

**CAPÍTULO 4 - MYXOZOA (CNIDARIA) PARASITOS
DE *Prochilodus argenteus* Spix & Agassiz, 1829
(CHARACIFORMES, PROCHILODONTIDAE)
(CURIMATÁ - PACU) NO MÉDIO CURSO DO RIO
TOCANTINS, AMAZÔNIA ORIENTAL — REVISÃO
DE LITERATURA**

João Moreira Pinto Filho

Mestre em Ciência Animal (PPGCA/UEMA)

Universidade Estadual do Maranhão

E-mail: jmoreirapinto@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0588-2244>

Marcelo Francisco da Silva

Doutorado em Biologia de Agentes Infecciosos e Parasitários
(UFPA)

Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão

E-mail: silvamf@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9148-6725>

Diego Carvalho Viana

Doutor em Ciências (USP)

Núcleo de Estudos Morfofisiológicos Avançados (NEMO)

Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão

E-mail: diegocarvalho@uemasul.edu.br

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3302-9892>

RESUMO: Os mixozoários são os cnidários endoparasitas obrigatórios, pluricelulares e microscópicos que infectam tanto invertebrados como vertebrados, marinhos e dulcícolas. Os

mixosporídeos são causadores de doenças conhecidas como mixosporidiose, que acomete principalmente peixes de água doce e marinhos, de diferentes áreas geográficas, atuando em diversos tecidos e órgãos, como fígado, rins, brânquias, gônadas, vesícula biliar, intestino, pele entre outros. Destacando a importância sanitária dos mixosporídios e os danos que podem causar em peixes, o presente trabalho teve como objetivo principal revisar a literatura dos mixosporídios parasitos do hospedeiro *Prochilodus argenteus* Spix & Agassiz, 1829, no médio curso do rio Tocantins, porção oriental da amazônia brasileira. Os resultados do presente trabalho permitiram identificar a *Henneguya* spp. e *Myxobolus* spp. parasitando a exemplares de *P. nigricans* coletados no rio Tocantins, Maranhão- Brasil.

Palavras-chave: Curimatá; endoparasitas; Maranhão; mixosporídios.

*MYXOZOA (CNIDARIA) PARASITES OF Prochilodus argenteus
Spix & Agassiz, 1829 (CHARACIFORMES, PROCHILODONTIDAE)
(CURIMATÁ - PACU) IN THE MIDDLE COURSE OF THE TOCANTINS
RIVER, EASTERN AMAZON — LITERATURE REVIEW*

ABSTRACT: The myxozoans are obligatory, multicellular, microscopic endoparasitic cnidarians that infect both marine and freshwater invertebrates and vertebrates. Myxosporidia are the causative agents of diseases known as myxosporidiosis, which mainly affect freshwater and marine fish from different geographical areas, acting on various tissues and organs such as the liver, kidneys, gills, gonads, gallbladder, intestine, skin, among others. Highlighting the sanitary importance of myxosporidia and the damage they can cause to fish, the present study aimed to review the literature on myxosporidians parasitizing the host *Prochilodus argenteus* Spix & Agassiz, 1829, in the middle

course of the Tocantins River, eastern portion of the Brazilian Amazon. The results of this study identified *Henneguya* spp. and *Myxobolus* spp. parasitizing specimens of *P. nigricans* collected in the Tocantins River, Maranhão, Brazil.

Keyword: Curimatá; endoparasites; Maranhão; myxosporidia.

INTRODUÇÃO

O filo dos cnidários, no qual se encontram as medusas e corais, é um grupo bastante diversificado possuindo mais de 13.500 espécies conhecidas (Okamura *et al.*, 2015). De acordo com a paleontologia e dados genéticos, este filo é um grupo seguramente muito antigo, os primeiros cnidários apareceram no Neoproterozóico, compreendido entre 100 milhões a 540 milhões de anos atrás. A cladogênese dos grandes grupos teriam ocorrido nesse tempo ou no início do Período Paleozóico. (Cartwright; Collins 2007; Park *et al.*, 2012).

Embora seja um grupo conhecido inicialmente por terem vida livre e apresentando como principal habitat o ambiente aquático, existem espécies adaptadas para serem parasitos de hospedeiros invertebrados e vertebrados. (Jankowski *et al.*, 2008; Okamura *et al.*, 2015). Estudos filogenéticos concordam que a diversidade dos cnidários é definida em três grandes clados principais: Anthozoa, Endocnidozoa e Medusozoa (Collins, 2009; Holzer *et al.*, 2018). A classe Endocnidozoa é onde se enquadra atualmente os Mixozoários.

Os mixozoários são os cnidários endoparasitas obrigatórios, pluricelulares e microscópicos que infectam tanto invertebrados como vertebrados, marinhos e dulcícolas. Apresentam mais de 2.300 espécies descritas, onde somente

algumas são conhecidas por causar sérias ou fatais infecções, uma vez que tanto os parasitos quanto seus hospedeiros estão adaptados um ao outro (Kent *et al.*, 2001; Lom; Dyková, 2006; Bartholomew *et al.*, 2008). Morfologicamente, esses organismos pluricelulares possuem formas resistentes, denominadas esporos, constituem-se da junção de duas a sete valvas dependendo da espécie, apresentando de uma a sete cápsulas polares, cada uma contendo um filamento espiralado interior, denominado filamento polar. No interior do esporo encontra-se um ou mais esporoplasma, que são as células infectantes para o novo hospedeiro (Eiras; Adriano, 2012).

Os mixosporídeos são causadores de doenças conhecidas como mixosporidiose, que acomete principalmente peixes de água doce e marinhos, de diferentes áreas geográficas (Azevedo *et al.*, 2009; Casal, 2009), atuando em diversos tecidos e órgãos, como fígado, rins, brânquias, gônadas, vesícula biliar, intestino, pele entre outros (Luque, 2004; Silva *et al.*, 2021). Os mixozoários são encontrados em todo o mundo e têm importância econômica significativa como patógenos de peixes de cultivo (Kent; Andree, 2019). A infecção por mixozoários pode levar a uma variedade de sintomas, incluindo lesões de tecidos e órgãos, deformidades esqueléticas e até mesmo a morte do hospedeiro (Tagliavini, 2018).

São espécies responsáveis por doenças que geram altas taxas de mortalidade em todo o mundo (Lom; Dyková, 2006). As mais notáveis são: a doença do “rodopio” (causado por *Myxobolus cerebralis*) em salmão; doença renal proliferativa (causada por *Tetracapsuloides bryosalmonae*) em truta e salmão; doença proliferativa da brânquia (causada por *Henneguya ictaluri*) em bagres e a doença

enteromycosis (causadas por *Enteromyxum leei*) em culturas de peixes marinhos (Bartholomew *et al.*, 2008). Algumas formas parasitárias podem matar seus hospedeiros pela eliminação de toxinas patogênicas, outras podem causar castração parasitária levando à infertilidade do hospedeiro e comprometendo a biodiversidade e o equilíbrio do ecossistema (Rodrigues, 2021).

Portanto, destacando a importância do *Prochilodus argenteus* e os danos que podem causar os mixosporídeos, o trabalho teve como objetivo principal caracterizar os mixosporídios parasitos do hospedeiro *Prochilodus argenteus* Spix & Agassiz, 1829, no médio curso do rio Tocantins, porção oriental da amazônia brasileira.

Prochilodus argenteus Spix & Agassiz, 1829 - Curimatá-Pacú

Prochilodus argenteus pertence à classe Actinopterygii, ordem Characiformes e a família Prochilodontidae. Presente nas bacias dos rios São Francisco e tendo o primeiro relato da sua presença na bacia Araguaia - Tocantins nesse trabalho, segundo SIBBR (Sistema de Informação Sobre a Bioversidade Brasileira). Os membros da família Prochilodontidae são facilmente diferenciados dos outros peixes, exceto como larvas, tendo em vista seus lábios carnudos equipados com duas séries de numerosos pequenos dentes falciformes ou espatulados ligados aos lábios (Ferreira, 2011).

Sobre protração, esses lábios compõem um disco oral circundado por dentes. As duas fileiras de dentes em cada maxila são variavelmente separadas umas das outras na proximidade da sínfise, mas convergem no sentido das margens laterais de cada maxila (Diniz, 2010; França, 2010).

2015). A altura do corpo e o comprimento variam com a espécie. Pode atingir entre 30 a 80cm de comprimento total e 15kg de peso, dependendo da espécie.

Todas as espécies da família Prochilodontidae exploram detritos em superfícies subaquáticas. O vasto volume desses recursos, tanto em águas doces permanentes como sazonalmente na floresta tropical inundada, muito provavelmente, explica a proeminência de prochilodontídeos em águas doces Neotropicais.

Tendo em vista seus hábitos alimentares, expressivas populações destes peixes desempenham uma atividade significativa no fluxo de energia no interior dos sistemas aquáticos que habitam (Morueta-Holme *et al.*, 2010) e são funcionalmente dominantes em alguns ecossistemas aquáticos. *Prochilodus argenteus* apresentam o corpo alongado e levemente comprimido. A coloração do corpo é cinza prateada, ligeiramente azulada no dorso (Finer; Jenkins, 2012). As nadadeiras caudal, dorsal e anal revelam alternadamente pontos escuros e claros e a linha lateral apresenta de 45 a 50 escamas. Espécie de médio porte atinge cerca de 45cm de comprimento total (Choueri; Azevedo, 2017). Segue a classificação taxonômica da espécie segundo SIBBR (Sistema de Informação Sobre a Bioversidade Brasileira).

As distribuições geográficas consistem nas Bacias do Tocantins-Araguaia (*P. nigricans*), Prata (*P. lineatus*), São Francisco (*P. argenteus* e *P. costatus*) e Doce (*P. vimboides*). Mas, a partir desse estudo, a espécie *P. Argenteus* também passa a ser encontrada na bacia Tocantins-Araguaia com base na identificação molecular da espécie. Sendo o primeiro registro dessa espécie nessa área. Também foram introduzidas nos açudes do Nordeste. Na atualidade, há conhecimento da

presença das espécies do rio São Francisco nos rios Doce e Jequitinhonha, em decorrência de introduções artificiais (Moretto *et al.*, 2012).

Realizam longas migrações reprodutivas. São capturadas em grandes cardumes, sendo espécies relevantes comercialmente, sobretudo para as populações de baixa renda. Embora o valor comercial da carne seja baixo, o amplo volume de capturas torna a espécie relevante na pesca. Na bacia do Prata, o curimatá representa mais de 50% da biomassa total de peixes que habitam no rio.

Rio Tocantins

O Rio Tocantins é um dos principais rios do Brasil, com uma extensão de 2.640 km, que atravessa os estados de Goiás, Tocantins, Maranhão e Pará. O rio abriga diversas espécies de peixes, incluindo a curimatã (*Prochilodus* spp.), um peixe migratório importante para a pesca comercial e esportiva na região (Agostinho *et al.*, 2007). Além disso, é importante ressaltar que o rio Tocantins é um importante ecossistema aquático, que abriga uma grande diversidade de espécies de peixes e outros animais aquáticos. A conservação desse ecossistema é fundamental para a manutenção da biodiversidade e para a qualidade de vida das populações que dependem dos recursos naturais do rio (IBAMA, 2009) (Figura 1).

Figura 1. Posicionamento da Bacia do rio Tocantins em relação ao demais bacias hidrográficas brasileiras.



Fonte: ANA.

O clima ao longo do Rio Tocantins é predominantemente tropical, com temperaturas elevadas e alta umidade. O período chuvoso ocorre entre os meses de outubro e abril, enquanto o período seco vai de maio a setembro. As chuvas variam ao longo do curso do rio, sendo maiores na região mais baixa (até 2300 mm) e menores na região mais alta (cerca de 1000 mm). (Ribeiro et al., 1995).

Além disso, a temperatura média ao longo do Rio Tocantins é de 21 °C. A umidade relativa do ar é alta, chegando a 80%, o que pode tornar o clima bastante abafado e úmido em certas épocas do ano. A curimatá é a espécie de peixe mais importante no curso médio do rio Tocantins. Atinge cerca de 30 cm de comprimento, 450 g, e também é um comedor de detritos. A curimatá é um peixe

migratório que realiza migrações reprodutivas de longa distância, subindo os rios para desovar em áreas de águas rasas e calmas. Durante a época reprodutiva, que geralmente ocorre entre os meses de dezembro e março, os cardumes de curimatá formam-se em grandes números, o que atrai muitos pescadores (Suárez; Petrere Jr., 2003). Deve destacar a Bacia Hidrográfica Tocantins-Araguaia, que é a quarta maior Bacia da América do Sul, e maior Bacia localizada inteiramente em território brasileiro, com 770.000 km², sendo o rio Araguaia responsável por mais de 376.000 km²). O rio Tocantins nasce em Goiás, no encontro dos rios Alma e Maranhão, e desemboca na foz do Amazonas (Latrubess; Stevaux, 2002).

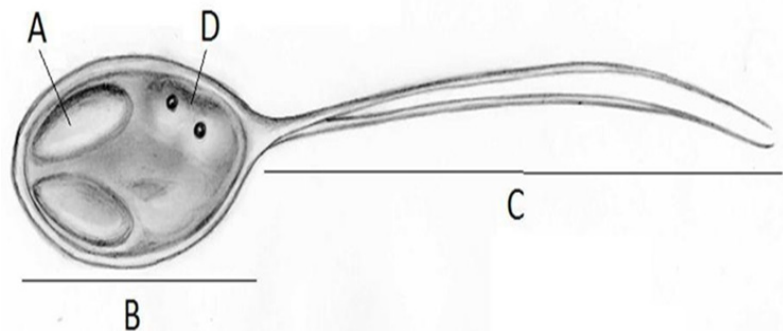
Gênero *Henneguya*

Dentro dos mixozoários, 60 gêneros da classe Myxosporea e dois da classe Malacosporea foram estabelecidos. Entre os mixosporídeos, os gêneros *Myxobolus* Bütschli, 1882 e *Henneguya* Thélohan, 1892 são os mais especiosos, e abrigam espécies que têm um importante impacto sobre seus hospedeiros peixes (Lom; Dyková, 2006). Esses dois gêneros são considerados grupos separados principalmente pela presença de apêndices caudais em *Henneguya* spp. No entanto, estudos filogenéticos usando dados de sequência de 18 S rDNA não suportam uma separação filogenética entre *Henneguya* e *Myxobolus* (Fiala, 2006).

O gênero *Henneguya* é um dos mais comuns (Figura 2), pertencente a classe myxosporea e família myxobolidae. Este gênero possui como características: esporos de forma oval, com uma parede formada por duas válvulas, um esporoplasma (corpo infeccioso central do esporo) binucleado e muitas

vezes tem um vacúolo iodófilo, duas cápsulas polares na extremidade anterior (alongadas e com filamentos polares enrolados dentro) e projetando apêndices longitudinais da extremidade posterior das válvulas (Alvarez *et al.*, 1988; Eiras, 2002; Lom; Dyková, 2006; Khan, 2007). Esses longos apêndices são relativamente longos, de aparência bifurcada e feito do mesmo material que as válvulas (Eiras, 1994).

Figura 2. Desenho esquemático de um esporo maduro de *Henneguya*, mostrando as cápsulas polares (A), o corpo do esporo (B), os prolongamentos caudais (C) e (D) os núcleos celulares da célula esporoplasmática.



Fonte: Silva Junior (2012).

Doenças provocadas pelo gênero *Henneguya* são relatadas causando danos econômicos, devido a mortalidade de peixes como também a perda da qualidade de sua carne (Capodifoglio, 2014). Uma das doenças mais comuns causadas pelo *Henneguya* em peixes é a infecção das brânquias. Isso pode resultar em inflamação e danos aos tecidos das brânquias, o que pode afetar a respiração do peixe. A infecção também pode afetar outros órgãos internos,

como o coração, fígado e rins, causando problemas de saúde graves e até a morte. Temos como exemplo: a infecção de salmões no Pacífico, costa da Ásia e América do norte e em gêneros de peixes Coregonos na Europa, provocados por *Henneguya zschokkei* (Lom; Dyková, 2006; Feist; Longshaw, 2006).

No Japão já foram descritas infecções cardíacas em peixes do gênero *Lateolabracis* sp. e *Pargus major* parasitados por *H. pagri*, levando-os a morte. (Yokoyama *et al.*, 2005). Todavia a maioria das espécies até o momento são poucos patógenas sem a capacidade de matar seu hospedeiro, ainda que possa prejudicar seu crescimento (Carvalho-Varela, 2002). A oferta mundial per capita de pescado atingiu um novo recorde histórico de 20 kg per capita em 2014, graças a um intenso crescimento da aquicultura, que atualmente fornece metade de todos peixe destinado ao consumo humano, segundo a FAO (2016).

No Brasil, existem inúmeras pesquisas relatando infecções em peixes de água doce, marinho e em cativeiros, principalmente entre esses dois gêneros *Henneguya* e *Mixobolus*. O gênero *Henneguya* é um dos mixosporídeos mais numerosos do grupo e possui cerca de mais 43 espécies que infectam peixes na América do Sul (Moreira, 2013).

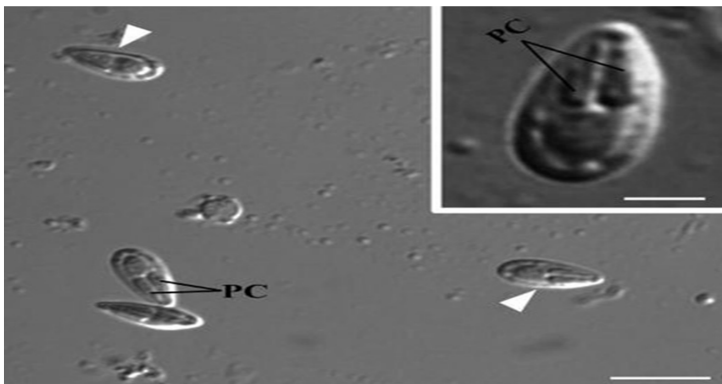
As infecções pelo gênero *Henneguya* podem ser graves e afetar seriamente a saúde e a sobrevivência dos peixes. É importante que os produtores de peixes tomem medidas preventivas para reduzir a propagação desses parasitas, incluindo o uso de técnicas de manejo adequadas e o tratamento de infecções quando ocorrem. As espécies de *Henneguya* são difíceis de identificar com base apenas nas características morfológicas dos esporos, e um número de autores recomendam o uso de sequências do gene 18S rDNA

para apoiar o diagnóstico de novas espécies (Andree *et al.*, 1999; Kent *et al.*, 2001; Lom; Dyková, 2006).

Gênero *Myxobolus*

Dentre vários gêneros de mixosporídeos, os *Myxobolus* é o que apresenta a maior diversidade conhecida de espécies. Parasitam uma grande variedade de órgãos em peixes de ambientes marinhos e de água doce. As características morfológicas dos esporos incluem duas cápsulas polares, geralmente piriformes, localizadas juntas; simetria bilateral; cápsulas polares, cada uma com um filamento polar; elipsóide, esporos ovais ou arredondados; ausência de projeções caudais; binucleado, protoplasma com ou sem vacúolo iodínóforo (Lom; Dykova, 2006) (Figura 3).

Figura 3. Esporo maduro de *Myxobolus marajoensis*. Cabeça de seta indicando esporos com cápsulas polares (PC); Barra de escala = 15 μm ; Detalhe de esporos frescos, com cápsulas polares (PC) sob Contraste de Interferência Diferencial (DIC); Barra de escala = 3 μm .

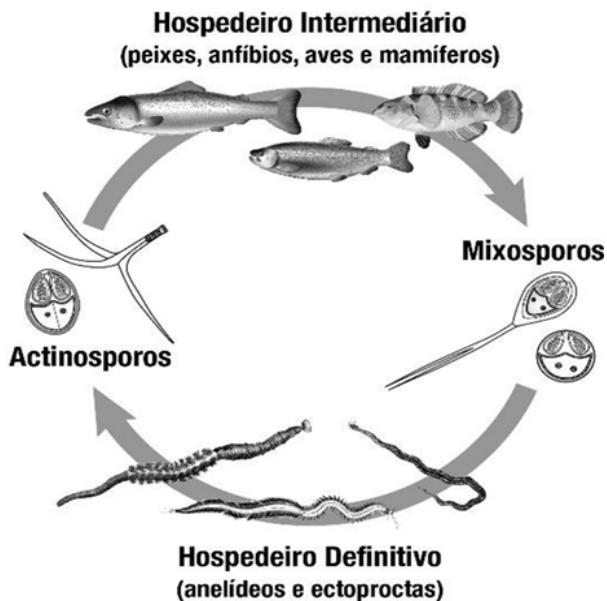


Fonte: Adaptado de Abrunhosa *et al.* (2017).

Os esporos de *Myxobolus* são caracterizados por uma cápsula com um comprimento variando entre 5 e 20 μm e uma cauda filamentosa que pode atingir até 200 μm (Molnar *et al.*, 2002). Esses esporos são transmitidos entre hospedeiros por meio de um ciclo de vida complexo, que envolve várias etapas de infecção, desenvolvimento e disseminação (Lom; Dyková, 2006). Embora muitas espécies de *Myxobolus* sejam consideradas parasitas benignos, algumas podem causar doenças graves em peixes cultivados em cativeiro (Buchmann; Uldal, 2010). Além disso, há relatos de infecções por *Myxobolus* acidental em humanos, inclusive esporos encontrados em fezes humanas no Brasil, embora esses casos sejam extremamente raros e geralmente envolvam indivíduos com sistemas imunológicos comprometidos (Reis *et al.*, 2019).

Os mixozoários do gênero *Myxobolus* têm um ciclo de vida complexo, envolvendo diferentes estágios de desenvolvimento em diferentes hospedeiros (Eszterbauer *et al.*, 2013). O estágio infectante, conhecido como esporo, é liberado pelo peixe infectado no ambiente e é capaz de infectar o hospedeiro intermediário, geralmente um invertebrado aquático. Em seguida, o hospedeiro intermediário infectado é ingerido pelo peixe definitivo, onde o parasita se desenvolve em diferentes tecidos (Sitjà-Bobadilla; Alvarez-Pellitero, 2019) (Figura 4).

Figura 4. Ciclo exemplificado de vida de um mixosporídeos.



Fonte: Seker (2020).

A infecção por *Myxobolus* pode causar danos significativos aos peixes hospedeiros, resultando em perda de apetite, danos aos órgãos internos, baixa taxa de crescimento e mortalidade (Eszterbauer *et al.*, 2015). Além disso, as infecções por *Myxobolus* também podem afetar negativamente a produção de peixes em ambientes de cultivo, com perdas econômicas significativas para a indústria aquícola (Sitjà-Bobadilla; Alvarez-Pellitero, 2019). A identificação de espécies de *Myxobolus* é realizada por meio de características morfológicas dos esporos, como tamanho, forma, presença de apêndices e ornamentações na superfície (Eszterbauer *et al.*, 2015). No entanto, a identificação precisa pode ser desafiadora devido à grande

diversidade de espécies e à variação morfológica dentro de uma mesma espécie (Sitjà-Bobadilla; Alvarez-Pellitero, 2019). Portanto, técnicas moleculares, como a análise de sequências de DNA, têm sido cada vez mais utilizadas para complementar a identificação morfológica (Eszterbauer et al., 2013).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A revisão sobre os mixosporídios parasitando o hospedeiro *Prochilodus argenteus* no médio curso do rio Tocantins fornece insights importantes sobre a ecologia parasitária desses peixes na região amazônica brasileira. Os mixosporídios representam uma ameaça significativa à saúde dos peixes, causando doenças como a mixosporidiose e afetando diversos órgãos vitais, como fígado, rins, brânquias, gônadas e intestino.

A identificação da presença de *Henneguya* spp. e *Myxobolus* spp. parasitando exemplares de *P. nigricans* destaca a diversidade de mixosporídios presentes nos ecossistemas aquáticos da região e a importância de estudos epidemiológicos para compreender a distribuição e o impacto desses parasitas na população de peixes nativos. Além de causarem danos diretos aos peixes hospedeiros, os mixosporídios também podem afetar a produtividade e a sustentabilidade das atividades pesqueiras, representando um desafio para a conservação dos recursos pesqueiros e para a segurança alimentar das comunidades ribeirinhas.

Portanto, a investigação contínua sobre a ecologia e a epidemiologia dos mixosporídios em peixes nativos é essencial para desenvolver estratégias de manejo e controle eficazes, visando mitigar os impactos negativos

desses parasitas na saúde dos ecossistemas aquáticos e na economia local. Ao mesmo tempo, a integração de medidas de prevenção, como a melhoria das práticas de manejo ambiental e o monitoramento da saúde dos peixes, pode ajudar a reduzir a incidência de doenças parasitárias e promover a conservação da biodiversidade aquática na região amazônica e além.

REFERÊNCIAS

AGOSTINHO, A. A; GOMES, L. C; PELICICE, F. M. **Ecologia e Manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007.

ALVAREZ, P.; BARJA, J.; BLANCH, A.; ESTÉVEZ, A.; FIGUERAS, A.; GIORGETTI, G.; JOFRE, J.; MCALLISTER, E.; SARTI, M.; VILLALBA, A. **Patología em Acuicultura**. Plan de Formación de Técnicos Superiores em Acuicultura. Madrid. Comisión Investigación Científica y técnica; v. 218, p. 235-236, 1988.

AZEVEDO C, CASAL G, MATOS P, FERREIRA I, MATOS E. Light and electron microscopy of the spore of *Myxobolus heckelii* n. sp. (Myxozoa), parasite from the Brazilian fish *Centromochlus heckelii* (Teleostei, Auchenipteridae). **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 56, n. 6, p. 589-593, 2009.

BUCHMANN, K.; ULDAL, A. Myxobolus cerebralis infection in rainbowtrout (*Oncorhynchus mykiss*) leads to increased susceptibility to *Yersinia ruckeri*. **Veterinary Immunology and Immunopathology**, v. 135, n. 1-2, p. 63-69, 2010.

CARTWRIGHT, P.; COLLINS, A. Fossils and phylogenies: integrating multiple lines of evidence to investigate the origin

of early major metazoan. **Integrative and Comparative Biology**, v. 47, p. 744-751, 2007.

CAPODIFOGGIO, K. R. H. Filogenia molecular e interação parasito-hospedeiro de mixosporídeos parasitas de peixes procedentes de pisciculturas do estado de São Paulo, Brasil. **Tese de doutorado**. Universidade de São Paulo). 2014.

CHOUERI, R. B.; AZEVEDO, J. A. Biodiversidade e impacto de grandes empreendimentos hidrelétricos na Bacia Tocantins-Araguaia: uma análise sistêmica. **Sociedade & Natureza**, v. 29, n. 3, p. 439-453, 2017.

SILVA, M. F.; NEGREIROS-MENDES, F. G.; LOPES-SILVA, L. E.; SINDEAUX-NETO, J. L.; GIESE, E. G.; HAMOY, I. G.; MATOS, E. R. (2021). New species of *Myxidiidae* Thélohan, 1892 (Myxosporea: Bivalvulida) found in characiform fish from the basin of Tocantins River in eastern Brazilian Amazonia. **Parasitology International**, v. 83, p. 1-6, 2021.

DINIZ, I.R. **Cerrado**: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação. Editora UnB, Brasília, 2010, pp. 333-375.

EIRAS, J. C.; ADRIANO, E. A. A checklist of new species of *Henneguya* Thélohan, 1892 (Myxozoa: Myxosporea, Myxobolidae) described between 2002 and 2012. **Systematic Parasitology**, v. 83, p; 95-104, 2012.

ESZTERBAUER, E.; SIPOS, D.; FORRÓ, B.; BARTOSOVÁ, P.; HOLZER, A. S. Molecular characterizati on of *Sphaerospora molnari* (Myxozoa), the agent of gill sphaerosporosis in common carp *Cyprinus carpio carpio*. **Diseases of Aquatic**

Organisms, v. 104, n. 1, p. 59-67, 2013.

FAO. **O estado mundial da Pesca e Aquicultura**. Departamento de Pesca e Aquicultura. Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação. 2016. 251p. Disponível em: <https://www.fao.org/fishery/en/publications/67905>. Acesso em: 05 fev 2024.

FEIST, S. W.; LONGSHAW, M. Phylum Myxozoa. In: WOO, P. T. K. (ed). **Fish diseases and disorders. Protozoan and metazoan infections**. CABI Publishing: Wallingford. pp 230-296. 2006.

FERREIRA, M. N. **Planejamento Sistemático das Unidades de Conservação no Estado do Tocantins**. 2011. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

FINER, M.; JENKINS, C. N. Proliferation of Hydroelectric Dams in the Andean Amazon and Implications for Andes-Amazon Connectivity. **PloS ONE**, v. 7, n. 4, p. 1-9, 2012.

FRANÇOSO, R. D.; BRANDÃO, R.; NOGUEIRA, C. C.; SALMONA, Y. B.; MACHADO, R. B.; COLLI, G. R. Perda de habitat e eficácia de áreas protegidas no hotspot Cerrado. **Natureza & Conservação**, v. 13, p. 35-40, 2015.

FIALA, I. The phylogeny of Myxosporea (Myxozoa) based on small subunit ribosomal RNA gene analysis. **International Journal for Parasitology**, v. 36, n. 14, p. 1521-34, 2006.

HOLZER, A. S.; BARTOŠOVÁ-SOJKOVÁ, P.; BORN-TORRIJOS, A.; LÖVY, A.; HARTIGAN, A.; FIALA, I. The joint Evolution of

the Myxozoa and their alternate hosts: A cnidarian recipe for success and vast biodiversity. **Molecular Ecology**, v. 27, p. 1651-1666, 2018.

BARTHOLOMEW, J. L.; ATKINSON, S. D.; HALLETT, S. L.; LOWENSTINE, L. J.; GARNER, M. M.; GARDINER, C. H.; BROWN, J. D. Myxozoan parasitism in waterfowl. **International Journal for Parasitology**, v. 38 p. 1199-1207, 2008.

JANKOWSKI, T.; COLLINS, A. G.; CAMPBELL, R. Global diversity of inland water cnidarians. **Freshwater Animal Diversity Assessment**, v.1, p. 35-40, 2008.

KENT, M. L.; ANDREE, K. B.; BARTHOLOMEW, J. L.; ELMATBOULI, M.; DESSER, S. S.; DEVLIN, R. H.; Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 48, n. 4, p. 395-413, 2001.

LOM, J.; DYKOVÁ, L. Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. **Folia Parasitologica**, v. 53, n. 1, p. 1-36, 2006.

LUQUE, J. L. Mixosporidiosis in fish. **Veterinary Parasitology**, v. 126, n. 1-2, p. 31-57, 2004.

MOREIRA, A. S. G; Taxonomia, filogenia e interação parasita. Hospedeiro na infecção de Myxosporídeo em Piapara (*Leporrinus obtusideus*) e dourado (*Salminus brasiliensis*) oriundos do rio Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo. Universidade de São Paulo. Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos. 2013.

MORETTO, E. M.; GOMES, C. S.; ROQUETTI, D. R.; JORDÃO, C. D. O. Histórico, Tendências e Perspectivas no planejamento espacial de Usinas Hidrelétricas Brasileiras: a antiga e atual fronteira amazônica. **Ambiente e Sociedade**, v. 15, n. 3, pp. 141-164, 2012.

MORUETA-HOLME, N.; FLØJGAARD, C.; SVENNING, J. C. Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species. **PloS one**, v. 5, n. 4, p. 1-12, 2010.

MOLNAR, K.; ESZTERBAUER, E.; SZÉKELY, C.; DÁN, Á.; HARRACH, B. Morphological and molecular biological studies on intramuscular *Myxobolus* spp. of cyprinid fish. **Journal of Fish Diseases**, v. 25, n. 11, p. 643-652, 2002.

OKAMURA, B.; GRUHL, A.; BARTHOLOMEW, J. L. **An introduction to myxozoan evolution, ecology and development**. Springer International Publishing, 2015.

PARK, E.; HWANG, D. S.; LEE, J. S.; SONG, J. I.; SEO, T. K.; WON, Y. J. Estimation of divergence times in cnidarian Evolution base don mito chondrial protein-coding genes and the fóssil record. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 62, n. 1, p. 329-345, 2012.

REIS, L. L.; JESUS, L. C.; FERNANDES, O. C. C.; BARROSO, D. E. First report of *Myxobolus* (Cnidaria: Myxozoa) spores in human feces in Brazil. **Acta Amazonica**, v. 49, p. 162-165, 2019.

RIBEIRO, M. C. L. B.; PETRERE, M.; JURAS, A. A. Ecological integrity and fisheries ecology of the Araguaia-Tocantins

River Basin, Brazil. **Regulated Riers: Research and Management**, v. 11, p. 325-350, 1995.

RODRIGUES, R. N. Revisão de literatura das espécies de *Henneguya* e *Myxobolus* (Cnidaria, Myxosporea) descritas em peixes dulcícolas do Brasil. Orientador: Jacqueline Pompeu Abrunhosa. 2021. 49 f. **Trabalho de Conclusão de Curso** (Graduação em Engenharia de Pesca) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Campus Belém.

SILVA JR., A. C. S. Myxosporidiose em peixes de água doce. **Estação Científica (Unifap)**, v. 2, n. 2, p. 25-39, 2014.

TAGLIAVINI, V. P. Caracterização da biodiversidade dos mixozoários (Cnidaria: Myxosporea) parasitos de peixes do rio Batalha, médio rio Tietê, São Paulo. 2018. **Dissertação (mestrado)** - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Botucatu.

YOKOYAMA, H.; ITOH, N.; TANAKA, S. *Henneguya pagri* n. sp. (Myxozoa: Myxosporea) causing cardia chenneyosis in redsea bream, *Pagrus major* (Temminck & Schlegel). **Journal of Fish Diseases**, v. 28, n. 8, p. 479-487, 2005.

