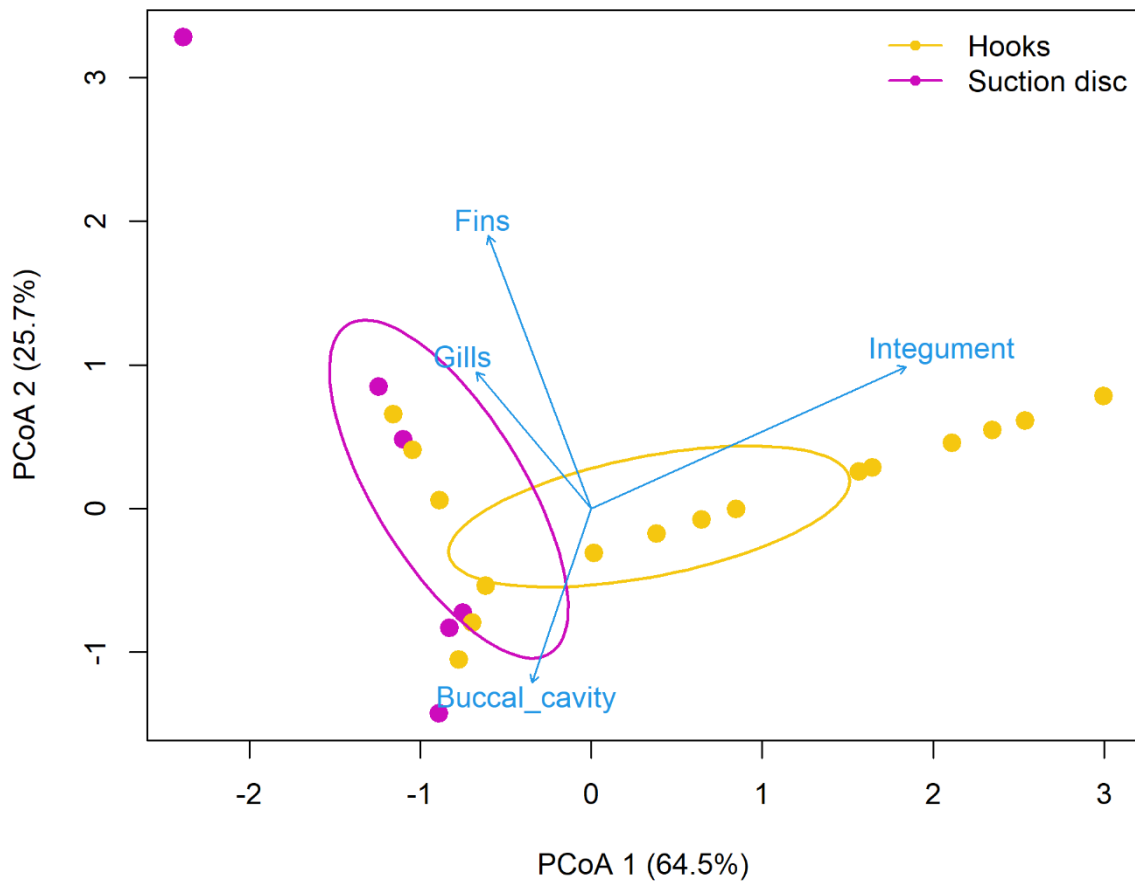
- Jones RE, Petrell RJ, Pauly D (1999) Using modified length-weight relationships to assess the condition of fish. *Aquac Eng* 20:261–276. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(99\)00020-5](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(99)00020-5)
- Kearn GC (1994) Evolutionary expansion of the Monogenea. *Int J Parasitol* 24:1227–1271. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(94\)90193-7](https://doi.org/10.1016/0020-7519(94)90193-7)
- Lagroe C, Poulin R (2015) Measuring fish body condition with or without parasites: Does it matter? *J Fish Biol* 87:836–847. <https://doi.org/10.1111/jfb.12749>
- Lemos de Castro A (1985) Branchiura. In: Schaden R (ed) Manual de identificação de invertebrados límnicos. Ministério de Ciência e Tecnologia, Brasília, p 23
- Luque JL, Vieira FM, Takemoto RM, et al (2013) Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. 9:1449–1470
- Malta JC de O (1984) Os peixes de um lago de várzea da Amazônia Central (Lago Janauacá, Rio Solimões) e suas relações com os crustáceos ectoparasitas (Branchiura: Argulidae). *Acta Amaz* 14:355–372
- Mamani M, Hamel C, Van Damme PA (2004) Ectoparasites (Crustacea: Branchiura) of *Pseudoplatystoma fasciatum* (surubí) and *P. tigrinum* (chunquina) in Bolivian white-water floodplains. *Ecol en Bolív* 39:9–20
- Møller OS (2009) Branchiura (Crustacea) - Survey of historical literature and taxonomy. *Arthropod Syst Phylogeny* 67:41–55
- Møller OS, Olesen J, Avenant-Oldewage A, et al (2008) First maxillae suction discs in Branchiura (Crustacea): Development and evolution in light of the first molecular phylogeny of Branchiura, Pentastomida, and other “Maxillopoda.” *Arthropod Structure Dev* 37:333–346. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2007.12.002>
- Oksanen JF, Blanchet G, Friendly M, et al (2020) vegan: Community Ecology Package. R package
- Oliveira MSB, Corrêa LL, Ferreira DO, et al (2017) Records of new localities and hosts for crustacean parasites in fish from the eastern Amazon in northern Brazil. *J Parasit Dis* 41:565–570. <https://doi.org/10.1007/s12639-016-0852-8>
- Oliveira MSB, Prestes L, Adriano EA, Tavares-Dias M (2022) Morphological and functional structure of two Ergasilidae parasites determine their microhabitat affinity on the gills of an Anostomidae fish from the Amazon. *Parasitol Res*. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07569-6>
- Oliveira MSB, Tavares-Dias M (2016) Communities of parasite metazoans in *Piaractus brachypomus* (Pisces, Serrasalminidae) in the lower Amazon River (Brazil). *Rev Bras Parasitol Veterinária* 25:151–157. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612016022>
- Poly WJ (2003) *Argulus ambystoma*, a new species parasitic on the Salamander *Ambystoma dumerilii* from México (Crustacea: Branchiura: Argulidae). *Ohio J Sci* 103:52–61
- Poulin R (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, New Jersey
- Poulin R, Leung TLF (2011) Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. *Oecologia* 166:731–738. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1906-3>
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Sazima I, Machado FA (1990) Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environ Biol Fishes* 28:17–31. <https://doi.org/10.1007/BF00751026>



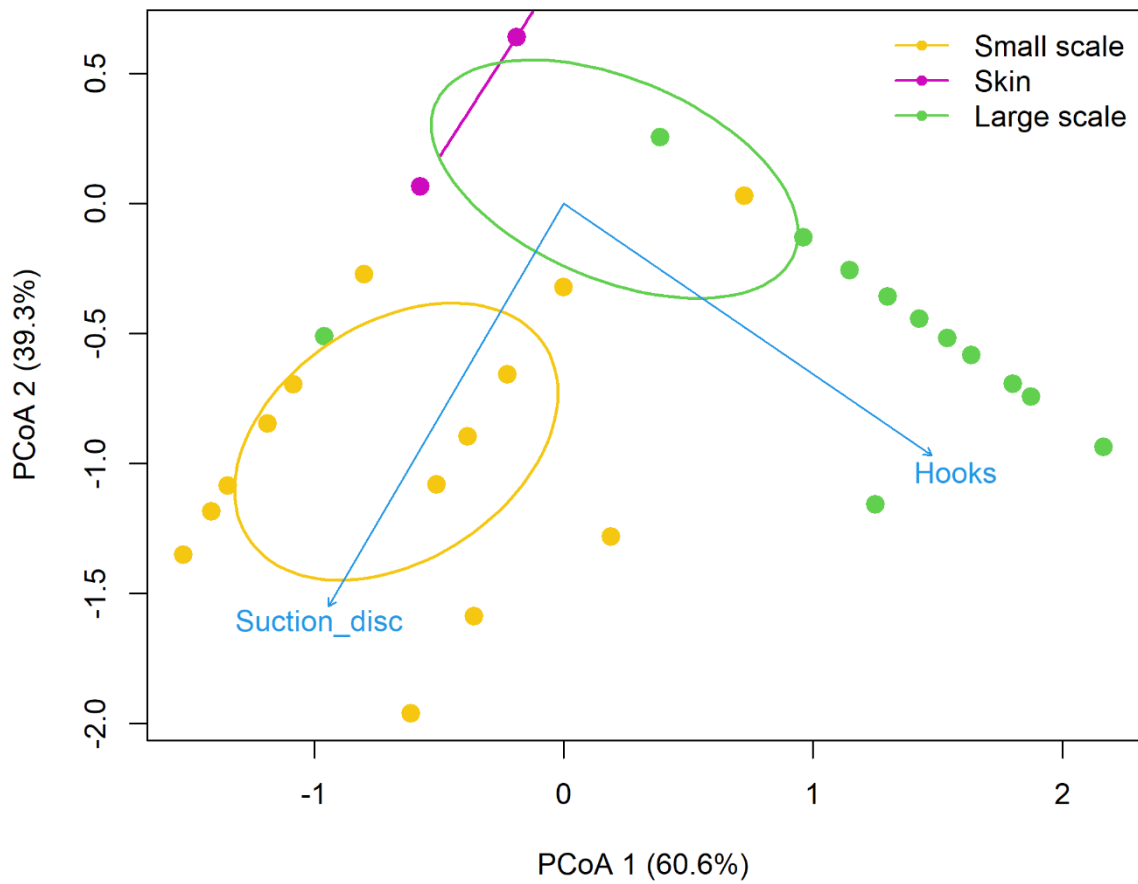
- Suárez-Morales E (2020) Class Branchiura. In: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Academic Press, Chetumal, pp 797–807
- Tanzola RD, Villegas-Ojeda MA (2017) *Argulus ventanensis* sp. n. (Crustacea, Branchiura) parasite of *Hypsiboas pulchellus tadpoles* (Anura, Hylidae). Panam J Aquat Sci 12:218–226
- Tavares-Dias M, Dias-Júnior MBF, Florentino AC, et al (2015) Distribution pattern of crustacean ectoparasites of freshwater fish from Brazil. Rev Bras Parasitol Vet 24:136–147. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612015036>
- Tavares-Dias M, Oliveira MSB (2017) Structure of parasites community in *Chaetobranchopsis orbicularis* (Cichlidae), a host from the Amazon River system in northern Brazil. Parasitol Res 116:2313–2319. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5539-2>
- Thatcher VE (2006) Amazon Fish Parasites. Pensoft, Moscow
- Wickham H (2016) Package 'ggplot2': elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York
- Wickham H, Averick M, Bryan J, et al (2019) Welcome to the Tidyverse. J Open Source Softw 4:1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- WoRMS (2022) World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>. Accessed 25 May 2022
- Yamada FH, Takemoto RM (2013) Metazoan parasite fauna of two peacock-bass cichlid fish in Brazil. Check List 9:1371–1377
- Yashpal M, Kumari U, Mittal S, Mittal AK (2006) Surface architecture of the mouth cavity of a carnivorous fish *Rita rita* (Hamilton, 1822) (Siluriformes, Bagridae). Belgian J Zool 136:155–162



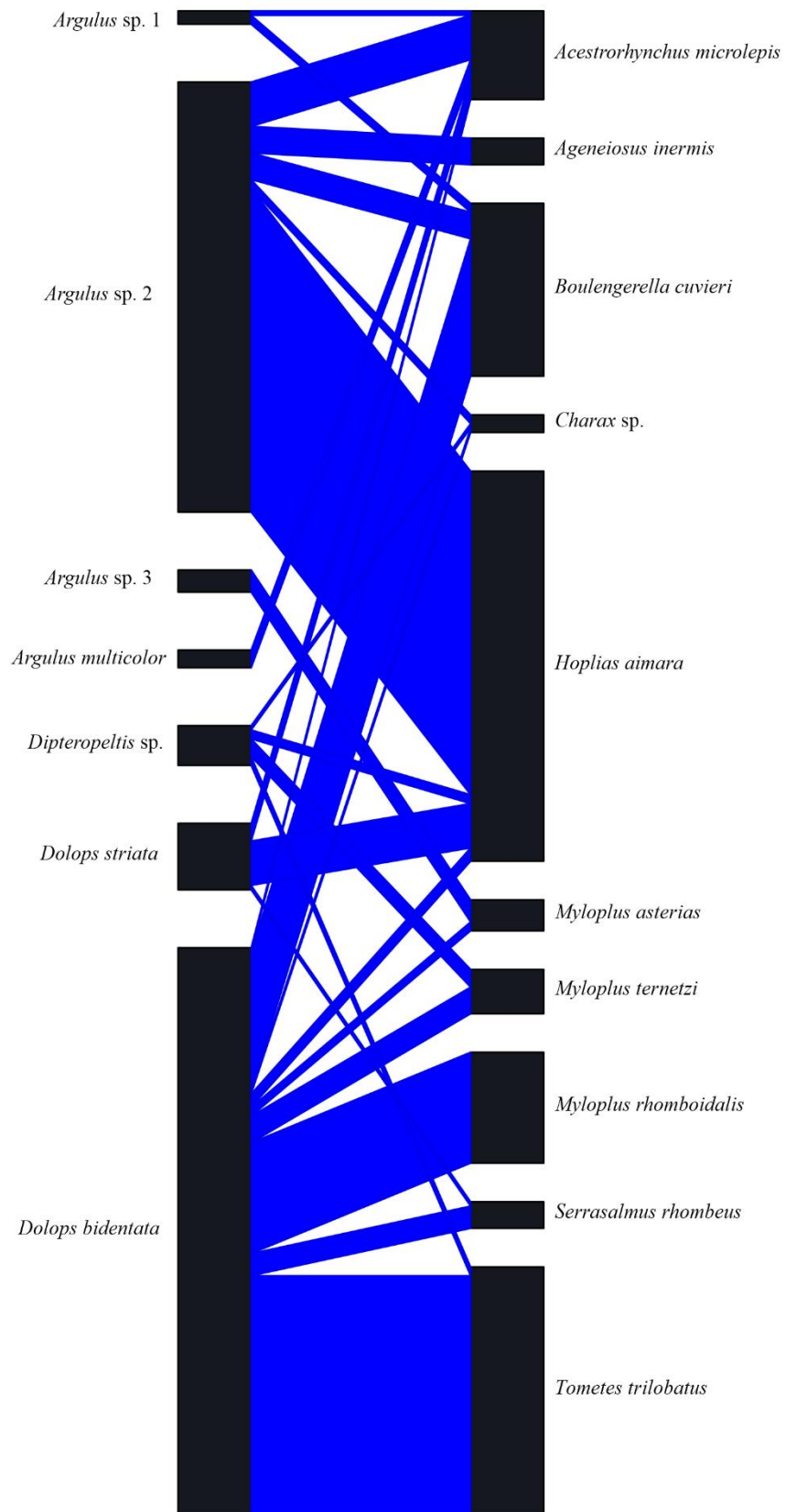
**Figure 1.** Location of the fish collection sites in the upper Araguari River, Amapá state, Brazil.



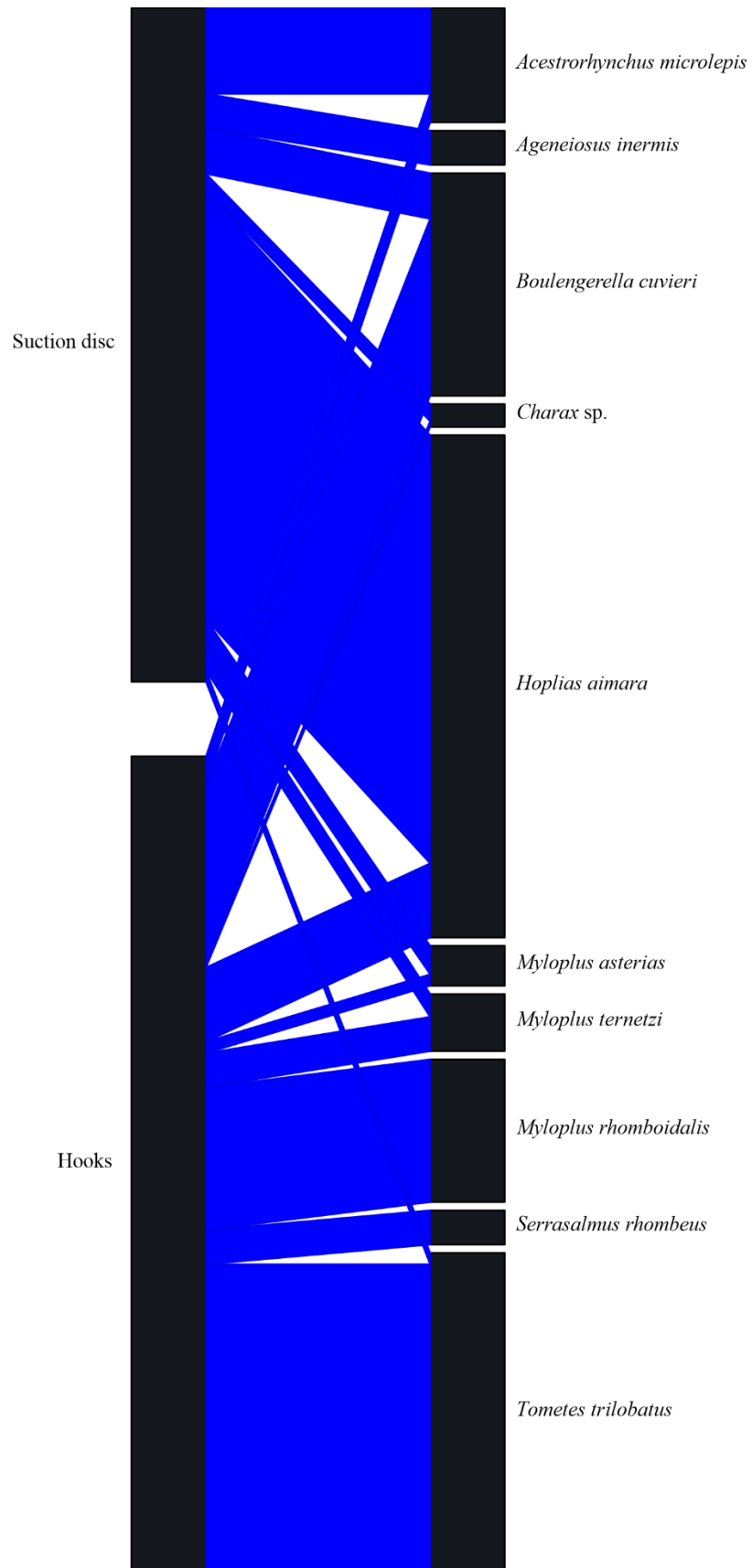
**Figure 2.** Principal coordinate analysis (PCoA) using a Bray-Curtis distance matrix for macrohabitat preferences of Branchiura from the upper Araguari River, Amapá state, Brazil in relation to their attachment structure. The percentage of variation explained by the principal coordinates is indicated on axes 1 and 2. Arrows correspond only to sites where  $p < 0.05$ .



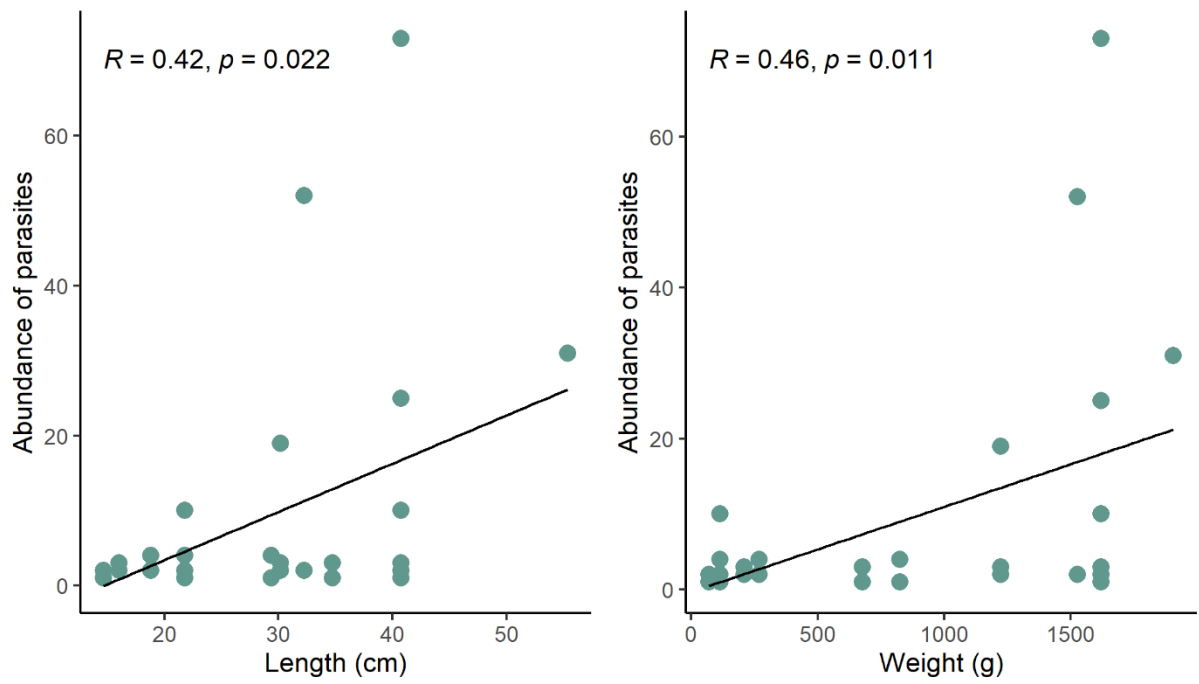
**Figure 3.** Principal coordinate analysis (PCoA) using a Bray-Curtis distance matrix for Branchiura attachment structures in relation to integument type in fish from the upper Araguari River, Amapá state, Brazil. The percentage of variation explained by the principal coordinates is indicated on axes 1 and 2. Arrows correspond only to sites where  $p < 0.05$



**Figure 4.** Interaction network of Branchiura with fish species in the upper Araguari River, Amapá state, Brazil.



**Figure 5.** Interaction network of Branchiura functional groups (suction discs and hooks) with fish species of the upper Araguari River, Amapá state, Brazil



## 6 CONCLUSÕES GERAIS

- Em conclusão, a relação parasita-hospedeiro é de fato muito íntima, e os atributos morfológicos dos parasitos e do hospedeiro determinam certos padrões de distribuição espacial. Isso nos dá uma compreensão da interação entre os branchiuras e seus peixes hospedeiros em uma escala mais ampla, onde esses parasitas evoluíram de acordo com os sítios que exploram nos peixes, e essa interação interespecífica proporcionou linhagens mais especializadas;
- Avaliar a relação entre as estruturas de fixação do parasita pode responder a questões importantes da ecologia dos parasitos e pode auxiliar os pesquisadores em amplas investigações sobre a história evolutiva dos parasitos e seus hospedeiros;
- Como hipotetizamos, de fato as espécies de branchiuras que usam discos de sucção e ganchos para fixação no peixe hospedeiro parasitam diferentes espécies de peixes dependendo do tipo de tegumento (escamas grandes, pequenas e sem escamas);
- Como hipotetizamos, de fato as espécies de branchiuras com ganchos (gênero *Dolops*) são generalistas e aquelas com discos de sucção (gêneros *Argulus* e *Dipteropeltis*) são especialistas;
- Como hipotetizamos, de fato, a abundância de branchiura é maior em peixes maiores, especialmente aqueles com maior peso corporal.