

UFRRJ

INSTITUTO DE VETERINÁRIA

**CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
VETERINÁRIAS**

TESE

**Fatores associados à agregação, à abundância e à dominância
parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro,
Brasil: um enfoque ecoepidemiológico**

Cristina Fernandes do Amarante

2016



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS**

**FATORES ASSOCIADOS À AGREGAÇÃO, A ABUNDÂNCIA E À
DOMINÂNCIA PARASITÁRIA EM PEIXES COLETADOS NO
ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL: UM ENFOQUE
ECOEPIDEMIOLÓGICO**

CRISTINA FERNANDES DO AMARANTE

Sob orientação da Professora
Maria Julia Salim Pereira

e co-orientação dos Professores
**Wagner de Sousa Tassinari e
José Luis Fernando Luque Alejos**

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutora em Ciências**, no curso de Pós-graduação em Ciências Veterinárias, área de concentração em Sanidade Animal.

Seropédica, RJ

Março, 2016

597.0524098153

A485f

Amarante, Cristina Fernandes do, 1974-

T

Fatores associados à agregação, à abundância e a dominância parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro, Brasil: um enfoque ecoepidemiológico / Cristina Fernandes do Amarante - 2016.

52 f.: il.

Orientador: Maria Julia Salim Pereira.

Tese (doutorado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias.

Bibliografia: f. 47-52.

1. Peixe - Parasito - Rio de Janeiro (Estado) - Teses. 2. Peixe - Habitat (Ecologia) - Teses. 3. Parasito - Ecologia - Teses. 4. Parasitologia veterinária - Teses. 5. Epidemiologia - Teses. I. Pereira, Maria Julia Salim, 1958-. II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS**

CRISTINA FERNANDES DO AMARANTE

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora no curso de Pós- Graduação em Ciências Veterinárias.

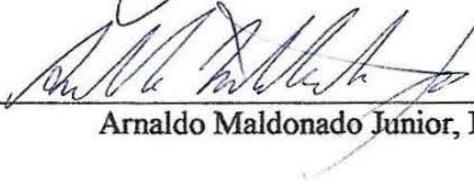
TESE APROVADA EM: 07/07/2016



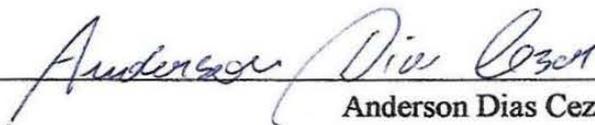
Maria Julia Salim Pereira, Dr^a, UFRRJ
(Orientadora)



Luis Cláudio Muniz Pereira, Dr. FIOCRUZ



Arnaldo Maldonado Junior, Dr. FIOCRUZ



Anderson Dias Cezar, Dr. UCB



Isabele da Costa Angelo, Dr^a. UFRRJ

DEDICATÓRIA

Às minhas filhas, Laura Fernanda e Luisa Helena, que abdicaram da minha presença para que este trabalho pudesse ser concluído. Por todos os momentos difíceis que passamos, pelas lágrimas, pelos sorrisos, pelas dúvidas, mas principalmente pela certeza do amor e respeito existentes entre nós. A minha conquista pertence a vocês e a felicidade de vocês é a minha vitória. Amo vocês, incondicionalmente!

AGRADECIMENTOS

A DEUS, pela proteção e sabedoria com que me fizestes conduzir a vida.

Aos meus pais, pelo caráter, dignidade e responsabilidade que me ensinaram.

À minha orientadora, Maria Julia Salim Pereira, pela confiança, apoio pessoal e profissional, e sobretudo pela impecável orientação.

Ao meu co-orientador, Wagner Tassinari, pela paciência na orientação estatística e pela amizade.

Ao meu co-orientador, Jose Luis Luque, pelo banco de dados cedido e ajuda acadêmica.

À minha grande amiga, Rivah Lúcia, pelo incentivo e apoio emocional nas horas mais difíceis.

Ao CNPq pelo apoio financeiro em forma de bolsa de estudo.

RESUMO

DO AMARANTE, Cristina Fernandes. **Fatores Associados à agregação, a abundância e a dominância parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro: Um enfoque ecoepidemiológico.** 2016. 52p. Tese (Doutorado em Ciências Veterinárias). Instituto de Veterinária, Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2016.

Este trabalho teve como objetivo avaliar fatores envolvidos na determinação dos eventos ecológicos: agregação, a abundância e a dominância parasitária por meio de análises multivariadas, utilizando peixes como modelo biológico. Para tanto, foi utilizado um banco de dados composto por 3.746 espécimes de peixes, suas características e hábitos e seus parasitos, provenientes do litoral do Rio de Janeiro e do Rio Guandu. Os parasitos foram agrupados em sete táxons superiores: Nematoda, Monogenea, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala, Hirudínea e Crustácea. A agregação foi calculada através do índice de dispersão; a abundância pela quantidade total de parasitas computados; e a dominância através do índice de Berger Parker. A normalidade dos dados foi testada pelo teste de Shapiro Wilk e a comparação de grupos, quando necessária, foi realizada pelo teste de Wilcoxon ou Kruskal-Wallis. Foram ajustados modelos de regressão linear para a agregação parasitária para cada táxon parasitário estudado e modelos de efeitos mistos para análise dos determinantes da abundância e da dominância, com distribuição de Poisson e gaussiana, respectivamente. Os fatores inerentes aos hospedeiros tais como: sexo, tamanho, habitat, formação de cardumes, hábitos alimentares e ambiente aquático foram testados como possíveis variáveis explicativas desses eventos ecológicos. Além desses, na análise dos determinantes da agregação e dominância foram incluídos os fatores estágio de desenvolvimento do parasita e os táxons parasitários como variáveis explicativas, respectivamente. Os eventos ecológicos foram considerados variáveis desfecho e nos modelos mistos a espécie de peixe como variável aleatória. Foram calculados os coeficientes de regressão nos estudos de agregação e dominância parasitária e estimada a razão de prevalência no estudo de abundância. A significância foi verificada por meio o intervalo de confiança (IC) e do teste de Wald. Todos os cálculos foram realizados utilizando o software R, com um IC de 95%. As associações estatisticamente significativas entre o nível de agregação parasitária e as variáveis explicativas (fatores inerentes ao hospedeiro e proporção de larvas) variaram conforme o táxon parasitário. O coeficiente de determinação foi inferior a 60%, em todos os modelos ajustados, indicando que outros, fatores além dos analisados, devam estar relacionados ao grau de agregação parasitária. A abundância parasitária mostrou-se associada significativamente às variáveis: sexo, formação de cardumes, habitat e comprimento do hospedeiro, que se comportaram como possíveis fatores de risco. A dominância numérica de parasitos esteve associada significativamente ao comprimento do hospedeiro e aos táxons Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudínea e Crustácea. Os resultados mostraram que os modelos mistos foram mais parcimoniosos em relação aos modelos clássicos, reforçando a importância da escolha de um modelo estatístico mais adequado à natureza dos dados, evitando-se resultados espúrios, principalmente quando não se leva em conta a autocorrelação dos dados..De um modo geral, os resultados deste estudo sinalizam para a necessidade de pesquisas com bancos de dados mais abrangentes e com amostras maiores de espécies de parasitos, nos quais as características do ciclo biológico das espécies de peixes e dos táxons parasitários possam ser mais detalhados nas análises.

Palavras chave: Análise de regressão múltipla, ecologia parasitária, epidemiologia.

ABSTRACT

DO AMARANTE, Cristina Fernandes. **Factors associated with aggregation, abundance, and parasite dominance in fish collected in the state of Rio de Janeiro: An epidemiological approach.** 2016. 52p. Ph.D. thesis in Veterinary Science. Veterinary Institute, Department of Parasitology, Federal Rural University of Rio de Janeiro (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), Seropédica, state of Rio de Janeiro, Brazil, 2016.

This study aimed to assess the factors involved in the determination of ecological events, including parasite aggregation, abundance, and dominance, via multivariate analysis using fish as a biological model. For this purpose, we used a database consisting of 3,746 fish specimens collected on the coast of Rio de Janeiro and from the Guandu river and evaluated their characteristics, habits, and associated parasites. Parasites were grouped into seven higher taxa: Nematoda, Monogenea, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala, Hirudinea, and Crustacea. Aggregation was calculated using the dispersion index; abundance was determined by calculating the total number of parasites; and dominance was calculated using the Berger-Parker index. Data normality was tested using the Shapiro-Wilk test; group comparisons, when necessary, were performed using the Wilcoxon test or the Kruskal-Wallis test. Adjustments were made in the linear regression models for parasite aggregation in each parasite taxon evaluated and in the mixed-effect models to evaluate abundance and dominance using Poisson and Gaussian distributions, respectively. The factors inherent to the hosts, including sex, size, habitats, formation of schools, eating habits, and aquatic environments, were tested as potential explanatory variables of these ecological events. In addition, the parasite development stage and parasite taxa were included as explanatory variables in the analysis of the determinants of aggregation and dominance, respectively. In the mixed-effects model, the ecological events were considered an outcome variable, and fish species were considered a random variable. Regression coefficients were calculated in the study of aggregation, and parasite dominance and prevalence rate were estimated in the study of abundance. Significance was determined using confidence intervals (CI) and the Wald test. All calculations were performed using R software with a confidence interval of 95%. Statistically significant associations between levels of parasite aggregation and explanatory variables (factors inherent to the host and the percentage of larvae) varied according to the parasite taxon. The coefficient of determination was lower than 60% in all of the adjusted models, indicating that factors other than those analyzed may be associated with the level of parasite aggregation. Parasite abundance was significantly associated with sex, formation of schools, habitats, and host length, which were considered risk factors. The numerical dominance of parasites was significantly associated with host length and the taxa Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudinea, and Crustacea. In addition, our results indicate that the mixed-effects model was more parsimonious compared with the classical model, underscoring the importance of choosing a statistical model that takes into consideration the nature of the data to avoid spurious results, especially when autocorrelations data were not considered. In general, our results point to the need for developing studies with more comprehensive databases and larger samples of parasite species, in which data on the life cycles of fish species and parasite taxa can be analyzed more thoroughly.

Keywords: Multiple regression analysis, parasite ecology, epidemiology.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	1
2	CAPÍTULO I	
	FATORES ASSOCIADOS À AGREGAÇÃO PARASITÁRIA EM PEIXES COLETADOS NO ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL	2
2.1	RESUMO	3
2.2	ABSTRACT	4
2.3	INTRODUÇÃO	5
2.4	MATERIAL E MÉTODOS	7
2.4.1	Origem dos dados	10
2.4.2	Variáveis de estudo	10
2.4.3	Análise estatística	10
2.5	RESULTADOS	11
2.6	DISCUSSÃO	19
3	CAPÍTULO II	
	DETERMINANTES DA ABUNDÂNCIA PARASITÁRIA EM PEIXES COLETADOS NO ESTADO DO RIO DE JANEIRO	22
3.1	RESUMO	23
3.2	ABSTRACT	24
3.3	INTRODUÇÃO	25
3.4	MATERIAL E MÉTODOS	26
3.4.1	Origem dos dados	26
3.4.2	Variáveis de estudo	26
3.4.3	Análise estatística	26
3.5	RESULTADOS	27
3.6	DISCUSSÃO	31
4	CAPÍTULO III	
	FATORES ASSOCIADOS À DOMINÂNCIA PARASITÁRIA EM PEIXES	33
4.1	RESUMO	34
4.2	ABSTRACT	35
4.3	INTRODUÇÃO	36
4.4	MATERIAL E MÉTODOS	37
4.4.1	Origem dos dados	37

4.4.2	Variáveis de estudo	37
4.4.3	Análise estatística	37
4.5	RESULTADOS	39
4.6	DISCUSSÃO	44
5	CONCLUSÕES GERAIS	46
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

INTRODUÇÃO GERAL

Os parasitos tendem a não estarem distribuídos de forma homogênea entre os hospedeiros, podendo alguns hospedeiros ter uma grande quantidade de parasitos enquanto outros terem muito pouco. Essa variabilidade na distribuição parasitária é atribuída à aleatoriedade demográfica, que é a probabilidade de morte do parasito ou que uma nova infecção ocorra em um intervalo de tempo. Por outro lado, a variabilidade na distribuição parasitária pode também ocorrer devido à variabilidade ambiental, que por sua vez sofre influência de fatores ambientais que em última instância controlaria o crescimento populacional.

Embora muitos fatores ecológicos sejam relacionados à distribuição parasitária, permanece a dúvida se características e hábitos dos hospedeiros podem contribuir para o padrão de distribuição parasitária. Em sua grande maioria, os eventos ecológicos possuem natureza multifatorial, indicando a necessidade de se determinar quais são as características e o quanto as mesmas podem influenciar esses eventos. A epidemiologia utiliza técnicas estatísticas de regressão multivariada para analisar eventos multifatoriais, uma vez que são capazes de confrontar variáveis simultaneamente, e elucidar a existência de forças atuantes de uma variável sobre a outra.

Portanto, o objetivo deste trabalho foi avaliar e discutir possíveis fatores envolvidos na determinação dos eventos ecológicos: agregação, a abundância e a dominância parasitária por meio de análises multivariadas, utilizando peixes como modelo.

O estudo está dividido em três capítulos: Capítulo I “Fatores associados à agregação parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro, Brasil”, capítulo II “Determinantes da abundância parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro” e capítulo III “Fatores associados à dominância parasitária em peixes”.

2 CAPÍTULO I

FATORES ASSOCIADOS À AGREGAÇÃO PARASITÁRIA EM PEIXES COLETADOS NO ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL¹

¹ Publicado, com pequenas modificações, como pré-requisito para a defesa da tese:

AMARANTE, C. F. DO; TASSINARI, W. DE S; LUQUE J. L.; PEREIRA M. J. S. Factors associated with parasite aggregation levels in fishes from Brazil. Braz. J. Vet. Parasitol, v. 24, n. 2, p. 174-182, 2015

2.1 RESUMO

O objetivo deste estudo foi avaliar se agregação por táxon parasitário pode ser influenciada por características e hábitos inerentes aos hospedeiros e pelo estágio de desenvolvimento do parasito. Foi utilizada uma base de dados composta por 3.746 espécimes de peixes, sendo 54 espécies de peixes marinhos e 19 dulcícolas provenientes de coletas realizadas no período de 1991 a 2009 no litoral do estado do Rio de Janeiro (21°-23°S e 42°-45°W) e no Rio Guandu (22°48'2" S, 43°37'35" W). A identificação dos hospedeiros e seus respectivos parasitos ocorreu no Laboratório de Parasitologia de Peixes do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Os parasitos foram classificados em sete táxons superiores e a proporção de larvas foi calculada. Características e hábitos dos peixes como: sexo, formação de cardume, ambiente aquático, habitat, hábito alimentar, comprimento corporal e estágio de desenvolvimento foram consideradas variáveis explicativas. Os índices de agregação de cada táxon foram considerados como variável desfecho. Para cada táxon parasitário foram ajustados modelos de regressão linear múltipla, totalizando sete modelos. Os cálculos foram realizados no R software for Windows, version 3.2.1, utilizando o nível de significância de 5%. O ajuste final dos modelos demonstrou que o aumento do nível de agregação nos táxons Monogenea e Cestoda esteve associado às fêmeas hospedeiras e no táxon Crustacea a hospedeiros machos. As espécies formadoras de cardumes e dulcícolas influenciaram significativamente o aumento da agregação parasitária na maioria dos táxons. As espécies hospedeiras bentônicas estiveram associadas significativamente a um maior nível de agregação parasitária nos táxons Monogenea, Trematoda e Cestoda, enquanto as espécies bentopelágicas nos táxons Acanthocephala e Crustacea e as espécies pelágicas no táxon Nematoda. Nos táxons Nematoda e Acanthocephala, o aumento da agregação parasitária está associada significativamente às espécies de peixes onívoros, enquanto que nos táxons Trematoda e Cestoda às espécies planctívoras. O estágio de desenvolvimento larval se manteve no modelo final nos táxons, Trematoda, Acanthocephala e Cestoda, contribuindo para o aumento da agregação parasitária. Em todos os táxons o coeficiente de determinação foi inferior a 60%, o que determina que outros fatores, além das variáveis estudadas, devam estar relacionadas ao grau de agregação parasitária. As variáveis assumiram comportamentos diferentes na dependência de cada táxon, sinalizando para a necessidade de pesquisas com bancos de dados mais abrangentes e com amostras maiores de espécies de parasitos nas quais as características do ciclo biológico das espécies de peixes e dos táxons parasitários possam ser mais detalhados nas análises.

Palavras chave: Análise de regressão múltipla, epidemiologia, ecologia.

2.2 ABSTRACT

The aim of this study was to evaluate whether aggregation by parasite taxon may be influenced by characteristics and habits inherent to the hosts and the parasite development stage. A database consisting of 3,746 species of fish, including 54 marine species and 19 freshwater species, collected between 1991 and 2009 on the coast of the state of Rio de Janeiro (21°-23°S and 42°-45°W) and from the Guandu river (22°48'2" S, 43°37'35" W), was utilized. The hosts and their associated parasites were identified in the Fish Parasitology Laboratory of the Animal Parasitology Department of the Federal Rural University of Rio de Janeiro (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro). Parasites were classified into seven higher taxa, and larval frequencies were calculated. Fish characteristics and habits, including sex, formation of schools, aquatic environments, ecological niches, feeding habits, body length, and stage of development, were considered explanatory variables. The aggregation rates of each taxon were considered to be the outcome variable. Multiple linear regression models were adjusted for each parasite taxon, totaling seven models. The calculations were performed using R software, version 3.2.1 for Windows, at a significance level of 5%. The final adjustment of the models indicated that the aggregation levels of the taxa Monogenea and Cestoda increased in female hosts and that the aggregation level in the taxon Crustacea increased in male hosts. School-forming and freshwater species significantly influenced the increases in parasite aggregation in most taxa. Benthic host species were significantly associated with higher levels of aggregation of parasites from taxa Monogenea, Trematoda, and Cestoda; benthopelagic species were significantly associated with higher levels of aggregation of parasites from taxa Acanthocephala and Crustacea; and pelagic species were significantly associated with higher levels of aggregation of parasites from taxon Nematoda. The increased levels of aggregation of parasites from taxa Nematoda and Acanthocephala were significantly associated with omnivorous species of fish, whereas the increased levels of aggregation of parasites from taxa Cestoda Trematoda were significantly associated with planktivorous species. The larval stage of development remained in the final models for taxa Trematoda, Acanthocephala, and Cestoda, which contributed to the increase in parasite aggregation. In all taxa evaluated, the coefficient of determination was lower than 60%, which indicates that factors other than the variables studied may be associated with the level of parasite aggregation. The variables assumed distinct characteristics depending on the taxon evaluated, underscoring the need to develop studies with more comprehensive databases and larger samples of parasite species, in which data on the life cycle of fish species and parasite taxa can be analyzed more thoroughly.

Keywords: Multiple regression analysis, epidemiology, ecology

2.3 INTRODUÇÃO

A distribuição espacial agregada dos parasitos é uma característica comum entre os diversos tipos de hospedeiros e dos parasitos metazoários, sendo considerada como uma lei em ecologia parasitária (CROFTON, 1971; ZUBEN, 1997; POULIN, 2007b). Esse padrão de distribuição poder ser observado e comprovado na prática, nos quais muitos hospedeiros abrigam pouco ou nenhum parasita, enquanto poucos hospedeiros abrigam muitos (POULIN, 2007c; SHAW; DOBSON, 1995).

A agregação parasitária, como reflexo da heterogeneidade do tamanho das infrapopulações parasitárias, tem grande importância na epidemiologia das doenças parasitárias. São dois os padrões de distribuição: a distribuição homogênea associada à mortalidade de parasitos e a densidade e mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasita, e a distribuição agregada associada à heterogeneidade na susceptibilidade do hospedeiro à infecção, à reprodução do parasito no hospedeiro e às diversas habilidades dos hospedeiros em eliminar os parasitos por respostas imunológicas ou outros tipos de mecanismos (ANDERSON; GORDON, 1982).

Características inerentes aos hospedeiros e aos seus hábitos também podem contribuir para a variação do nível de agregação parasitária. Em uma abordagem para elucidar processos de agregação em espécies de parasitos de peixes com potencial para uso como discriminadores de estoques ou populações de hospedeiros, Lester (2012) analisou a agregação por espécie de parasito estabelecendo a relação entre esses valores de agregação e aspectos da biologia parasitária, ex: número de hospedeiros que participam do ciclo biológico.

Por outro lado, Poulin (2013) realizou uma metanálise com dados compilados de diversos artigos publicados, contendo 410 amostras, com o objetivo de explicar possíveis variações da agregação parasitária. No referido estudo, foi utilizado um modelo de efeitos mistos para analisar os diferentes níveis de agregação entre amostras de hospedeiros, no qual a espécie de parasito, a espécie de hospedeiro e o estudo de origem foram incluídos como variáveis de efeito aleatório, considerando assim o efeito dos sistemas ou pesquisadores. As variáveis: táxon do parasito e seus estádios de desenvolvimento (larva/adulto) e comprimento do hospedeiro foram incluídas como efeitos fixos.

A abordagem de Poulin (2013) foi feita no entendimento (a partir de evidências experimentais) de que a variação do comprimento do hospedeiro nas amostras estudadas e as diferenças entre os estádios parasitários (jovens e adultos) e sua relação com a agregação parasitária poderiam ser confirmadas em amostras naturais. Como resultado, Poulin (2013) observou que apenas a variável tamanho da amostra de hospedeiros, que foi incluída no modelo como uma variável de confusão, foi significativa, explicando apenas 8% da variabilidade da agregação. Também foi observado que a espécie parasita, a espécie hospedeira e o estudo de origem, em conjunto explicaram quase dois terços da variabilidade não explicada pelos efeitos fixos. Embora, Poulin (2013), tenha levado em conta às peculiaridades dos sistemas ou pesquisadores, ao utilizar o modelo de efeitos mistos, as características do banco de dados utilizado podem gerar resultados diferentes em relação a estudos desenvolvidos com dados gerados pelo próprio grupo de pesquisa e em uma única localidade.

Considerando que a presença de uma variável pode atuar sobre o efeito de outra variável quando analisadas simultaneamente (MEDRONHO et al., 2009), algumas variáveis explicativas consideradas em estudos descritivos sobre ecologia de parasitos de peixes e que tem potencial para explicar a agregação de parasitos, ainda necessitam ser testadas simultaneamente. O objetivo deste estudo foi avaliar se a agregação parasitária em alguns táxons de parasitos de peixes está associada às características dos hospedeiros, tais como: sexo, comprimento, habitat, formação de cardume, hábito

alimentar, tipo de ambiente aquático e estágio desenvolvimento do parasita. Pretende-se, com esta abordagem acrescentar novas informações relacionadas aos fatores determinantes das variações dos níveis de agregação característicos dos sistemas parasitários.

2.4 MATERIAL E MÉTODOS

2.4.1 Origem dos dados

Os dados analisados no presente estudo pertencem a uma base composta por 73 espécies de peixes (Tabela 1), sendo 54 marinhas e 19 dulcícolas, totalizando 3.983 espécimes. Esta base foi formada por todos os hospedeiros e respectivos parasitos foram coletados no período de 1991 a 2009 no litoral do estado do Rio de Janeiro (21°-23°S e 42°-45°W) e no Rio Guandu (22°48'2" S, 43°37'35" W). Os peixes e seus respectivos parasitos foram identificados no Laboratório de Parasitologia de Peixes do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, usando os mesmos critérios metodológicos ao longo do período de coleta, como anteriormente descrito por Luque et al., (2004). Na referida base os peixes estão classificados quanto à espécie, ao sexo, à formação de cardume, ambiente aquático, habitat, hábito alimentar e comprimento do corpo. Os parasitos foram classificados quanto aos seus táxons e estágio de desenvolvimento. Em 237 espécimes de hospedeiros o sexo não foi identificado, devido à imaturidade das gônadas, sendo excluídas do presente estudo, que procedeu a análise dos dados de 3.746 indivíduos. Neste estudo, devido ao número reduzido de amostras em algumas espécies, os parasitos foram agrupados nos táxons superiores: Nematoda, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Hirudinea e Crustacea. Parasitos pertencentes a dois táxons, Myxozoa e Mollusca foram excluídos do estudo porque apenas duas espécies de hospedeiros encontravam-se parasitados por espécies destes grupos.

Tabela 1. Espécies de peixes que compõe a base de dados analisados

Espécies	Família	Número de hospedeiros	Ambiente aquático	Comprimento corporal médio (cm)
<i>Aluterus monoceros</i>	Monacanthiidae	39	marinho	31,2
<i>Anchoa marini</i>	Engraulidae	95	marinho	9,8
<i>Anchoa tricolor</i>	Engraulidae	103	marinho	11,1
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	Sparidae	29	marinho	31,3
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Characidae	40	dulcícola	9,9
<i>Astyanax paraguayae</i>	Characidae	40	dulcícola	10,4
<i>Astronatus ocellatus</i>	Cichlidae	35	dulcícola	20,4
<i>Balistes capriscus</i>	Balistidae	33	marinho	35
<i>Balistes vetula</i>	Balistidae	18	marinho	47,8
<i>Brervoortia aurea</i>	Clupeidae	42	marinho	29,6
<i>Caranx hippos</i>	Carangidae	60	marinho	43,9
<i>Caranx latus</i>	Carangidae	55	marinho	33,3
<i>Centropomus undecimalis</i>	Centropomidae	30	marinho	35,2
<i>Cephalopholis fulva</i>	Serranidae	30	marinho	20,6
<i>Cichla ocellaris</i>	Cichlidae	26	dulcícola	26,4
<i>Chaetodipterus faber</i>	Ephippidae	110	marinho	27,7
<i>Cynoscion guatucupa</i>	Sciaenidae	73	marinho	32,6
<i>Cyphocharax gilbert</i>	Curimatidae	60	dulcícola	16,3
<i>Dactylopterus volitans</i>	Dactylopteridae	78	marinho	22,9
<i>Diapterus rhombeus</i>	Gerreidae	32	marinho	17,4
<i>Euthynnus alleteratus</i>	Scombridae	17	marinho	43,9
<i>Genidens barbatus</i>	Ariidae	63	marinho	43,8
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Cichlidae	50	dulcícola	15,5
<i>Genypterus brasiliensis</i>	Ophidiidae	21	marinho	42,7
<i>Gymnothorax moringa</i>	Muraenidae	30	marinho	70,4
<i>Gymnotus carapo</i>	Gymnotidae	30	dulcícola	36,5
<i>Haemulon steindachneri</i>	Clupeidae	80	marinho	19,6
<i>Hoplosternum littorale</i>	Callichthyidae	100	dulcícola	19,7
<i>Harengula clupeola</i>	Haemulidae	35	marinho	20
<i>Hypostomus affinis</i>	Loricariidae	31	dulcícola	27,8
<i>Leporinus copelandii</i>	Anostomidae	30	dulcícola	34,8
<i>Leporinus corinostris</i>	Anostomidae	18	dulcícola	36,6
<i>Lophius gastrophysius</i>	Lophiidae	30	marinho	41,9
<i>Loricariichthys castaneus</i>	Loricariidae	32	dulcícola	27,9
<i>Macrodon ancylodon</i>	Sciaenidae	31	marinho	30
<i>Menticirrhus americanus</i>	Sciaenidae	115	marinho	28,4
<i>Merluccius hubsi</i>	Merluccidae	31	marinho	38,5

Tabela 1. Continuação

<i>Micropogonias furnieri</i>	Sciaenidae	100	marinho	33,2
<i>Mugil liza</i>	Mugilidae	34	dulcícola	34,1
<i>Mugil platanus</i>	Mugilidae	150	marinho	54,8
<i>Mullus argentinae</i>	Mullidae	100	marinho	17,8
<i>Mylossoma aureum</i>	Characidae	17	dulcícola	15,7
<i>Oligoplites palometa</i>	Carangidae	84	marinho	38,2
<i>Oligoplites saliens</i>	Carangidae	36	marinho	36,8
<i>Oligoplites saurus</i>	Carangidae	37	marinho	29
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	Characidae	40	dulcícola	16,6
<i>Pagrus pagrus</i>	Sparidae	90	marinho	29,5
<i>Paralichthys isosceles</i>	Paralichthyidae	36	marinho	31,2
<i>Paralonchurus brasiliensis</i>	Sciaenidae	93	marinho	21,1
<i>Parona signata</i>	Carangidae	31	marinho	37,5
<i>Peprilus paru</i>	Stromateidae	81	marinho	23,7
<i>Percophis brasiliensis</i>	Percophidae	60	marinho	43,6
<i>Pimelodus maculatus</i>	Pimelodidae	40	dulcícola	23
<i>Priacanthus arenatus</i>	Priacanthidae	58	marinho	37,7
<i>Pomatomus saltatrix</i>	Pomatomidae	55	marinho	46,6
<i>Prionotus punctatus</i>	Triglidae	80	marinho	29,3
<i>Pseudopercis numida</i>	Pinguipedidae	58	marinho	47,7
<i>Pseudopercis semifasciata</i>	Pinguipedidae	66	marinho	38,7
<i>Rhamdia quelen</i>	Heptapteridae	30	dulcícola	32,7
<i>Sarda sarda</i>	Scombridae	24	marinho	45,4
<i>Sardinella brasiliensis</i>	Clupeidae	35	marinho	18,2
<i>Sciadeichthys luniscutis</i>	Ariidae	69	marinho	35,5
<i>Scomber japonicus</i>	Scombridae	100	marinho	25,8
<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	Scombridae	12	marinho	46,4
<i>Selene setapinnis</i>	Carangidae	53	marinho	29,4
<i>Sphyraena guachancho</i>	Sphyraena guachancho	36	marinho	36,4
<i>Tilapia rendalli</i>	Cichlidae	30	dulcícola	22,1
<i>Trachelyopterus striatulus</i>	Auchenipteridae	60	dulcícola	19,2
<i>Trichiurus lepturus</i>	Trichiuridae	55	marinho	122,8
<i>Tylosurus acus acus</i>	Belonidae	31	marinho	72,5
<i>Uraspis secunda</i>	Carangidae	21	marinho	39,9
<i>Urophycis brasiliensis</i>	Phycidae	26	marinho	28,5
<i>Urophycis mystaceus</i>	Phycidae	46	marinho	26,4

2.4.2 Variáveis de estudo

As variáveis explicativas utilizadas no estudo foram: sexo do hospedeiro (macho ou fêmea), formação de cardume (sim/não), ambiente aquático (marinho ou dulcícola), habitat (bentônico/ bentopelágico/ pelágico) e hábito alimentar (carnívoro/ planctívoro/ onívoro), estágio de desenvolvimento parasitário (larva/adulto) e comprimento do hospedeiro (cm). Os índices de agregação dos táxons superiores foram considerados como variável desfecho.

2.4.3 Análise estatística

Foram calculados os índices de agregação para os táxons e para as fases de desenvolvimento parasitário por meio do índice de dispersão, dividindo-se a variância pela média parasitária (ZUBEN, 1997). O índice de dispersão foi eleito para esta análise porque é o mais aceito e largamente utilizado (WILSON et al., 2002), embora apresente alguma dependência em relação à prevalência parasitária em grandes amostras (POULIN, 2007a).

Foi realizada uma análise univariada que se constituiu em cálculos das médias dos índices de agregação para cada táxon e das médias de agregação para cada categoria das variáveis explicativas, com exceção da variável comprimento do hospedeiro e proporção de larvas.

A normalidade dos dados foi testada por meio do teste de Shapiro-Wilk. Os testes não paramétricos de Wilcoxon, para dados não pareados, e o teste Kruskal-Wallis foram utilizados, respectivamente, para comparação de dois e de mais de dois grupos independentes (KATZ, 2006a), que no caso deste estudo foram formados pelas categorias das variáveis explicativas. O teste de correlação linear de Pearson foi aplicado para avaliar a correlação entre a agregação e a proporção de larvas e o comprimento do corpo do hospedeiro.

Em seguida, foram realizadas análises bivariadas com o intuito de melhor conhecer do comportamento das variáveis.

Na sequência, todas as variáveis foram submetidas ao ajuste de modelo de regressão linear múltipla. Utilizou-se a técnica stepwise como recurso para a seleção das variáveis para a obtenção do modelo mais parcimonioso que melhor explicasse a variação do nível de agregação parasitária (DOHOO et al., 2003; KATZ, 2006b; VENABLES; RIPLEY, 2002), denominado modelo final.

As variáveis, estágio de desenvolvimento e tipo de alimentação, foram incluídas na análise da agregação apenas para os táxons cujos ciclos são indiretos. Para a análise, a variável estágio de desenvolvimento foi transformada em proporção e a proporção de larvas foi utilizada nos modelos.

Devido ao baixo número de observações não foram analisadas as categorias: pelágico (variável habitat) e planctívoro (variável hábito alimentar) do táxon Hirudinea.

Todos os cálculos estatísticos foram realizados no pacote estatístico R para Windows, versão 3.2.1. (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014), utilizando o nível de significância de 5%.

2.5 RESULTADOS

Na tabela 2 verifica-se que as três maiores médias de agregação parasitária foram para os táxons Trematoda, seguido por Nematoda e Cestoda. As fêmeas hospedeiras apresentam agregação superior a dos machos, com exceção dos táxons, Hirudinea e Crustacea. As espécies de hospedeiros que vivem em cardumes também possuem agregação superior àquelas espécies sem esta característica em todos os táxons. Os parasitos dos peixes marinhos possuem maior agregação nos táxons Nematoda, Trematoda, Acanthocephala, Hirudinea e Crustacea. Os parasitos dos peixes bentopelágicos têm agregação superior nos táxons Nematoda, Trematoda, Acantocephala, Cestoda, Hirudinea e Crustacea. Os parasitos das espécies de hospedeiros carnívoros pertencentes aos táxons Trematoda, Cestoda, e Hirudinea possuem agregação superior quando comparadas aos demais táxons.

O nível de agregação parasitária mantém correlação positiva e significativa com o estágio larval nos seguintes táxons: Nematoda [0,08(0,04; 0,11)], Acanthocephala [0,08 (0,04; 0,13)] e Cestoda [0,28 (0,25; 0,32)] e com o estágio adulto nos táxons, Trematoda [0,14(0,11; 0,17)] e Cestoda [0,29(0,25; 0,32)]. O comprimento do hospedeiro apresentou o mesmo tipo de correlação nos táxons: Nematoda [0,18(0,14;0,21)], Trematoda [0,65 (0,63; 0,67)], Acanthocephala [0,23 (0,19; 0,27)], Cestoda [0,68(0,66; 0,70)], Crustacea [0,27 (0,23; 0,30)].

Na análise bivariada (Tabela 3) observam-se os resultados dos testes de associação que posteriormente foram complementados com a análise multivariada. Nas tabelas 4 e 5 são mostrados os resultados dos modelos iniciais e finais.

Tabela 2. Distribuição das médias do grau de agregação parasitária em peixes do Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis	Categorias	Total de médias por táxon, e médias e seus respectivos intervalos de confiança (95%) de acordo com o táxon das categorias das variáveis explanatórias.						
		Nematoda (29.10)	Monogenea (19.11)	Trematoda (63.84)	Acanthocephala (6.01)	Cestoda (23.06)	Hirudinea (2.20)	Crustacea (16.16)
Sexo	Macho	27.44* [24.11; 30.77]	16.10 [14.75; 17.45]	40.18 [35.77 ; 44.59]	5.52* [5.10; 5.94]	13.96* [12.27; 15.63]	4.79 [4.03; 4.85]	16.41 [15.01; 17.79]
	Fêmea	30.12* [26.87; 33.35]	19.98 [18.24; 21.74]	71.72 [60.55; 82.89]	6.73* [6.29; 7.17]	29.50* [25.54; 33.44]	3.86 [3.30; 4.06]	16.11 [14.71; 17.49]
Formação de cardume	Sim	33.39 * [30.46;36.32]	18.51 * [17.21; 19.83]	66.43* [59.94; 74.92]	6.65* [6.28; 7.02]	23.07 * [20.36 25.76]	5.88 * [5.00; 5.74]	17.49 * [16.32; 18.64]
	Não	15.14* [11.67;13.81]	15.99* [14.33; 16.67]	13.39* [12.23; 14.53]	4.11 * [3.94; 4.26]	18.25 * [16.16; 20.34]	1.41 * [1.36; 1.44]	12.01 * [10.29; 13.71]
Ambiente aquático	Marinho	33.55 * [30.73; 36.35]	16.58 * [15.35; 17.83]*	64.32* [56.97; 71.69]*	6.43 [6.08; 6.78]	21.68 [19.21; 24.13]	4.94 [4.13; 4.87]	16.67* [15.55; 17.79]
	Dulcícola	10.51 * [7.71; 13.29]	27.01 * [24.72; 29.32]	18.24 * [15.88; 20.56]	3.42 [3.26; 3.58]	30.84 [27.54; 34.14]	3.18 [2.89; 3.43]	11.98 * [10.20; 13.76]

Tabela 2. Continuação

Habitat	Bentônico	17.58 [15.80; 19.32]	26.55 ** [24.05; 29.09]	11.52 ** [11.05; 11.99]	2.45** [2.32; 2.58]	8.46** [7.55; 9.35]*	3.22** [3.02; 3.42]	12.52** [11.00; 14.03]
	Bento-pelágico	38.01 [33.24; 42.76]	15.45 ** [14.12; 16.78]	92.25 ** [78.54; 105.94]	11.80 ** [11.14; 12.44]	41.92 ** [37.00; 46.82]	5.52** [4.91; 6.11]	24.48** [22.69; 26.27]
	Pelágico	29.28 [25.31; 33.25]	10.52** [9.81; 11.21]	68.49 ** [63.72; 73.28]	3.75** [3.47; 4.00]	7.26** [6.57; 7.93]	†	6.68** [5.99; 7.37]
	Carnívoro	28.86** [26.41; 31.29]*	7.51** [7.05; 7.97]*	133.90* [110.51; 157.29*]	4.73** [4.42; 5.00]*	50.20** [42.82; 57.58]*	12.20** [10.97; 13.45]*	12.30** [10.79; 13.79]*
Hábito alimentar	Planctívoro	1.93** [1.88; 1.98]	1.95** [1.80; 2.0]	65.17 ** [55.90; 74.44]	1.01** [1.00; 1.02]	1.50** [1.48; 1.48]	†	14.92** [13.33; 16.55]
	Onívoro	31.57** [28.26; 34.84]	22.74** [21.22; 24.28]	26.49** [24.87; 28.11]	7.10** [6.68; 7.52]	8.60** [7.97; 9.19]	2.65** [2.55; 2.71]	17.93 ** [16.60; 19.24]

* Teste de significância Wilcoxon, ** Teste de significância Kruskal-Wallis, (†) Categoria excluída

Tabela 3. Análise bivariada da agregação parasitária em peixes do Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis	Coeficiente de regressão e seus respectivos intervalos de confiança (95%) de acordo com o táxon						
	Nematoda	Monogenea	Trematoda	Acanthocephala	Cestoda	Hirudinea	Crustacea
Sexo (Ref. Macho)	2.67 [-2.26; 7.61]	3.88* [1.40; 6.37]	31.54* [19.40; 43.68]	1.22* [0.40; 2.04]	15.54* [10.32; 20.76]	-0.93 [-1.91; 0.04]	-0.30 [-2.54; 1.94]
Formação de cardume (Ref. sim)	-20.64* [-26.52; -14.75]	-2.52 [-5.72; 0.68]	-54.04* [-68.76; -39.31]	-2.53* [-3.57; -1.50]	-4.82 [-11.18; 1.54]	-4.47* [-5.46; -3.47]	-5.48* [-8.15; -2.80]
Ambiente aquático (Ref. Marinho)	23.05* [-29.09; -17.00]	10.42* [6.86; 14.00]	-46.09* [-61.72; -30.45]	-3.01* [-4.44; -1.59]	9.15 [-4.69; 23.00]	-1.77* [-2.79; -0.75]	-4.69* [-8.62; -0.77]
Habitat (Ref. Bentônico)							
Bentopelágico	20.43* [14.93; 25.93]	-11.10* [-13.89; -8.32]	80.73* [67.32; 94.13]	9.35* [8.52; 10.17]	33.46* [27.67; 39.25]	2.29* [1.33; 3.26]	11.96* [9.49; 14.43]
Pelágico	11.70* [4.77; 18.63]	-16.03* [-19.57; -12.49]	56.96* [40.43; 73.49]	1.30* [0.32; 2.28]	-1.20 [-8.14; 5.74]	†	-5.84* [-8.78; -2.91]
Hábito alimentar (Ref. carnívoro)							
Planctívoro	-26.93* [-37.39; -16.47]	#	-68.77* [-93.46; -44.08]	-3.72* [-5.68; -1.76]	-48.70* [-61.99; -35.41]	†	#
Onívoro	2.71 [-3.00; 8.42]	#	-107.45* [-121.35; -93.55]	2.37* [1.44; 3.29]	-41.60* [-47.00; -36.20]	#	#
Comprimento (cm)	0.70* [0.56; 0.83]	-0.05 [-0.12; 0.01]	6.83* [6.57; 7.09]	0.11* [0.09; 0.13]	2.46* [2.35; 2.56]	0.17* [0.12; 0.21]	0.44* [0.38; 0.50]

Tabela 3. Continuação

Estádio larval	13.25* [7.54; 18.96]	#	-0.22 [-22.47; 22.02]	2.44* [1.16; 3.71]	44.91* [39.04; 50.78]	#	48.78* [42.19; 55.38]
-----------------------	-------------------------	---	--------------------------	-----------------------	--------------------------	---	--------------------------

(*) p-valor < 5%, (†) Categoria não analisada, (#), Variável não analisada.

Tabela 4. Modelo inicial da análise de regressão linear multivariada da agregação parasitária em peixes do Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis	Coeficiente de regressão e seus respectivos intervalos de confiança (95%) de acordo com o táxon							
	Categorias	Nematoda	Monogenea	Trematoda	Acanthocephala	Cestoda	Hirudinea	Crustacea
Sexo (Ref. Macho)		-1.43 [-6.29; 3.44]	3.83 [1.38; 6.28]	4.00 [-4.54; 12.54]	0.37 [-0.33; 1.08]	4.93 [1.33; 8.53]	-0.22 [-1.14; 0.71]	-2.69 [-4.76; -0.63]
Formação de cardume (Ref. sim)		-13.82 [-20.33; 7.31]	-8.83 [-12.44; -5.21]	-93.42 [-104.96; -81.88]	1.61 [0.65; 2.58]	-34.88 [-39.81; -29.95]	-6.75 [-7.82; -5.67]	-14.16 [-16.99; -11.33]
Ambiente aquático Ref. marinha)		-16.84 [-23.66; -10.03]	11.87 [8.00; 15.75]	72.36 [60.48; 84.24]	-8.27 [-9.61; -6.92]	30.21 [20.70; 39.71]	1.61 [0.50; 2.72]	-2.40 [-6.21; 1.40]
Habitat (Ref. bentônico)	Bento-Pelágico	13.16 [7.23; 19.09]	-13.36 [-16.55; -10.18]	-16.99 [-27.26; -6.72]	11.56 [10.64; 12.48]	-0.39 [-4.76; 3.98]	-0.68 [-1.70; 0.33]	3.19 [0.57; 5.82]
	Pelágico	32.57 [22.57; 42.57]	-3.33 [-8.80; 2.14]	-21.88 [-39.46; -4.29]	6.52 [5.12; 7.92]	-41.66 [-48.33; -34.99]	†	-10.02 [-12.94; -7.11]
Hábito alimentar (Ref. carnívoro)	Planctívoro	-20.73 [-32.82; -8.64]	#	168.97 [147.62; 190.31]	-1.36 [-3.19; 0.46]	44.93 [34.70; 55.15]	†	#
	Onívoro	27.57 [19.84; 35.30]	#	-4.28 [-18.28; 9.72]	5.99 [4.85; 7.13]	-31.60 [-37.04; -26.15]	#	#
Comprimento (cm)		0.69 [0.52; 0.86]	0.15 [0.07; 0.23]	8.39 [8.09; 8.69]	0.03 [0.01; 0.06]	2.23 [2.11; 2.34]	0.30 [0.24; 0.35]	0.34 [0.28; 0.40]
Estágio larval		7.19 [1.07; 13.31]	#	49.29 [33.21; 65.38]	2.58 [1.46; 3.70]	25.14 [20.74; 29.54]	#	#
R ² ajustado		8%	7%	53%	32%	56%	14%	17%

(†) Categoria não analisada, (#) variável não analisada.

Tabela 5. Modelo final da regressão linear multivariada da agregação parasitária em peixes do estado do Rio de Janeiro

Variáveis	Categorias	Coeficiente de regressão e seus respectivos intervalos de confiança (95%) de acordo com o táxon						
		Nematoda	Monogenea	Trematoda	Acanthocephala	Cestoda	Hirudinea	Crustacea
Sexo (Ref. Macho)		-	4.00 [1.53; 6.47]	-	-	4.93 [1.33; 8.53]	-	-2.64 [-4.70; -0.57]
Formação de cardume (Ref. sim)		-13.74 [-20.24; -7.23]	-12.76 [-16.21; -9.32]	-93.13 [-104.65; -81.60]	1.77 [0.77; 2.76]	-34.88 [-39.81; -29.95]	-6.57 [-7.60; -5.55]	-14.49 [-17.28; -11.69]
Ambiente aquático (Ref. marinho)		-19.17 [-23.63; -12.71]	14.60 [10.76; 18.43]	71.98 [60.14; 83.83]	-8.17 [-9.52; -6.82]	30.21 [20.70; 39.71]	1.68 [0.58; 2.77]	-
Habitat (Ref. bentônico)	Bentopelágico	12.03 [6.19; 17.86]	-16.50 [-19.59; -13.41]	-17.15 [-27.41; -6.89]	11.40 [10.48; 12.32]	-0.39 [-4.76; 3.98]	-	2.78 [0.24; 5.32]
	Pelágico	30.82 [20.95; 40.68]	-18.29 [-21.97; -14.60]	-22.18 [-39.75; -4.61]	7.09 [5.69; 8.49]	-41.66 [-48.33; -34.99]	†	-9.96 [-12.88; -7.05]
Hábito alimentar (Ref. carnívoro)	Planctívoros	-21.52 [-33.60; -9.45]	#	169.32 [147.99; 190.65]	-1.67 [-3.50; 0.16]	44.93 [34.70; 55.15]	†	#
	Onívoro	27.80 [20.09; 35.51]	#	-3.92 [-17.90; 10.06]	6.31 [5.17; 7.44]	-31.60 [-37.04 -26.15]	#	#
Comprimento (cm)		0.70 [0.54; 0.87]	0.09 [0.01; 0.16]	8.41 [8.11; 8.71]	0.05 [0.03; 0.07]	2.23 [2.11; 2.34]	0.28 [0.23; 0.33]	0.35 [0.29; 0.41]
Estágio larval		-	#	49.54 [33.47; 65.62]	1.36 [-2.69; -0.04]	25.14 [20.74; 29.54]	#	#
R² ajustado		8%	6%	53%	31%	56%	14%	17%

(*)Significativo ao nível de $\alpha = 5\%$, (†) Categoria não analisada, (-) Variável excluída, (#) variável não analisada.

O ajuste dos modelos de regressão linear múltiplo (tabela 5), o aumento do nível de agregação nos táxons (Monogenea e Cestoda) está associado às fêmeas hospedeiras, e no táxon Crustácea a hospedeiros machos. Nos demais táxons, a variável sexo não faz parte do modelo final de regressão, tendo sido excluído devido à falta de significância estatística. As espécies de hospedeiros que vivem em cardumes e que são dulcícolas influenciam significativamente o aumento da agregação parasitária na maioria dos táxons. Nas espécies hospedeiras bentônicas a agregação parasitária foi maior nos táxons Monogenea, Trematoda e Cestoda, nas espécies bentopelágicas nos táxons Acanthocephala e Crustácea e nas espécies pelágicas, no táxon Nematoda. Nos táxons Nematoda e Acanthocephala o aumento da agregação parasitária está associada significativamente às espécies de peixes onívoras, enquanto que nos táxons Trematoda e Cestoda às espécies planctívoras. O estágio de desenvolvimento larval se manteve no modelo final nos táxons, Trematoda, Acanthocephala e Cestoda, contribuindo para o aumento da agregação parasitária, ressaltando que o cálculo somente foi realizado para as espécies que desenvolvem um ciclo indireto.

2.6 DISCUSSÃO

A abordagem dos estudos sobre os níveis de agregação parasitária deve ser feita de forma comparativa com o intuito de se obter resultados que permitam uma melhor explicação dos fatores que determinam esta característica das populações parasitárias. Os peixes são considerados um bom modelo para estudos sobre a distribuição agregada dos parasitos e outros tipos de aspectos ecológicos, porque são de fácil obtenção e consequentemente possibilitam amostras suficientes para a avaliação estatística (LUQUE et al., 2013).

Alguns trabalhos sobre estrutura das comunidades parasitárias de peixes no Brasil fornecem resultados sobre agregação parasitária (ISAAC et al., 2000; LUQUE et al. 1996, 2008; LUQUE; ALVES, 2001), mas não testam sua associação com qualquer característica biológica dos hospedeiros o que diminui drasticamente a possibilidade de extrair padrões que ajudem a explicar a variabilidade da agregação. Além disto, estas informações fazem parte de trabalhos de descrição de comunidades parasitárias sem finalidade comparativa.

No presente estudo, alguns problemas detectados em análises anteriores foram minimizados. Esses problemas foram atribuídos ao fato da maioria dos bancos de dados utilizados nestas análises terem sido compilados a partir de diversas fontes (LUQUE et al., 2004). As diferenças nos métodos utilizados para detectar e identificar parasitos entre diferentes fontes podem gerar variações de leitura dos resultados. Além disso, as diferentes espécies hospedeiras incluídas no mesmo conjunto de dados muitas vezes provêm de diferentes áreas geográficas e sabe-se que a disponibilidade de diferentes espécies de parasitos tem uma forte influência regional variação entre regiões, o que acrescenta outro elemento de oscilação para tais conjuntos de dados. Consequentemente um elemento que adiciona consistência aos resultados do presente estudo é o fato do conjunto de dados utilizados serem proveniente de uma mesma localidade geográfica, e de que todos hospedeiros e parasitos foram examinados e identificados a partir de um padrão de um único grupo de pesquisa. Adicionalmente, este estudo testou a significância de variáveis bióticas, que até o momento não haviam sido testadas, como fatores determinantes dos níveis de agregação parasitária.

Os resultados da análise bivariada e a multivariada se complementam e demonstram a força atuante de uma variável sobre a outra quando confrontadas no mesmo momento, algumas vezes alterando o status de significância. Além disso, corrobora a importância de análises de regressão para a avaliação de verdadeiras associações porque minimizam a ação das variáveis de confundimento e consequentemente evitam conclusões equivocadas (MEDRONHO et al., 2009). Fica evidente a natureza multifatorial das variações na dinâmica populacional dos parasitos expressas na característica da agregação parasitária.

A influência da capacidade de formar cardumes sobre o nível de agregação parasitária é apresentada como um fator determinante na diversidade parasitária, mas com diversos resultados que permitem questionamentos (MORAND et al., 2000). Poder-se-ia esperar que a formação de cardumes permitisse um maior acesso dos grupos parasitários aos seus hospedeiros porque aumentam o tamanho do recurso a ser explorado em uma perspectiva macroecológica, influenciando a abundância de alguns parasitos, a susceptibilidade dos hospedeiros às infecções e consequentemente nos valores de agregação parasitária, fato observado no presente estudo com exceção para parasitos do táxon Acanthocephala.

Os hábitos alimentares dos hospedeiros também podem estar associados ao nível de agregação dos parasitos, especificamente dos endoparasitos que são transmitidos em nível trófico de uma forma geral. Seria esperado que os peixes onívoros, em função da amplitude do seu espectro trófico, diversificado e menos especializado que nos peixes

com hábitos alimentares mais restritos (carnívoros e planctívoros), teriam acesso a um maior número e quantidade mais diversificada de parasitos influenciando também nos seus níveis de agregação em função de sua dieta. Entretanto, não foi isso que foi detectado no presente estudo, que não demonstrou nenhum padrão de comportamento, possivelmente determinado por diferenças biológicas no conjunto de hospedeiros estudados na nossa amostra. Isto também pode ser aplicado às diferenças encontradas nos valores de agregação que podem estar relacionadas às diferenças de comportamento alimentar entre os peixes de diferentes habitats, os bentônicos com dieta mais generalista e os pelágicos com dieta mais especializada, concordando com nossos resultados no qual os peixes bentônicos apresentaram maior nível de agregação na maioria dos táxons.

O comprimento do hospedeiro, entendido como uma medida indireta do grau de susceptibilidade às infecções parasitárias pode atuar como um fator determinante das variações do grau de agregação parasitária (POULIN, 2013). Entretanto, ao analisar as variações de comprimento dentro das amostras estudadas, este autor não observou efeitos significativos sobre a variabilidade da agregação parasitária, quer seja em toda a amostra ou dentro de um grupo particular de parasitos. Diferentemente, no presente a variável comprimento do hospedeiro é avaliada como um dos fatores determinantes da agregação parasitária, não ao interior de cada amostra e sim entre os comprimentos das diversas amostras analisadas, e neste caso os resultados foram significativos. Esta variável em princípio explica em grande parte a distribuição, a abundância e a riqueza parasitária em um determinado hospedeiro (LUQUE et al., 2004). A associação entre o nível de agregação e o comprimento do corpo era esperada, pois além de considerar os hospedeiros com maior comprimento como tendo a capacidade de hospedar um maior número de parasitos, o tamanho corporal é também uma boa medida do total de nutrientes ou energia disponível em um hospedeiro para a subsistência de uma espécie de parasito (LUQUE et al., 2004). Consequentemente os valores de abundância parasitária podem ser maiores nos hospedeiros de maior comprimento total, aumentando desta forma a possibilidade de ocorrer um maior grau de agregação.

Uma situação semelhante pode ocorrer em relação às diferenças dos níveis de agregação entre os diferentes estádios parasitários (larvas e adultos). No entanto, Poulin (2013) não observou efeito significativo do estágio de desenvolvimento sobre os níveis de agregação, em discordância com os resultados de Lester (2012). O autor atribuiu as discrepâncias a diferenças no tamanho da amostra e no número espécies, que foi maior em seu estudo, além de uma mais rigorosa aferição dos efeitos espécies-específicas. No presente estudo, a agregação aumenta significativamente com o aumento da proporção de larvas, indicando ser o estágio de desenvolvimento um fator determinante da agregação. A maior especificidade pelo hospedeiro e a capacidade de resposta imunológica, talvez possam explicar a maior agregação no estágio larval, resultado este já esperado.

No presente estudo, os possíveis fatores envolvidos na agregação foram avaliados para cada táxon superior, enquanto que Poulin (2013) testou o estágio de desenvolvimento e táxon como possíveis variáveis determinantes da agregação. Além disso, as características dos bancos dos dados utilizados são bem diferentes. Assim, questões metodológicas podem explicar em parte a diversidade de resultados observados. Ademais, parte dessa diversidade de resultados também pode ser em função das características biológicas próprias de cada espécie de parasito, ou seja, a agregação em função do estágio de desenvolvimento pode ser influenciada pelas características particulares dos diversos ciclos biológicos. Portanto, uma análise comparativa por espécie de parasito, além da análise feita por táxons superiores, seria necessária para elucidar essa situação.

Em relação ao sexo do hospedeiro e sua possível associação com o nível de agregação parasitária, os resultados são heterogêneos e não há padrões claramente

definidos, o que poderia ser atribuído a diferenças de alguns aspectos biológicos e comportamentais entre hospedeiros machos e fêmeas. Como não há estudos sobre biologia e dinâmica populacional da maioria de hospedeiros, é difícil estabelecer se essas diferenças podem ser verdadeiros padrões na distribuição de parasitos ou apenas resultados estocásticos como é discutido em alguns trabalhos sobre ecologia das comunidades parasitárias de peixes marinhos (LUQUE et al., 1996, LUQUE; ALVES, 2001).

À exceção do comprimento do corpo e do estágio de desenvolvimento, as variáveis testadas assumem importância diferenciada na dependência do táxon. Finalmente, numa escala maior, outros fatores podem influenciar na agregação dos parasitos de peixes na região, dado que os coeficientes de determinação para todos os táxons e estádios foram menores que 60%. Alterações macroecológicas podem influenciar na abundância parasitária (LUQUE; POULIN, 2008) e segundo Braga (2001) a zona costeira do Rio de Janeiro é fortemente influenciada por sistemas de afloramento e pela convergência subtropical nesta região, que originam uma importante área, de alimentação e reprodução de organismos marinhos (ODEBRECHT; CASTELLO, 2001). Essa zona de transição oceanográfica pode representar limite norte de espécies características de regiões mais frias ou ainda o limite sul para espécies mais tropicais, além de receber aves migratórias e de mamíferos aquáticos dos dois hemisférios que podem atuar como hospedeiros definitivos de várias espécies de parasitos de peixes marinhos. As diferenças encontradas entre os níveis de agregação de parasitos de peixes dulcícolas e de peixes marinhos também reforçam a possibilidade de influências macroecológicas sobre a agregação, tais como as diferenças entre ecossistemas que por sua vez englobam a turbidez da água, correnteza, luminosidade, profundidade, temperatura e questões espaciais, por exemplo. Embora Marcogliese e Cone (1997) e Luque e Poulin (2008) não tenham detectado diferenças entre a diversidade parasitária de peixes marinhos e dulcícolas, a possibilidade de que diferentes condições ambientais possam influenciar sobre os níveis de agregação não está descartada.

Ainda que a agregação parasitária seja considerada uma propriedade intrínseca dos processos parasitários, os resultados deste trabalho sinalizam para a necessidade de se ampliar o estudo com bancos de dados mais abrangentes, com a finalidade de analisar a ação conjunta de fatores com potencial influência significativa sobre os níveis de agregação e desta forma elucidar o papel destes fatores na transmissão de doenças parasitárias.

3 CÁPITULO II

DETERMINANTES DA ABUNDÂNCIA PARASITÁRIA EM PEIXES COLETADOS NO ESTADO DO RIO DE JANEIRO.

3.1 RESUMO

A variabilidade na abundância parasitária tem embasamento na perspectiva ecológica, entretanto do ponto de vista epidemiológico permanece a lacuna se fatores inerentes aos hospedeiros também podem contribuir para o evento. O objetivo principal deste estudo foi verificar e mensurar, por meio de modelos de regressão, a relação entre a distribuição da abundância parasitária em peixes e um conjunto de fatores bióticos inerentes aos hospedeiros. Um banco de dados constituído por 3.746 espécimes pertencentes a 73 espécies de peixes, 54 marinhos e 19 dulcícolas, oriundos do litoral e do Rio Guandu, ambos localizados no Estado Rio de Janeiro, foi utilizado. Os fatores bióticos sexo, ambiente aquático, hábito alimentar, hábitat, hábito de formar cardume e comprimento corporal foram considerados como variáveis explicativas e a abundância parasitária como variável desfecho. O intervalo de correlação intraclasse (ICC) foi calculado e modelos de Regressão de Poisson clássico e misto foram ajustados. No modelo misto as diferentes espécies de peixes foram consideradas como efeito aleatório. As razões de prevalência (RP) e seus respectivos intervalos, com 95% de confiança, foram estimados. O resultado do ICC demonstrou que as diferentes espécies de peixes são responsáveis por 56% da variabilidade da abundância parasitária, indicando a adequação do uso do modelo misto. A abundância parasitária foi significativamente maior em hospedeiros fêmeas [RP= 1,10 (1,01; 1,18)], não formadoras de cardumes [RP= 1,64 (1,03; 2,62)], de habitats bentopelágico [RP=1,79 (1,09; 2,78)] e pelágico [RP= 2,39 (1,61;3,54)] e com maior comprimento do corporal [RP= 1,02 (1,01; 1,02)]. De um modo geral, estes resultados sugerem que a abundância de infecção é um atributo da espécie de parasitos que pode ser variável. Apesar dos resultados apresentarem plausibilidade biológica, ainda podem haver lacunas importantes a serem exploradas para o melhor entendimento das variações da abundância parasitária que por sua vez tem grande relevância nos estudos epidemiológicos. Reforça-se a importância da escolha de um modelo estatístico mais adequado à natureza dos dados, evitando-se resultados espúrios, principalmente quando não se leva em conta a autocorrelação entre os dados.

Palavras chave: modelo de efeitos mistos, regressão de Poisson, epidemiologia.

3.3 ABSTRACT

The variability in parasite abundance has an ecological basis; however, from an epidemiological point of view, the contribution of factors inherent to the host to the variability in parasite abundance remains an open question. The main objective of this study was to evaluate and measure, using regression models, the relation between the distribution of parasite abundance in fishes and a set of biotic factors inherent to the hosts. A database consisting of 3,746 specimens of 73 fish species, 54 marinho and 19 dulcícola, from the coast of the State of Rio de Janeiro and the Guandu River, Brazil, was used in the analyses. The biotic factors sex, aquatic environment, feeding habit, habitat, schooling habit and body length were considered explanatory variables, and parasite abundance the outcome variable. The intraclass correlation coefficient (ICC) was calculated, and classical and mixed Poisson regression models were constructed. The different fish species were considered the random effect in the mixed model. Prevalence ratios (PR) and their respective 95% confidence intervals were estimated. The ICC result demonstrated that the different fish species accounted for 56% of the variability in parasite abundance, indicating the appropriateness of the mixed model. The parasite abundance was significantly higher in female hosts [PR = 1.10 (1.01; 1.18)], nonschooling species [PR = 1.64 (1.03; 2.62)], species from benthopelagic [PR = 1.79 (1.09; 2.78)] and pelagic [PR = 2.39 (1.61; 3.54)] habitats, and fishes with greater body length [PR = 1.02 (1.01; 1.02)]. Overall, these results suggest that the variability in the abundance of infection is an attribute of the parasite species. Although the results are biologically plausible, important gaps may still exist and should be explored to better understand the variations in parasite abundance, which has great relevance in epidemiological studies. We reinforce the importance of choosing the statistical model most appropriate for the nature of the data to avoid spurious results, especially when the autocorrelation in the data is not taken into account.

Keywords: mixed effects model, Poisson regression, epidemiology.

3.3 INTRODUÇÃO

A abundância parasitária é definida como o número de indivíduos de um determinado parasita em um único hospedeiro que pode variar de zero ao infinito (BUSH et al., 1997). A importância de detectar padrões que expliquem alguns aspectos da relação hospedeiro-parasita incluindo variáveis ambientais tem sido reconhecida e continua sendo um problema fundamental em parasitologia, principalmente visando explicar a distribuição da abundância parasitária considerando a sua importância epidemiológica (VIGNON; SASAI, 2010).

Na maioria das vezes, grande parte dos hospedeiros alberga poucos parasitas, contrapondo-se uma minoria que alberga uma vasta quantidade, evidenciando desta forma a agregação das suas abundâncias (AMARANTE et al., 2015; POULIN, 1993). Em uma perspectiva ecológica, a variabilidade na abundância parasitária pode ser explicada pela probabilidade de morte de um parasita ou pelo surgimento de uma nova infecção em um determinado intervalo de tempo, denominando-se aleatoriedade demográfica. Outro fator seria a aleatoriedade ambiental, que implica nos processos de nascimento, morte, taxas de migração e emigração que determinam o crescimento populacional e que dependem de fatores ambientais (ANDERSON; GORDON, 1982).

Uma questão a ser respondida é se outros fatores relacionados às características biológicas e hábitos dos hospedeiros também podem influenciar a abundância parasitária. Alguns estudos sobre parasitos de peixes no Brasil incluíram testes de correlação entre a abundância parasitária e o comprimento e sexo dos hospedeiros (LUQUE et al. 1996, 2008; KNOFF et al., 1997). Estes estudos foram realizados usando uma ou duas espécies de hospedeiros e apresentam resultados pouco elucidativos ou inconsistentes.

Tais tipos de estudo ainda tem sido um grande desafio para os pesquisadores da área, portanto acredita-se que o uso de técnicas de modelagem estatística seja uma das ferramentas disponíveis que visa tentar explicar da melhor forma os fatores envolvidos de uma determinada variável resposta. Entretanto, a utilização de um modelo adequado de acordo com a distribuição de dados é de suma importância para a validade da análise (KATZ, 2006b). Em parasitologia alguns problemas que dificultam a análise dos dados, como a distribuição agregada por exemplo, pode ser superada com a utilização de modelos mistos (PATERSON; LELLO, 2003). Estes modelos, além de levar em conta análises entre grupos de indivíduos bastante heterogêneos, lidam de forma não tendenciosa com alguns vieses de agregação, mais conhecidos como falácia ecológica (MEDRONHO et al., 2009). A suposição errônea de que os atributos se distribuem de forma homogênea em todos os indivíduos podem ser minimizadas através da escolha do uso de níveis de hierarquia compostos por grupos, de forma a produzir a homogeneidade interna desejada (GREENLAND; ROBINS, 1994; MORGENSTERN, 1998). Assim, Vignon e Sasal (2010) utilizaram técnicas de modelagem baseadas em regressão em árvores (CART – “Classification and Regression Trees”) (BREIMAN et al., 1984; LOH; VANICHSETACUL, 1988), em busca de respostas para a variabilidade da abundância parasitária. Tal metodologia apresentou um resultado satisfatório na pesquisa dos autores, porém não leva em conta níveis diferenciados de agregação entre as espécies. Diante desta problemática, o presente estudo tem como objetivo principal verificar e mensurar a relação entre distribuição da abundância parasitária e um conjunto de fatores bióticos inerentes aos hospedeiros, em uma amostra de peixes marinhos e dulcícolas, por meio da utilização e proposição de modelos de regressão de Poisson clássico e misto.

3.4 MATERIAL E MÉTODOS

3.4.1 Origem dos dados

Neste estudo foi utilizado o banco de dados elaborado por Amarante et al. (2015), que é composto por 3.746 espécimes de peixes, pertencentes a 73 espécies, 54 marinhas e 19 dulcícolas, coletados no período de 1991 a 2009 no litoral do estado do Rio de Janeiro (21°-23°S e 42°-45°W) e no Rio Guandu (22°48'2" S, 43°37'35" W).

Resumidamente, no referido banco os hospedeiros e seus parasitos foram examinados e identificados no Laboratório de Parasitologia de peixes do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro situado na BR-465, Km 7, Seropédica, RJ. Para fins de análise Amarante et al. (2015) agruparam os parasitos encontrados nos hospedeiros nos táxons superiores: Nematoda, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Hirudinea e Crustacea.

3.4.2 Variáveis de estudo

As variáveis explicativas utilizadas no estudo foram: sexo do hospedeiro (macho ou fêmea), formação de cardume (sim/não), ambiente aquático (marinho ou dulcícola), habitat (bentônico/ bentopelágico/ pelágico) e hábito alimentar (carnívoro/ planctívoro/ onívoro) e comprimento do hospedeiro (cm). A abundância parasitária foi considerada como variável desfecho.

3.4.3 Análise estatística

A abundância foi computada para cada hospedeiro por táxon parasitário e independentemente do táxon (BUSH et al., 1997).

Para observar o comportamento da abundância parasitária nos diferentes táxons parasitários foi realizada uma análise exploratória de dados univariada com obtenção de médias, medianas, variância, desvio padrão, coeficiente de variação. Adicionalmente, para melhor visualização da distribuição da abundância parasitária, nos diferentes táxons, foi elaborado um boxplot, em escala logarítmica somado a uma unidade. O teste de Notch foi utilizado para a observação da significância estatística (MURREL, 2005). O teste de Kruskal-wallis foi utilizado para comparação dos níveis de abundância parasitária entre os grupos (KATZ, 2006a), que neste estudo foram constituídos pelas espécies de peixes.

O coeficiente de correlação intraclasse (ICC – “Coeficiente de correlação intra classe”) foi calculado para avaliar se as diferentes espécies de peixes, contribuem de maneira significativa na variabilidade da distribuição da abundância parasitária (DOHOO et al., 2003).

Para um melhor conhecimento do comportamento das variáveis estudadas foi realizada uma análise bivariada e posteriormente ajustados modelos de regressão de Poisson. Foram ajustados um modelo clássico e um modelo misto. Para o ajuste dos modelos mistos, as espécies de peixes foram consideradas efeito aleatório. A partir dos coeficientes de regressão, estimados pelos modelos, foram calculadas as razões de prevalência (RP) e seus respectivos intervalos com 95% de confiança (IC). Como estratégia de modelagem, todas as variáveis foram incluídas nos modelos, denominado modelo cheio, e a cada passo as variáveis não significativas foram sendo retiradas, até a obtenção do modelo que melhor explicasse a variação da abundância parasitária. O ajuste de modelos foi avaliado usando o AIC.

Todos os procedimentos estatísticos foram realizados no pacote R, versão 3.2.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015), utilizando os pacotes Mass, versão 7.3-39 (VENABLES; RIPLEY, 2002) e Nlme, versão 1.1-7 (BATES; PINHEIRO, 2014).

3.5 RESULTADOS

Na tabela 1 observa-se que os táxons parasitários com as maiores médias de abundância foram o Trematoda, seguidos por Nematoda e Cestoda e que a maior variância ocorreu nos táxons Trematoda, Cestoda e Nematoda. Os resultados do teste de Kruskal-wallis indicam que a abundância parasitária difere significativamente entre as espécies de peixes dentro de cada táxon, assim como entre as espécies de peixes independentemente dos táxons. A ausência de sobreposição das médias de abundância entre os táxons (figura 1) demonstra que houve diferença significativa da variabilidade da abundância parasitária entre os táxons parasitários.

Na análise bivariada (tabela 2) a formação de cardume, o ambiente aquático marinho e hábito alimentar planctívoro não foram significativos. O cálculo do ICC demonstrou que 56% da variabilidade na abundância parasitária pode ser explicada pelas diferentes espécies de peixe.

Na tabela 3, modelo cheio, pode-se observar o comportamento de todas as variáveis. No ajuste de modelo clássico (tabela 4), a abundância parasitária está significativamente associada a todas as variáveis explicativas e todas se comportam como fatores de risco, exceto as espécies não formadoras de cardumes e onívoras. Entretanto, no ajuste final do modelo misto, observamos resultados diferentes (tabela 4), no qual somente as fêmeas, as espécies não formadoras de cardumes, espécies pelágicas e o comprimento do corpo estão associadas à variabilidade da abundância parasitária. Todas as variáveis que permaneceram no modelo misto final se comportaram como possíveis fatores de risco. Segundo o critério de informação de AIC o modelo clássico (230255) obteve valor superior ao modelo misto (139602).

Tabela 1 Análise exploratória da abundância parasitária em peixes do litoral e rio Guandu, estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Táxons parasitários	Média	Mediana	Variância	DP	CV
Todos	45,03	12,00	33315,02	182,52	405,33
Nematoda	7,30	0,00	980,94	31,32	428,83
Monogenea	4,97	0,00	265,60	16,30	327,83
Trematoda	25,9	3,0	4691,41	68,49	264,46
Acanthocephala	0,88	0,00	13,59	3,69	416,63
Cestoda	7,05	0,00	2676,63	51,74	733,39
Hirudinea	0,64	0,00	4,86	2,20	343,03
Crustácea	5,43	0,00	547,54	23,40	431,01

DP - desvio padrão, CV- Coeficiente de variação.

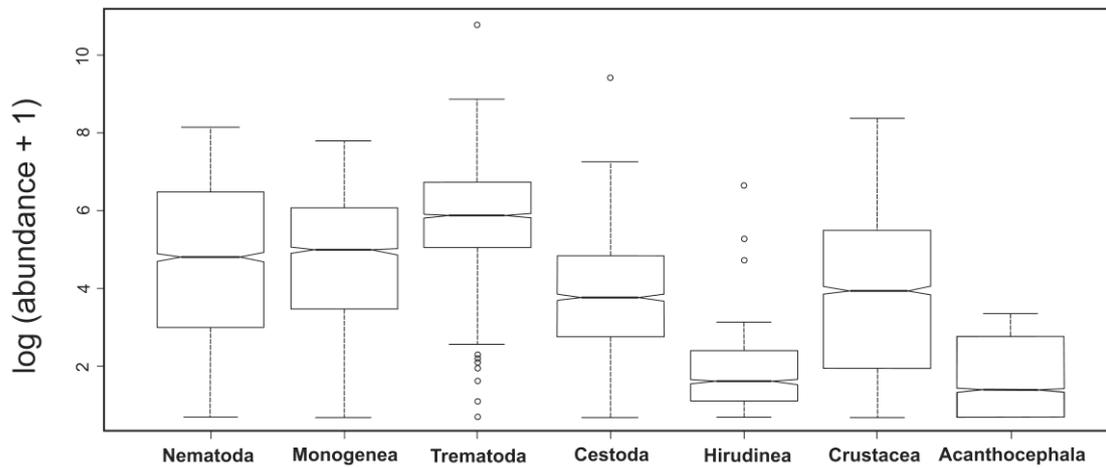


Figura 1. Distribuição parasitária por táxons parasitários em peixes do estado do Rio de Janeiro.

Tabela 2 Análise bivariada por meio de regressão de Poisson da abundância parasitária em peixes do litoral e do rio Guandu, estado do Rio de Janeiro, Brasil

Variáveis	Categorias	Razão de Prevalência/ (IC 95%)
Sexo	macho (ref)	[1,28(1,28; 1,29)]
Cardume	sim (ref)	[1,73(0,97; 3,10)]
Ambiente aquático	marinho (ref)	[0,42(0,17; 1,02)]
Habitat	bentônico (ref)	
	bentopelágico	[1,99(1,16; 3,41)]
	pelágico	[2,67(1,78; 3,99)]
Habito alimentar	carnívoro (ref)	
	planctívoro	[0,37(0,12; 1,14)]
	onívoro	[0,46(0,27; 0,80)]
Comprimento do corpo		[1,02(1,02; 1,03)]

IC- intervalo de confiança, ref- categoria de referência.

Tabela 3. Modelos cheios, clássico e misto, da regressão multivariada de Poisson da abundância parasitária em peixes do litoral e do rio Guandu, estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Variáveis/critério ajuste de modelo	Categorias	Razão de prevalência/ (IC 95%)	
		Modelo clássico	Modelo misto
Sexo	macho (ref)	1,13 (1,12;1,14)	1,10 (1,01; 1,19)
Cardume	sim (ref)	0,66 (0,65;0,67)	1,60 (1,02; 2,51)
Ambiente aquático	marinho (ref)	1,29 (1,26;1,31)	0,69 (0,40; 1,19)
Habitat	bentônico (ref)		
	bentopelágico	1,07 (1,05;1,09)	1,71 (1,09; 2,67)
	pelágico	1,62 (1,59;1,65)	2,40 (1,60; 3,58)
Habito alimentar	carnívoro (ref)		
	planctívoro	1,36 (1,32;1,39)	0,58 (0,20; 1,68)
	onívoro	0,82 (0,81;0,84)	0,98 (0,56; 1,71)
Comprimento do corpo		1,04 (1,04;1,04)	1,02 (1,01; 1,02)
AIC		235.874	13.9607,2

IC- Intervalo de confiança, ref- categoria de referência, AIC- Akaike information criterion.

Tabela 4 Ajuste final, do modelo clássico e misto, da regressão multivariada de Poisson sobre abundância parasitária em peixes do litoral e do rio Guandu, estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Variáveis/critério de ajuste do modelo	Categorias	Razão de prevalência/ (IC 95%)	
		Modelo clássico	Modelo misto
Sexo	macho (ref)	1,13 (1,12;1,14)	1,10 (1,01; 1,18)
Cardume	sim (ref)	0,66 (0,65;0,67)	1,64 (1,03;2,62)
Ambiente aquático	marinho (ref)	1,29 (1,26;1,31)	-
Habitat	bentônico (ref)		
	bentopelágico	1,07 (1,05;1,09)	1,74 (1,09; 2,78)
	pelágico	1,62 (1,59;1,65)	2,39 (1,61;3,54)
	carnívoro (ref)		
Habito alimentar	planctívoro	1,36 (1,32;1,39)	-
	onívoro	0,82 (0,81;0,84)	-
	Comprimento do corpo	1,04 (1,04;1,04)	1,02 (1,01; 1,02)
AIC		230255	139602

IC- Intervalo de confiança, ref- categoria de referência, AIC- Akaike information criterion.

3.6 DISCUSSÃO

A abundância parasitária como parâmetro quantitativo das infecções parasitárias é considerada como tendo uma natureza multifatorial e pode oscilar em função de diversos fatores bióticos e abióticos (POULIN, 2007a). Como parte da característica de agregação inerente ao parasitismo, a abundância pode ser considerada como um atributo da espécie altamente variável dependendo das várias características intrínsecas à biologia do parasitismo, do hospedeiro e do meio ambiente (ARNEBERG et al., 1998; PAMPOULIE et al., 2004; POULIN, 2006; HUTSON et al., 2011). Esta característica da abundância parasitária mostra sua importância seja do ponto de vista ecológico como potencial regulador de populações parasitárias e formador de estruturas espaciais interativas (PEDERSEN; FENTON, 2007; BELLAY et al., 2011, 2015), como do ponto de vista epidemiológico, salientando-se sua importância na disseminação de doenças parasitárias (GALVANI, 2003).

A melhor forma de se verificar padrões relacionados com a abundância parasitária é por meio do confronto deste parâmetro quantitativo com diversos aspectos biológicos dos hospedeiros, usando bases de dados que sejam de hospedeiros provenientes da mesma localidade para minimizar as variações geográficas (LUQUE et al., 2010; TIMI et al., 2010; HUTSON et al., 2011; CANTORE; TIMI, 2015), dessa forma é possível selecionar um conjunto de caracteres bióticos comuns a várias espécies. Desse ponto de vista a base de dados utilizada neste trabalho cumpre esses requisitos e reduz, ao mesmo tempo, a possibilidade de problemas taxonômicos inerentes a identificação dos parasitos por diferentes grupos de especialistas (AMARANTE et al., 2015).

Nossos resultados indicaram maiores valores de abundância de alguns grupos de endoparasitos que são característicos das comunidades parasitárias de peixes (Trematoda, Nematoda e Cestoda). Ao ter um ciclo de vida na sua maioria com participação de mais de um hospedeiro e com infecção pela via trófica, existe uma maior possibilidade de infecções acumulativas compostas pelos parasitos adultos em adição aos estádios larvais potencializando desta forma o tamanho das suas infrapopulações (sensu Bush et al., 1997), principalmente larvas de nematóides anisaquídeos, acantocéfalos e cestóides, característicos de peixes marinhos e comuns no litoral do Estado do Rio de Janeiro (LUQUE; POULIN, 2004).

As diferenças entre os modelos clássico e misto mostram a necessidade de se testar a possibilidade dos dados estarem correlacionados quando a estrutura dos dados sugere a existência de alguma correlação (DOHOO et al., 2003; KATZ, 2006b). No presente estudo, o fato de haver observações de vários indivíduos da mesma espécie formando grupos, o resultado do ICC demonstra que as diferentes espécies de peixes são responsáveis por 56% da variabilidade da abundância parasitária, indicando assim a necessidade de uso do modelo misto, tendo em vista que o ICC foi superior a 15% (SNIJDERS; BOSKER, 2012). Além disso, o AIC do modelo misto foi menor do que o modelo clássico, justificando sua eleição como o modelo mais parcimonioso.

A relação entre o comprimento dos hospedeiros (massa corporal) e abundância parasitária é um padrão relatado na literatura (MUÑOZ; CRIBB, 2009; VIGNON; SASAL, 2010) e está fundamentado no aumento de recursos disponíveis para os parasitos e o aumento do volume trófico nas espécies de maior tamanho, o que em última instância significa a aquisição de uma maior quantidade de hospedeiros intermediários. Vários estudos com apenas uma espécie de peixe demonstraram resultados heterogêneos em relação a esta variável (KNOFF et al., 1997; LUQUE et al., 1996, 2003, 2008; CHAVES; LUQUE, 1999) o que evidencia um grau de inconsistência nesse padrão que pode estar influenciado por mudanças nos hábitos tróficos próprios das espécies de hospedeiros estudadas (SAAD-FARES; COMBES, 1992) e por fatores abióticos que afetam a presença ou ausência de espécies de

parasitos (diversidade parasitária), bem documentados em Luque et al. (2004). Os resultados deste trabalho, assim como os obtidos por Vignon e Sasal (2010) confirmam a validade deste padrão na avaliação de conjuntos de peixes de uma mesma localidade, utilizando abordagens diferentes, mas ambos utilizando técnicas multivariadas para as análises.

Diferenças significativas na abundância parasitária em fêmeas hospedeiras, pode obedecer a diversos fatores, mas sua explicação fica prejudicada pela falta de estudos da biologia e comportamento das diferentes espécies de hospedeiros estudadas em relação ao sexo, como, por exemplo, diferenças entre hábitos tróficos, migrações, diferenças de comportamento na época reprodutiva e dinâmica populacional que podem incidir diretamente sobre os valores de abundância. Por outro lado, existem diferenças imunológicas e outros aspectos fisiológicos que podem gerar alterações dos valores das infecções parasitárias entre machos e fêmeas (LUQUE et al., 1996; KNOFF et al., 1997). Nessa perspectiva, uma significativa maior abundância parasitária em espécies de peixes não formadoras de cardumes e pelágicas é um resultado diferente do que seria esperado (mais abundância em peixes bentônicos e formadores de cardumes). No entanto, isso pode mostrar um grau importante de independência entre a abundância parasitária e fatores bióticos de tipo comportamental analisados para verificação de possível associação. No geral, estes resultados sugerem que a abundância de infecção é um atributo da espécie de parasitos que pode ser variável, corroborando a ideia de Poulin (2006) de que as características biológicas das espécies de parasitas podem potencialmente substituir condições ambientais locais na dinâmica das populações parasitárias.

A identificação adequada dos determinantes da abundância parasitária requer uma base de dados relativamente grande, obtida diretamente de coleta de campo, assim como, a aplicação de técnicas estatísticas que contemplem a natureza dos dados (VIGNON; SASAL, 2010). Além de identificar variáveis que podem influenciar as comunidades de parasitos de peixes do Brasil, um elemento importante do nosso trabalho é o uso de técnicas de análise multivariada que nos permitiu explorar e avaliar a influência relativa das variáveis explicativas testadas (categóricas e contínua) na abundância parasitária utilizando uma base de dados relativamente grande. Embora, Vignon e Sasal (2010) utilizem técnicas multivariadas baseadas na hierarquia entre as variáveis estudadas, as características das amostras são totalmente diferentes, ou seja, peixes marinhos provenientes de duas ilhas do Oceano Pacífico Sul. Por outro lado, no presente estudo, a comparação entre os modelos clássico e misto traz à tona a busca de um modelo mais parcimonioso, que neste caso foi obtido pela utilização do modelo misto por este último contemplar adequadamente a natureza correlacionada dos dados.

Os resultados do presente estudo, com base no confronto de abundância parasitária com fatores bióticos de acolhimento, são ecologicamente plausível. No entanto, eles podem ter consequências importantes para a compreensão da variabilidade em abundância parasita, o que é de grande importância para os estudos epidemiológicos. Isto poderia ser muito útil para estudar algumas populações de parasitas de peixes, especialmente os grupos de importância zoonótica, tais como os anisakis, que causam anisacuíases, uma doença parasitária que é um importante problema de saúde pública em alguns países europeus e asiáticos; anisakis são componentes importantes da fauna parasitária de peixes marinhos do Brasil (PANTOJA et al., 2015). Devido ao padrão de distribuição parasita observada entre a taxóns estudados, modelagens devem ser usadas em futuros estudos para examinar o efeito da associação de acordo com a especificidade de cada taxón parasita.

4 CAPÍTULO III

FATORES ASSOCIADOS À DOMINÂNCIA PARASITÁRIA EM PEIXES

4.1 RESUMO

O objetivo deste estudo foi avaliar, por meio de modelos de regressão e sob o ponto de vista epidemiológico, a existência de fatores que podem influenciar a dominância parasitária. Utilizou-se um banco de dados contendo 73 espécies de peixes, 54 marinhas e 19 dulcícolas, totalizando 3.746 espécimes, coletados no período de 1991 a 2009, no litoral do estado do Rio de Janeiro e no Rio Guandu. Os peixes e seus parasitos foram identificados no Laboratório de Parasitologia de Peixes do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. As variáveis: sexo (macho ou fêmea), hábito de formar cardume (sim/não), ambiente aquático (marinho/dulcícola), hábito alimentar (plactívoro/onívoro/carnívoro), habitat (pelágico/bentopelágico/bentônico), comprimento (cm) do corpo do hospedeiro e o táxon parasitário foram consideradas explicativas. O índice de dominância de cada espécime de hospedeiro foi considerado como variável desfecho. O intervalo de correlação intraclasses (ICC) foi calculado e ajustados modelos de regressão linear multivariada, clássico e de efeitos mistos. No modelo efeitos mistos, as diferentes espécies de peixes foram consideradas como efeito aleatório. Os intervalos de confiança (IC) dos coeficientes e o teste de Wald foram calculados. Todos os cálculos foram realizados no software R, adotando-se um nível de significância de 5%. O ajuste do modelo de regressão linear múltipla clássico demonstrou que as espécies de peixes dulcícolas, as planctívoras e o comprimento do corpo foram associadas à dominância parasitária, assim como os táxons Trematoda, Monogenea e Hirudínea. Entretanto, o ajuste do modelo de efeitos mistos demonstrou que apenas o comprimento do hospedeiro e os táxons Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudínea e Crustácea estão associados significativamente a dominância parasitária. Estudos que considerem os aspectos biológicos específicos dos hospedeiros e dos parasitos devem ampliar o entendimento sobre os fatores que interferem na dominância numérica em peixes do Brasil. A utilização do modelo misto demonstra, mais uma vez, a importância do uso adequado do modelo que respeite a natureza dos dados para a obtenção de resultados válidos.

Palavras-chaves: Epidemiologia, modelo misto, análise de regressão linear múltipla.

4.2 ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate, from an epidemiological point of view and using regression models, the existence of factors that can influence parasite dominance. We used a database containing 73 fish species, including 54 marinho and 19 dulcícola species, totaling 3,746 specimens, which were collected between 1991 and 2009 on the coast of the state of Rio de Janeiro and from the Guandu River. Fish and their parasites were identified in the Fish Parasitology Laboratory of the Department of Animal Parasitology of the Rural Federal University of Rio de Janeiro. The variables sex (male/female), school-forming habits (yes/no), aquatic environment (marinho/dulcícola), dietary habits plankticorous/omnivorous/carnivorous), habitat (pelagic/benthopelagic/benthic), length of the host body (cm), and parasite taxa were considered explanatory. The dominance index of each host species was considered to be the outcome variable. Intraclass correlation intervals (ICIs) were calculated, along with classical multivariate linear regressions and mixed-effects models. In the mixed-effects model, different species of fish were considered to be the random effect. Confidence intervals (CIs) of the coefficients and the Wald test were calculated. All calculations were performed using R software, adopting a significance level of 5%. The fit of the classical multiple regression model indicated that dulcícola species, planktivorous species, and body length were associated with dominance for the parasite taxa Trematoda, Monogenea, and Hirudinea. However, the fit of the mixed-effects model indicated that only host size and the parasite taxa Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudinea, and Crustacea were significantly associated with parasite dominance. Studies that consider specific biological aspects of hosts and parasites should elucidate the factors that affect the numerical dominance of fish in Brazil. The use of the mixed-effects model indicates the importance of the proper use of models that take the nature of the data into consideration to obtain valid results.

Keywords: Epidemiology, mixed-effects model, multiple linear regression analysis.

4.3 INTRODUÇÃO

A dominância numérica é calculada de maneira geral para cada infracomunidade parasitária sendo que os valores médios representam a dominância numérica para cada comunidade componente (BUSH et al. 1997). O índice mais frequentemente usado é o da dominância relativa ou índice de Berger-Parker definido como o número de indivíduos de uma espécie de parasita dividido pelo número total de indivíduos de todas as espécies de cada infracomunidade (MAGURRAN, 2003).

O conceito de dominância numérica tem sido largamente utilizado para determinar se nas infracomunidades parasitárias há uma espécie majoritária e para estabelecer qual é o táxon parasitário numericamente dominante, no intuito de contribuir e complementar os estudos da distribuição dos parasitos em diversos grupos de hospedeiros (SALGADO- MALDONADO; KENNEDY, 1997; SURES; STREIT, 2001; SCHABUSS et al. 2005; POULIN et al. 2008). Entretanto, as relações que objetivam determinar o peso quantitativo de uma ou mais espécies de parasitas nas suas infracomunidades têm sido pouco abordadas. Além disso, em qualquer tipo de análise realizada não tem sido utilizada uma base de dados incluindo várias espécies de hospedeiros da mesma localidade e confrontando estes valores com diversos fatores bióticos dos hospedeiros no intuito de explicar porque algumas comunidades parasitárias estão caracterizadas por uma ou algumas espécies dominantes, enquanto outras não apresentam dominância pronunciada por qualquer espécie (POULIN, 2007a; POULIN et al. 2008).

No presente trabalho, usando técnicas de regressão linear multivariada, foi analisada uma amostra de 73 espécies de peixes, marinhos e dulcícolas, visando detectar padrões de distribuição da dominância numérica parasitária em relação a um conjunto de fatores bióticos dos hospedeiros.

4.4 MATERIAL E MÉTODOS

4.4.1 Origem dos dados

Foram analisados 3.746 espécimes de peixes de 73 espécies, 54 marinhas e 19 dulcícolas, pertencentes ao banco de dados elaborado por Amarante et al. (2015). A coleta, o local da análise, identificação e classificação dos hospedeiros e seus respectivos parasitos foram detalhados por Amarante et al. (2015).

4.4.2 Variáveis de estudo

As variáveis explicativas utilizadas no estudo foram: sexo (macho ou fêmea), formação de cardume (sim/não), ambiente aquático (marinho ou dulcícola), habitat (bentônico/ bentopelágico/ pelágico), hábito alimentar (carnívoro/ planctívoro/ onívoro), comprimento do hospedeiro (cm) e táxon parasitário dominante. Os índices de dominância dos espécimes de hospedeiros foram considerados como variável desfecho.

4.4.3 Análise estatística

A frequência de dominância foi calculada através do índice de Berger Parker dividindo-se o maior número de indivíduos de uma espécie de parasita pelo número total de indivíduos de todas as espécies de cada infracomunidade (BERGER; PARKER, 1970). Neste estudo, dividiu-se o número de parasitas do taxón que apresentou o maior número de parasitas pela soma de todos os parasitas de todos os táxons de cada infracomunidade. Esse cálculo foi feito para cada espécime de peixe, de forma que cada espécime de peixe possui um índice de Berger parker.

Uma análise univariada foi realizada para a observação da distribuição de médias de frequências de dominância para cada categoria das variáveis estudadas. A normalidade dos dados foi verificada por meio do teste de Shapiro-Wilk. O teste de wilcoxon foi utilizado para verificar a diferença entre dois grupos e kruskal-wallis para mais de dois grupos independentes (KATZ, 2006a). O coeficiente de correlação de Pearson foi utilizado para avaliar a associação entre comprimento do hospedeiro e frequência de dominância (BUSSAB; MORETTIN, 2014).

Posteriormente foi realizada uma análise bivariada para observação do comportamento das variáveis. Devido a possibilidade de correlação entre as observações foi calculado o ICC (coeficiente de correlação intra classe), o qual mensura o percentual de variação da frequência de dominância entre os diferentes grupos existentes, que neste caso são formados pelas diferentes espécies de peixes (DOHOO et al., 2003).

Em seguida foi ajustado um modelo de regressão linear múltipla que melhor explicasse a variabilidade na frequência de dominância parasitária. Primeiramente foi ajustado um modelo clássico, no qual as diferentes espécies de peixes não foram consideradas como diferentes grupos. Posteriormente foi ajustado um modelo misto, admitindo que as 73 espécies de peixes constituíam grupos diferentes. Neste modelo, as espécies de peixes foram consideradas como efeitos aleatórios.

Foram calculados os coeficientes de regressão e seus respectivos ICs com um nível de significância de 5%. O teste do Wald também foi utilizado para avaliar se o parâmetro encontrado para cada variável explicativa incluída no modelo era estatisticamente significativo. O cálculo consiste na razão do coeficiente pelo seu respectivo erro padrão (BUSSAB; MORETTIN, 2014).

Todas as variáveis foram incluídas no modelo cheio, e em seguida foram sendo retiradas à medida que demonstravam não ser significativas.

Todos os cálculos estatísticos foram realizados no R software for Windows, 3.2.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015), utilizando os pacotes lme4 versão 1.1-7 (BATES et al. 2014) e Nlme versão 1.1-7 (BATES; PINHEIRO, 2014).

4.5 RESULTADOS

Em todas os espécimes analisados, o táxon parasitário dominante foi o Trematoda, (1.473) seguido por Nematoda (593), Monogenea (405), Hirudínea (393), Cestoda (202), Crustacea (115) e Acanthocephala (62). Em 503 espécimes não houve dominância de nenhum táxon.

De acordo com os testes de Kruskal-Wallis e Wilcoxon a dominância parasitária foi significativamente diferente entre as categorias de todas as variáveis estudadas (tabela 1). Não houve correlação [-0,01 (-0,04; 0,03)] entre o comprimento do hospedeiro e a frequência de dominância, embora esse resultado não seja significativo. De acordo com o valor do ICC, 24% da variabilidade da dominância parasitária pode ser explicada pelas diferentes espécies de peixes.

Na análise bivariada (tabela 2) podem ser observados diferentes resultados entre as análises de modelo clássico e misto. No modelo misto os peixes marinhos foram associados a dominância parasitária, assim como alguns táxons (Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudínea e Crustácea). No modelo clássico, os peixes marinhos, as espécies pelágicas e planctívoras estiveram associadas com a dominância parasitária. O mesmo ocorreu com os táxons Trematoda, Monogenea e Hirudínea.

Na tabela 3 pode-se observar o comportamento de todas as variáveis nos modelos cheios. No ajuste de modelo final da análise multivariada (tabela 4), pode se observar que no modelo clássico, as espécies de peixes dulcícolas, as planctívoras, o comprimento do hospedeiro e os táxons Trematoda, Monogenea e Hirudínea estão associados significativamente à dominância parasitária. No modelo misto, no qual as diferentes espécies de peixes são consideradas grupos independentes, apenas o comprimento do hospedeiro e os táxons Nematoda, Trematoda, Monogenea, Hirudínea e Crustácea estão associados à dominância parasitária de forma significativa. Observa-se ainda na tabela 4, que o valor de AIC é menor para o modelo misto, significando que o modelo é mais parcimonioso e portanto, deve ser considerado como modelo que melhor explica a dominância parasitária.

Tabela 1. Médias de frequência de dominância parasitária e seus respectivos intervalos de confiança (IC 95%) de acordo com as categorias das variáveis explicativas, em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis	Categorias	Média (IC 95%)*
Sexo	macho	[0,72(0,71; 0,73)]
	fêmea	[0,72(0,71; 0,73)]
Cardume	sim	[0,72(0,71; 0,73)]
	não	[0,70(0,68; 0,72)]
Ambiente aquático	marinha	[0,82(0,81; 0,83)]
	dulcícola	[0,66(0,63; 0,69)]
	bentônico	[0,72(0,71; 0,73)]
Habitat	bentopelágico	[0,70(0,68; 0,72)]
	pelágico	[0,78(0,76; 0,80)]
	carnívoro	[0,72(0,71; 0,73)]
Hábito alimentar	planctívoro	[0,84(0,80; 0,88)]
Táxon dominante	onívoro	[0,71(0,70; 0,72)]
	acanthocephala	[0,20(0,17; 0,23)]
	Nematoda	[0,70(0,64; 0,76)]
	Cestoda	[0,70 (0,68; 0,72)]
	Trematoda	[0,70(0,67; 0,73)]
	Monogenea	[0,80(0,22; 0,81)]
	Hirudínea	[0,80(0,78; 0,82)]
	Crustacea	[0,80(0,78; 0,82)]
	Sem dominância	[0,80(0,76; 0,84)]

* Significância no Testes de Wilcoxon e Kruskal –Wallis.

Tabela 2. Análise bivariada da dominância parasitária em peixes coletados no estado do Rio de Janeiro.

Variáveis	Categorias	Modelo Clássico		Modelo misto	
		Coef (IC 5%*)	Wald **	Coef (IC 5%*)	Wald**
sexo	macho (ref)	–	–	–	–
	fêmea	-0,01(-0,03; 0,01)	-0,66	0,00(-0,01; 0,021)	0,38
cardume	sim (ref.)	–	–	–	–
	não	-0,08(-0,10; -0,05)	-6,36	-0,08(-0,16; -0,01)	-2,13
ambiente aquático	marinho (ref.)	–	–	–	–
	dulcícola	-0,08(-0,10; -0,05)	-6,36	-0,08(-0,16; -0,01)	-2,13
habitat	bentônico (ref.)	–	–	–	–
	bentopelágico	-0,02 (-0,04; 0,00)	-1,75	-0,04(-0,11; 0,03)	-1,02
	pelágico	0,07 (0,04; 0,09)	4,87	0,03(-0,04; 0,10)	0,78
hábito alimentar	carnívoro (ref.)	–	–	–	–
	planctívoro	0,12(0,08; 0,16)	5,65	0,13(-0,03; 0,28)	1,61
	onívoro	-0,01(-0,04; 0,01)	-1,16	-0,01(-0,09; 0,07)	-0,29
comprimento táxon dominante	sem dominância	0,00 (0,00; 0,00)	-0,42	0,00(0,00; 0,00)	-0,79
	Acanthocephala (ref)	–	–	–	–
	Nematoda	0,03(-0,03; 0,09)	0,94	0,08 (0,02; 0,14)	2,47
	Cestoda	0,02(-0,05; 0,09)	0,58	0,05(-0,01; 0,12)	1,59
	Trematoda	0,10(0,04; 0,16)	3,21	0,10 (0,05; 0,16)	3,52
	Monogenea	0,08(0,02; 0,14)	2,47	0,08(0,02; 0,15)	2,67
	Hirudinea	0,12(0,06;0,19)	3,94	0,13(0,07; 0,19)	3,99
	Crustacea	0,06(-0,02; 0,13)	1,52	0,10(0,02; 0,18)	2,43
	sem dominância	-0,47(-0,53; -0,41)	-14,96	-0,44(-0,50; -0,38)	-14,58

ref= categoria de referência, * Significativo ao nível de $\alpha = 5\%$, ** significativo quando $> 1,96$

Tabela 3. Modelo cheio da regressão linear multivariada sobre a dominância parasitária peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis/critério de ajuste do modelo	Categorias	Modelo Clássico		Modelo misto	
		Coef (IC 5%*)	Wald**	Coef (IC 5%*)	Wald**
Sexo	macho (ref)	–	–	–	–
	fêmea	-0,01(-0,02; 0,01)	-0,80	0,00(-0,01; 0,02)	0,21
Cardume	sim (ref.)	–	–	–	–
	não	-0,01 (-0,03; 0,01)	-1,05	0,01 (-0,04; 0,06)	0,35
Ambiente aquático	marinho (ref.)	–	–	–	–
	dulcícola	0,02 (0,00; 0,04)	1,77	0,01 (-0,01; 0,07)	0,48
Habitat	bentônico (ref.)	–	–	–	–
	bentopelágico	0,00 (-0,01; 0,02)	0,47	0,00 (-0,05; 0,05)	-0,09
	pelágico	-0,03 (-0,06; 0,00)	-1,92	-0,01(-0,07; 0,05)	-0,37
Hábito alimentar	carnívoro (ref.)	–	–	–	–
	planctívoro	0,11(0,08; 0,15)	6,14	0,09 (-0,02; 0,20)	1,58
	onívoro	0,00 (-0,02; 0,02)	0,01	0,02 (-0,04; 0,08)	0,56
Comprimento		0,00 (0,00;0,00)	-3,94	0,00 (-0,002; -0,0003)	-2,76
Táxon dominante	Acanthocephala (ref)	–	–	–	–
	Nematoda	0,04 (-0,02; 0,10)	1,22	0,08(0,02; 0,14)	2,68
	Cestoda	0,02(-0,04; 0,09)	0,71	0,06(-0,01; 0,13)	1,79
	Trematoda	0,10(0,04; 0,15)	3,17	0,11(0,05; 0,17)	3,69
	Monogenea	0,08(0,02; 0,15)	2,67	0,09(0,03; 0,15)	2,88
	Hirudinea	0,13(0,07; 0,19)	4,05	0,14(0,07; 0,20)	4,2
	Crustacea	0,05(-0,02; 0,13)	1,51	0,10(0,02; 0,18)	2,53
	Sem dominância	-0,49 (-0,55; -0,42)	-15,67	-0,44(-0,50; -0,38)	-14,61
	AIC***		-612,39		-840,45

ref= categoria de referência, * Significativo ao nível de $\alpha = 5\%$, ** significativo quando $> 1,96$; AIC* (akaike information criterion).

Tabela 4. Modelo final da regressão linear multivariada sobre a dominância parasitária em peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro.

Variáveis/critério de ajuste do modelo	Categorias	Modelo Clássico		Modelo misto	
		Coef (IC 5%*)	Wald**	Coef (IC 5%*)	Wald**
Sexo	macho (ref)	–	–	–	–
	fêmea	–	–	–	–
Cardume	sim (ref.)	–	–	–	–
	não	–	–	–	–
Ambiente aquático	marinho (ref.)	–	–	–	–
Habitat	dulcícola	0,02(0,00; 0,04)	2,07	–	–
	bentônico (ref.)	–	–	–	–
	bentopelágico pelágico	–	–	–	–
Hábito alimentar	carnívoro (ref.)	–	–	–	–
	planctívoro	0,11(0,07; 0,14)	6,07	–	–
Comprimento	onívoro	0,02(0,00; 0,04)	1,92	–	–
	Táxon dominante	0,00(0,00; 0,00)	3,56	0,00(0,00; 0,00)	3,5
	Acanthocephala (ref)				
	Nematoda	0,04(0,03; 0,10)	1,15	0,08(0,02; 0,14)	2,62
	Cestoda	0,02(-0,04;0,09)	0,73	0,06(-0,01; 0,13)	1,76
	Trematoda	0,09(0,03; 0,15)	3,05	0,11(0,05; 0,16)	3,63
	Monogenea	0,08(0,01; 0,14)	2,44	0,09(0,02; 0,15)	2,75
	Hirudinea	0,13(0,07; 0,19)	4,07	0,14(0,07; 0,20)	4,17
	Crustacea	0,06(-0,01;0,13)	1,63	0,10(0,02; 0,18)	2,51
	Sem dominância	-0,48(-0,54; -0,42)	-15,59	-0,44(-0,50; -0,38)	-14,55
AIC***		-599,41	–	-868,23	–

*IC: Intervalo de confiança-Significativo ao nível de $\alpha = 5\%$, **Teste de Wald- significativo quando $> 1,96$, AIC*** (akaike information criterion), Coef : coeficiente de regressão.

4.6 DISCUSSÃO

Determinar padrões de dominância numérica em alguns grupos parasitários são de grande relevância para se compreender a estrutura das comunidades parasitárias, gerando a possibilidade de se relacionar com as taxas de infecção que podem repercutir em estudos epidemiológicos. Entretanto, a dominância parasitária não tem sido estudada em um contexto mais abrangente, tampouco utilizando um banco de dados que inclua inúmeros hospedeiros de uma mesma localidade, impossibilitando definir a existência de fatores que possam influenciá-la.

Recentemente, Amarante et al. (2015), demonstraram que alguns fatores bióticos dos hospedeiros, tais como: comprimento corporal, hábitos alimentares e capacidade de formação de cardumes, podem estar associados com os valores de agregação e abundância parasitária. Ressaltando-se que alguns aspectos macroecológicos regionais podem também influenciar estes processos.

A construção de um modelo misto para o entendimento das variáveis relacionadas a dominância parasitária foi justificada pelo valor do ICC ser maior do que 15%, conforme Snijders e Bosker (2012). No presente estudo, aproximadamente 24% da variabilidade no grau de dominância parasitária pode ser atribuída às diferentes espécies de peixes que constituem o banco de dados.

A análise dos dados apresenta claramente dois padrões característicos em relação a possíveis padrões da dominância de grupos parasitários em comunidades de parasitos de peixes coletados no Estado do Rio de Janeiro. O primeiro deles mostra associação entre dominância parasitária e o comprimento do corpo do hospedeiro. A relação entre o comprimento dos hospedeiros e a abundância parasitária é um padrão largamente relatado na literatura (VIGNON; SASAL, 2010), e tem como base o aumento de recursos disponíveis para os parasitos e o aumento do volume trófico nas espécies de maior tamanho, o que em última instância significa a aquisição de uma maior quantidade de hospedeiros intermediários. Esta associação da dominância parasitária com o comprimento do hospedeiro sugere a possibilidade de que a detecção de padrões de dominância por algum grupo parasitário possa estar relacionada com o aumento da abundância. Desta forma, podem ser explicados os padrões de dominância em relação à maioria dos táxons parasitários, com exceção de Cestoda, principalmente no que se refere a trematódeos digenéticos e nematóides, ambos endoparasitos e com ciclos heteroxenos. Isto pode ter uma relação com a complexidade dos ciclos biológicos e com o maior grau de infecção encontrado em hospedeiros intermediários de parasitos de peixes, que dependendo do hábito alimentar dos peixes e da sua biologia populacional podem facilitar a ingestão de estádios infectantes pelos peixes que atuam como hospedeiros definitivos, intermediários ou paratênicos. A predominância de parasitos do táxon Trematoda e Nematoda, ectoparasitas, também poderia ser esperada devido a formação de um maior número de associações hospedeiro-parasitos em peixes do Brasil (LUQUE; POULIN, 2007a).

Em segundo lugar, a dominância numérica das espécies de parasitos de peixes no Brasil foi associada à apenas uma das características bióticas usadas nesta análise (comprimento), sugerindo que há uma tendência a ser um processo estocástico, ou seja, sem padrões determinados e possivelmente originado a partir de eventos aleatórios. Por ser um parâmetro quantitativo das infecções parasitárias era esperado que houvesse algum tipo de associação, como acontece em relação ao grau de agregação parasitária (AMARANTE et al., 2015) e à abundância parasitária (conforme observado no capítulo 2). Entretanto, a dominância tem como componente principal a sua relação com um táxon majoritário, e esta característica pode tornar muito mais abrangente o leque de possibilidades de associação quando há uma grande diversidade destas espécies de parasitos de peixes cuja biologia e transmissão não são conhecidas. A presença de

processos estocásticos não é novidade em estudos da dinâmica populacional de parasitos (MARION et al. 1998; CORNELL, 2010; HERBERT; ISHAM, 2000) nem na estruturação das comunidades de peixes nas regiões tropicais (LOWE-McCONNELL, 1987). De acordo com Poulin et al. (2008) a dominância numérica pode ser influenciada por diferenças interespecíficas nas taxas de infecção, o que dificulta a explicação ou determinação de algum padrão.

Os resultados indicam a necessidade de mais estudos relacionados com aspectos biológicos dos hospedeiros e dos parasitos que permitam a elaboração de modelos para explicar estas características da dominância numérica em peixes do Brasil.

5.0 CONCLUSÕES GERAIS

O principal objetivo deste estudo foi detectar e discutir a possível relação de diversos fatores inerentes aos hospedeiros da abundância parasitária usando metodologia e perspectiva epidemiológica. Desta forma, tentamos relacionar duas abordagens importantes no entendimento de padrões que emergem de análises do número de parasitos encontrados nos hospedeiros (epidemiologia e ecologia parasitária), seja no grau de agregação, abundância parasitária ou a dominância numérica. Desta forma foram apresentados alguns padrões de associação que podem contribuir para responder uma das perguntas mais significativas da epidemiologia e da ecologia parasitária: O que determina o número de parasitos em um hospedeiro?

Um aspecto importante a todo estudo epidemiológico é a disponibilidade de uma base de dados consistente e representativa que permita uma análise mais objetiva e robusta do que é feito em meta-análises e em trabalhos que partem da compilação de dados com diversas origens e com heterogeneidade nas metodologias de coleta e de identificação das espécies de parasitos. A metodologia de análise usada foi criteriosa na escolha dos tipos de modelos epidemiológicos a serem construídos, em consonância com a natureza dos dados. Os resultados apresentados fornecem pistas de como características e hábitos dos hospedeiros influenciam a variabilidade da agregação, abundância e dominância parasitária ficando explícito a importância das diferenças biológicas entre os diferentes grupos parasitários característicos de peixes.

6.0 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMARANTE, C.F.; TASSINARI, W.S.; LUQUE, J.L.; PEREIRA, M.J.S. Factors associated with parasite aggregation levels in fishes from Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, v. 24, n. 2, p. 174-182, 2015.

ANDERSON, R.M.; GORDON, D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, v. 85, n. 3, p. 373-398, 1982.

ARNEBERG, P.; SKORPING, A.; READ, A.F. Parasite Abundance, Body Size, Life Histories, and the Energetic Equivalence Rule. *American Natural*, v. 151, n. 6, p. 497-513, 1998.

BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. Disponível em: <<https://github.com/lme4/lme4/> <http://lme4.r-forge.r-project.org>>. Acessado em 18 de junho de 2015.

BATES, D.; PINHEIRO, J. Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *R-Forge*. 2014. Disponível em: <<https://github.com/lme4/lme4/> <http://lme4.r-forge.r-project.org>>. Acesso em 22 de junho de 2015.

Bellay, S., Dilermando, P.L., Takemoto, R.M., Luque, J.L., 2011. A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? *Parasitology*, v.138, n. 14, p. 1945–1952, 2011.

BELLAY, S.; OLIVEIRA, E.F.; ALMEIDA-NETO, M.; ABDALLAH, V.D.; AZEVEDO, R.K.; TAKEMOTO, R.M.; LUQUE, J.L. The patterns of organisation and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *International Journal of Parasitology*, v. 45, n. 8, p. 549- 557, 2015.

BERGER, W. H.; PARKER, F.L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, v. 168, n. 3937, p.1345-1347, 1970.

BRAGA, A.C. O ambiente e a biodiversidade. In: COSTA, C. R. S. F.; FEMAR, P. A. S. *Peixes Marinhos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Bizerril, 2001. p. 13-32.

BREIMAN, L., FRIEDMAN, J.H., OLSHEN, R.A., STONE, C.J. Classification and Regression Trees. Belmont: CRC, 1984. 368p.

BUSH, A.O.; LAFFERTY, K.; LOTZ, J.M.; SHOSTAK, A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal Parasitology*, v. 83, n. 4, p. 575-583, 1997.

BUSSAB, W. O.; MORETTIN, P. A. Estatística básica. São Paulo: Saraiva.2014, 568p.

CANTORE, D.M.P.; TIMI, J.T. Marine parasites as biological tags in South American Atlantic waters, current status and perspectives. *Parasitology*, v. 142, n. 1, p. 5-24, 2015.

- CHAVES, N. N.; LUQUE, J. L. Ecology of metazoans parasites of *Menticirrhus americanus* (Osteichthyes: Sciaenidae), coast are from Rio de Janeiro state, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, v. 8, n. 2, p. 137-44, 1999.
- CROFTON, H.D. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, v.62, n.2, p. 179-193, 1971.
- CORNELL, S.J. Modelling Stochastic Transmission Processes in Helminth Infections in Modelling Parasite Transmission and Control. Springer, Series Advances in Experimental Medicine and Biology, 2010. p 66-78.
- DOHOO, I.; MARTIN, W. Stryhn H. *Veterinary Epidemiologic Research*. Charlottetown: University of Prince Edward Island, 2003. 865 p.
- GALVANI, A.P. Epidemiology meets evolutionary Ecology. *Trends Ecology Evolution*, v. 18, n. 3, p. 132-139, 2003.
- GREENLAND, S., ROBINS, J. Invited commentary: ecologic studies – biases, misconceptions, and conter examples. *Am. J. Epidemiol*, v.139, n.8, p. 747-761, 1994.
- HERBERT, J.; ISHAM, V.S. Stochastic host-parasite interaction models. *J Math Biol* v.40, n.4, p. 343–371, 2000.
- HUTSON, K.S.; BROCK, E.L.; STEER, M.A. Spatial variation in parasite abundance: evidence of geographical population structuring in southern garfish *Hyporhamphus melanochir*. *Journal Fish of Biologia*, v. 78, n. 1, p. 166-182, 2011.
- ISAAC, A.; GUIDELLI, G.M.; TAKEMOTO, R.; PAVANELLI, G.C. *Prosthenhystera obesa* (Digenea), parasite of *Salmius maxillosus* (Characidae) of the floodplain of the upper Paraná River, Paraná Brazil: influence of the size and sex of host. *Acta Scientiarum*, v. 22, n.2, p. 523-526, 2000.
- KATZ, M.H. *Study design and statistical analysis*. Cambridge: Cambridge University; 2006 a. 198p.
- KATZ, M.H. *Multivariable analysis. A pratical guide for clinicians*. Cambridge: Cambridge University; 2006b. 250p.
- KNOFF, M.; LUQUE, J. L.; AMATO, J. F. R. Community ecology of the metazoan parasites of grey mullets, *Mugil platanus* (Osteichthyes: Mugilidae) from the littoral of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 57, n. 3, p. 441-454, 1997.
- LOH, W.Y., VANICHSETAKUL, N. Tree-structured classification via generalized discriminant analysis (with discussion). *J Am Stat Assoc*, v. 83, n. 403, p. 715–728, 1998.
- LOWE-McCONNELL, R. H. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, 1987. 400p.
- LESTER, R.J.G. Overdispersion in Marinho Fish. *Journal of Parasitology*, v. 98, n. 4, p. 718-721, 2012.

- LUQUE, J.L.; ALVES, D.R. Ecologia das comunidades de metazoários parasitos, do xaréu, *Caranx hippos* (Linnaeus) e do xerelete, *Caranx latus* Agassiz (Osteichthyes, Carangidae) do litoral do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 18, n. 2, p. 399-410, 2001.
- LUQUE, J.L.; ALVES, D.R., RIBEIRO, R. S. Community ecology of the metazoan parasites of Banded Croaker, *Paralichthys brasiliensis* (Osteichthyes: Sciaenidae), from the coastal zone of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, v. 25, n. 2, p. 273-278, 2003.
- LUQUE, J.L.; AMATO, J.F.R.; TAKEMOTO, R.M. Comparative analysis of the communities of metazoan parasites of *Orthopristis ruber* and *Haemulon steindachneri* (Osteichthyes: Haemulidae) from southeastern Brazilian littoral: I structure and influence of size and sex of hosts. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 56, n.2, p. 279-292, 1996.
- LUQUE, J.L.; CORDEIRO, A.S.; OLIVA, M.E. Metazoan parasites as biological tags for stock discrimination of white mouth croaker *Micropogonias furnieri* from south-western Atlantic Ocean waters. *Journal Fish of Biology*, v. 76, n.3, p. 591-600, 2010.
- LUQUE, J.L.; FELIZARDO, N.N.; TAVARES, L.E.R. Community ecology of the metazoan parasites of Namorado Sandperches, *Pseudopercis numida* Miranda-Ribeiro, 1903 and *P. semifasciata* Cuvier, 1829 (Perciformes: Pinguipedidae), from the coastal zone of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Journal Brasileiro de biologia*, v. 68, n.2, p. 269-278, 2008
- LUQUE, J.L.; LACERDA, A.C.; LIZAMA, M.A.P.; TAKEMOTO, R.M.; BELLAY, S. Aspectos ecológicos. In: PAVANELLI, G. C.; TAKEMOTO, R. M.; EIRAS, J. C. *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil*. Maringá: EDUEM; 2013. p. 67-84.
- LUQUE, J.L.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology*, v. 128, n. 6, p. 671-682, 2004.
- LUQUE, J.L.; POULIN, R. Use of fish as intermediate hosts by helminth parasites: a comparative analysis. *Acta Parasitology*, v. 49, n. 4, p. 353-361, 2004.
- LUQUE, J.L.; POULIN, R. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology*, v. 134, n.6, p. 865-878, 2007.
- LUQUE, J.L.; POULIN, R. Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *Journal Fish Biology*, v. 72, n. 1, p. 189-204, 2008.
- MAGURRAN, A.E. *Measuring Biological Diversity*. 1^aed. Oxford: Blackwell, 2003, 255p.
- MARCOGLIESE, D.J.; CONE, D.K. Food webs: a plea for parasites. *Trends Ecology Evolution*, v. 12, n. 8, p. 320-325, 1997.
- MARION, G.; RENSHAW, E.; GIBSON, G. Stochastic effects in nematode infections of ruminants. *J. Math. Appl. Med. Biol*, v. 15, n. 2, p. 97-116, 1998.
- MEDRONHO, R.A.; BLOCH, K.V.; LUIZ, R.R.; WERNECK, G.L. *Epidemiologia*. São Paulo: Atheneu, 2009. 676p.

- MORGENSTERN, H. Ecologic studies. In: ROTHMAN, K. J.; GREENLAND, S. *Modern epidemiology*. Philadelphia: LWW, 1998. 737p.
- MORAND, S.; CRIBB, T.H.; KULBISKI, M.; CHAUVET, C.; DUFOUR, V.; FALIEUX, E.; GALZIN, R.; LO, C.M.; LO-YAT, A.; PICHELIN, S.P.; RIGBY, M.C.; SASAL, P. Determinants of endoparasite species richness of New Caledonian Chaetodontidae. *Parasitology*, v. 121, n. 1, p. 65-73, 2000.
- MUÑOZ, G.; CRIBB, T.H. Parasite communities and diet of *Coris batuensis* (Pisces: Labridae) from Lizard Island, Great Barrier Reef. *Memoirs of the Queensland Museum*, v. 52, n. 1, p. 191-198, 2009.
- MURREL, P., 2005. *R Graphics*. Chapman & Hall/CRC Press. Disponível em: <http://www.e-reading.club/bookreader.php/137370/R_Graphics.pdf>. Acessado em 22 de julho de 2015.
- ODEBRECHT, C.; CASTELLO, J. P. *The convergence ecosystem in Southwest Atlantic. Costa marinho ecosystems of Latin America*, Heidelberg: Springer Verlag, 2001. p. 147-165.
- PAMPOULIE, C.; ROSECCHI, E.; BOUCHEREAU, J.L.; CRIVELLI, A.J. Do environmental changes influence the occurrence and effect of parasites? *Journal of negative results-ecology & evolutionary biology*, v. 1, n.1, p. 8-15, 2004.
- PANTOJA, C.S.; BORGES, J.N.; SANTOS, C.P.; LUQUE, J.L. Molecular and Morphological Characterization of Anisakid Nematode Larvae from Sandperches *Pseudopercis numida* and *Pinguipes brasiliensis* (Perciformes: Pinguipedidae) of Brazil. *Journal of Parasitology*, v. 101, n. 4, p. 492- 499, 2015.
- PATERSON, S., LELLO, J. Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends in Parasitology*. v. 19, n.8, p. 370- 375, 2003.
- PEDERSEN, A.B.; FENTON A. Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends in ecology & evolution*, v. 22, n. 3, p. 133-139, 2007.
- POULIN, R. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal of Parasitology*, v. 23, n.7, p. 937-944, 1993.
- POULIN, R. Variation in infection parameters among populations within parasite species: Intrinsic properties versus local factors. *International Journal of Parasitology*, v. 36, n. 8, p. 877-855, 2006.
- POULIN, R. *Evolutionary Ecology of Parasites*. New Jersey: Princeton University Press, 2007a. 332p.
- POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, v. 134, n. 6, p. 763-776, 2007b.
- POULIN, R. Parasite Aggregation: Causes and Consequences. In: *Evolutionary Ecology of Parasites*. 2^{ed}. Princeton: Princeton University Press; 2007c. p. 134-159.

- POULIN, R. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology*, v. 140, n.4, p. 541-546, 2013.
- POULIN, R.; LUQUE, J.L.; GUILHAUMON, F.; MOUILLOT, D. Species abundance distributions and numerical dominance in gastrointestinal helminth communities of fish hosts. *Journal of Helminthology*, v.82, n.3, 193-202, 2008.
- R Development Core Team R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org>> Acessado em 10 Junho de 2014.
- SAAD-FARES, A.; COMBES, C. 1992. Abundance/host size relationships in a fish trematode community. *Journal of Helminthology*, v. 66, n. 2, p. 187-192, 1992.
- SALGADO- MALDONADO, G.; KENNEDY, C.R. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology*, v. 114, n.6, p. 581-590, 1997.
- SCHABUSS, M.; KENNEDY, C.R.; KONECNY, R.; GRILLITSCH, B.; SCHIEMER F.; HERZIG, A. Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria. *Parasitology*, v. 130, n.2, p. 185-194, 2005.
- SHAW, D.J.; DOBSON, A.P. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology*, v. 111, n. 1, p. s111-113, 1995.
- SNIJDERS, T. A. B.; BOSKER, R. J. *Multilevel Analysis: An Introduction to basic and advanced multilevel modeling*. London: Sage, 2012. 368p.
- SURES, B.; STREIT, B. Eel parasite diversity and intermediate host abundance in the River Rhine, Germ any. *Parasitology*, v. 123, n.2, p. 185-191, 2001.
- TIMI, J.T.; LANFRANCHI, A. L.; LUQUE, J.L. Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasilianus* in the southwestern Atlantic: infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *International Journal of Parasitology*, v. 40, n. 2, p. 243-254, 2010.
- VENABLES, W.N.; RIPLEY, B.D. *Modern Applied Statistics with S*. New York: Springer, 2002. 498p.
- VIGNON, M.P.; SASAL, P. Multiscale determinants of parasite abundance: A quantitative hierarchical approach for coral reef fishes. *International Journal of Parasitology*, v. 40, n. 4, p. 443-451, 2010.
- WILSON, K.; BOØRNSTAD, O. N.; DOBSON, A.P.; MERLER, S.; POGLAYEN, G.; RANDOLPH, S.E.; READ, A.F.; SKORPING, A. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: HUDSON, P.; RIZZOLI, A.; GRENFELL, B.; HEESTERBEECK, H.; DOBSON, A. P. *The Ecology of Wildlife Diseases*. 1^{ed}. Oxford: Oxford University, 2002. p. 6-44.

ZUBEN, C.J.V. Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. *Revista de Saúde Pública*, v. 31, n. 5, p. 523-530, 1997.