

UNIVERSIDADE ESTADUAL DA REGIÃO TOCANTINA DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS, NATURAIS E TECNOLÓGICAS
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

GABRIEL RODRIGUES DA SILVA

**MORFOLOGIA E FILOGENIA DE MYXOSPORIDEOS (CNIDARIA:MYXOZOA)
PARASITOS DE PEIXES NATIVOS NA PORÇÃO OESTE DO ESTADO DO
MARANHÃO, AMAZONIA ORIENTAL BRASILEIRA.**

Imperatriz – MA

2025

GABRIEL RODRIGUES DA SILVA

**MORFOLOGIA E FILOGENIA DE MYXOSPORIDEOS (CNIDARIA:MYXOZOA)
PARASITOS DE PEIXES NATIVOS NA PORÇÃO OESTE DO ESTADO DO
MARANHÃO, AMAZONIA ORIENTAL BRASILEIRA.**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Centro de Ciências Exatas, Naturais e Tecnológicas – CCENT, da Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL, do curso de Licenciatura em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr Marcelo Francisco da Silva

Imperatriz – MA


2025

GABRIEL RODRIGUES DA SILVA


**MORFOLOGIA E FILOGENIA DE MYXOSPORIDEOS (CNIDARIA:MYXOZOA)
PARASITOS DE PEIXES NATIVOS NA PORÇÃO OESTE DO ESTADO DO
MARANHÃO, AMAZONIA ORIENTAL BRASILEIRA**

Aprovado em: / /2026

Banca Examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **MARCELO FRANCISCO DA SILVA**
Data: 16/03/2026 19:32:26-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Prof. Dr. Marcelo Francisco da Silva (Orientador)
Doutora em Biologia de Agentes Infecciosos do Parasitários
Universidade Estadual da Região Tocantina Do Maranhão

Documento assinado digitalmente
 **SHEILA ELKE ARAUJO NUNES**
Data: 16/03/2026 19:44:11-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Sheila Elke Araújo Nunes

Doutora em Medicina Tropical

Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão

Documento assinado digitalmente
 **IVANEIDE DE OLIVEIRA NASCIMENTO**
Data: 19/03/2026 07:55:54-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Ivaneide de Oliveira Nascimento

Doutora em Agroecologia

Universidade Estadual da Região Tocantina Do Maranhão

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a Deus, meus progenitores, cônjuge e irmãos.

AGRADECIMENTOS

A Deus, fonte infinita de sabedoria e fortaleza, pela presença constante em cada desafio desta caminhada. Pela direção divina que guiou meus passos, pela paz depositada em meu coração e pela graça que me sustentou diante dos obstáculos. Que Sua luz, sempre viva, continue iluminando minhas escolhas e fortalecendo minha perseverança na concretização desta significativa jornada acadêmica.

À minha família, e de modo muito especial à minha esposa, meu alicerce seguro, cuja paciência, amor e compreensão foram essenciais durante os momentos de ausência, renúncia e cansaço. Seu apoio incondicional — emocional, financeiro e espiritual — foi fundamental para que cada etapa deste trabalho se tornasse possível, fortalecendo-me a avançar mesmo quando tudo parecia exaustivo.

Aos meus dedicados orientadores e professores, cuja competência e generosidade intelectual contribuíram decisivamente para a construção do meu conhecimento nas Ciências Biológicas. Suas orientações ultrapassaram os limites da sala de aula, enriquecendo não apenas minha formação acadêmica, mas também minha preparação como futura docente e pesquisadora.

Aos meus amigos verdadeiros, que mesmo distantes ou em silêncio, se fizeram presentes por meio de pensamentos, orações e palavras de encorajamento nos momentos de maior incerteza. A cada gesto de apoio, renovei minhas forças para seguir adiante.

Aos colegas de jornada acadêmica, pela parceria, respeito e companheirismo compartilhados ao longo destes anos. As trocas de experiências, os aprendizados mútuos e a solidariedade construída entre nós tornaram mais leves e significativos os desafios enfrentados.

À Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão (UEMASUL) e a todos os profissionais que, de forma direta ou indireta, contribuíram para a realização deste estudo, por proporcionarem um ambiente fértil para o desenvolvimento científico, humano e intelectual.

E, por fim, a cada pessoa que, mesmo sem meu conhecimento, colaborou de alguma forma para que este trabalho se concretizasse. Que estas páginas representem não apenas o resultado de um esforço individual, mas também um tributo ao apoio, incentivo e generosidade daqueles que caminharam comigo. Que a dedicação, o talento, a cooperação e o comprometimento de cada um sejam aqui reconhecidos como partes essenciais desta conquista.

S586m

Silva, Gabriel Rodrigues da

Morfologia e filogenia de myxosporídeos (cnidaria:myxozoa) parasitos de peixes nativos na porção oeste do estado do Maranhão, amazonia oriental brasileira. / Gabriel Rodrigues da Silva. – Imperatriz, MA, 2025.

36 f. ; il.

Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) – Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL, Imperatriz, MA, 2026.

1. Mixozoários. 2. Parasitologia de peixes. 3. Ecossistemas aquáticos. 4. Imperatriz - MA. I. Título.

CDU 597(812.1)

EPÍGRAFE

*“Os céus proclamam a glória de Deus; o
firmamento anuncia a obra das suas mãos.”*

— Salmos 19:1

RESUMO

Os mixozoários são parasitos intracelulares obrigatórios que utilizam vertebrados e invertebrados ao longo de seu ciclo de vida, representando um grupo de microparasitos amplamente associado a peixes tropicais, especialmente os mixosporídeos, sobre os quais há maior acúmulo de conhecimento. Entretanto, estudos existentes permanecem concentrados em determinadas regiões hidrográficas brasileiras e focam principalmente na morfologia e filogenia dos mixosporos, havendo lacunas referentes ao ciclo de vida em hospedeiros invertebrados e à filogeografia desses organismos, bem como seus potenciais efeitos ambientais e zoonóticos. Mixozoários acometem peixes de ambientes marinhos e dulcícolas e desempenham papel relevante na dinâmica das cadeias tróficas, podendo atuar como reguladores de populações naturais, além de provocarem impactos econômicos e zoonóticos em sistemas de cultivo. Assim, torna-se necessária a caracterização morfológica e filogenética desses parasitos em ambientes naturais do Maranhão, região ainda pouco investigada. Considera-se que os fatores que controlam a prevalência de mixozoários em ambientes tropicais são pouco conhecidos e que sua presença pode afetar a comunidade planctônica e promover divergência entre populações límnicas. Peixes teleósteos apresentam elevados níveis de infecção, com o tamanho corporal e o nível trófico influenciando a relação parasito-hospedeiro. Entre os microparasitos associados, os mixozoários (Cnidaria) estão entre os principais responsáveis por elevadas taxas de mortalidade em peixes. Este trabalho propõe investigar a ocorrência, morfologia e relações filogenéticas de mixozoários parasitos de peixes na região oeste do Maranhão, contribuindo para o entendimento da biota aquática local e fornecendo subsídios para manejo e avaliação sanitária do pescado regional. Foram avaliados 263 espécimes de peixes em ambientes naturais na bacia do rio Tocantins (área correspondente a porção final do médio curso deste rio), área de influência da Amazônia oriental brasileira. A prevalência observada de parasitoses causadas por mixozoários foi de 27,7% (73). Com destaque aos hospedeiros: Branquinha (*Psectrogaster amazônica*), piranhas (*Serrasalmus* sp e *Pygocentrus* sp) e Cutimatã (*Prochilodus lineatus* Valenciennes). Nos rins a ocorrência de mixozoários foi de 37,2 % de prevalência (33,4 % de ocorrência do gênero *Myxozoa* e 3,8% do gênero *Henneguya*). Em 15,6 % dos hospedeiros analisados ocorreu a infecção nas brânquias, com dominância de casos de parasitismo por *Henneguya* spp (13,6%) em relação a *Myxobolus* spp (1,9%). As brânquias e os rins foram os principais sítios de infecção. Com a ocorrência exclusiva no tecido branquial do gênero *Henneguya*, enquanto *Myxobolus* spp apresentou uma ampla variedade de sítios de infecção.

Palavras-chave: mixozoários; parasitologia de peixes; morfologia; filogenia; ecossistemas aquáticos.

ABSTRACT

Myxozoans are obligate intracellular parasites that use vertebrates and invertebrates throughout their life cycle, representing a group of microparasites widely associated with tropical fish, especially myxosporeans, for which a greater body of knowledge has accumulated. However, existing studies remain concentrated in specific Brazilian hydrographic regions and focus mainly on the morphology and phylogeny of myxospores, leaving gaps regarding the life cycle in invertebrate hosts, the phylogeography of these organisms, as well as their potential environmental and zoonotic effects. Myxozoans infect fish from marine and freshwater environments and play a relevant role in trophic chain dynamics, potentially acting as regulators of natural populations, in addition to causing economic and zoosanitary impacts in aquaculture systems. Thus, morphological and phylogenetic characterization of these parasites in natural environments of the state of Maranhão is necessary, a region that remains poorly investigated. It is considered that the factors controlling the prevalence of myxozoans in tropical environments are still poorly understood and that their presence may affect planktonic communities and promote divergence among limnic populations. Teleost fish exhibit high levels of infection, with body size and trophic level influencing the parasite–host relationship. Among the associated microparasites, myxozoans (Cnidaria) are among the main agents responsible for high mortality rates in fish. This study aims to investigate the occurrence, morphology, and phylogenetic relationships of myxozoan parasites of fish in the western region of Maranhão, contributing to the understanding of the local aquatic biota and providing subsidies for the management and sanitary evaluation of regional fish stocks. A total of 263 fish specimens were examined in natural environments within the Tocantins River basin (corresponding to the final portion of the middle course of this river), an area influenced by the Eastern Brazilian Amazon. The observed prevalence of myxozoan infections was 27.7% (73). The main host species included branquinha (*Psectrogaster amazônica*), piranhas (*Serrasalmus* sp. and *Pygocentrus* sp.), and curimatã (*Prochilodus lineatus* Valenciennes). In the kidneys, the occurrence of myxozoans showed a prevalence of 37.2%, with 33.4% attributed to the genus *Myxozoa* and 3.8% to the genus *Henneguya*. In 15.6% of the analyzed hosts, infection occurred in the gills, with dominance of parasitism by *Henneguya* spp. (13.6%) compared to *Myxobolus* spp. (1.9%). The gills and kidneys were the main sites of infection, with the genus *Henneguya* occurring exclusively in gill tissue, whereas *Myxobolus* spp. showed a wide variety of infection sites.

.Keywords: myxozoans; fish parasitology; morphology; phylogeny; aquatic ecosystems.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: regiões hidrográficas na porção oeste do Maranhão onde serão realizadas amostragens de peixes. 22
- Figura 2: Peixes nativos da bacia do médio curso do rio Tocantins hospedeiros de mixozoários. 25
- Figura 3: A e B) Myxozporos do gênero Myxozoa e cortes histológicos com cistos de mixozoários nas brânquias; C e D) Myxobolus sp na sangue periférico do hospedeiro 26
- Figura 4: Padrão de ocorrência dos gêneros observados de Myxozoários por sítio de infecção. 28
- Figura 5: Evidenciação da presença de material genético de Myxozoários após realização de Reação de Cadeia Polimerase – PCR com primers específicos 29

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Myxosporos observados em peixes da família no médio curso do rio Tocantins. 27

LISTA DE SIGLAS

ABI – Applied Biosystems Instruments

BLASTn – Basic Local Alignment Search Tool (nucleotide)

CEUA – Comissão de Ética no Uso de Animais

DIC – Contraste Diferencial Interferencial

DNA – Ácido desoxirribonucleico

dNTPs – Desoxirribonucleotídeos trifosfato

H&E – Hematoxilina e Eosina

IBAMA – Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis

LEL – Laboratório de Ecologia e Limnologia

NCBI – National Center for Biotechnology Information

PCR – Reação em Cadeia da Polimerase

SISBIO – Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade

Taq – Taq DNA polimerase

UEMASUL – Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão

UK – Reino Unido

USA – Estados Unidos da América

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 16 |
| 2 REVISÃO DE LITERATURA | 17 |
| 2.1 Myxozoa: aspectos gerais | 17 |
| 2.2 Patogenicidade | 17 |
| 2.2 Classificação e posição filogenética dos mixozoários | 18 |
| 2.3 Ciclo de vida e especificidade de hospedeiro | 19 |
| 2.4 Estudos de Myxozoa no Brasil | 19 |
| 2.5 Bacia Amazônica | 20 |
| 2.6 Lacunas de conhecimento e perspectivas futuras | 21 |
| 3 OBJETIVOS | 21 |
| 3.1 Objetivo Geral | 21 |
| 3.2 Objetivos Específicos | 21 |
| 4 MATERIAIS E MÉTODOS | 21 |
| 4.1 Área de estudo | 21 |
| 4.2 Coleta e caracterização de mixosporos | 23 |
| 4.3 Análise histológica e morfometria de mixozoários | 24 |
| 4.4 Análise molecular e filogenética | 24 |
| 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO | 25 |
| 5.1 Análises moleculares | 28 |
| 6 CONCLUSÕES | 29 |
| REFERÊNCIAS | 31 |

1 INTRODUÇÃO

Parasitas intracelulares obrigatórios no ambiente aquático, os mixozoários em geral são caracterizados por utilizarem vertebrados e invertebrados como hospedeiros intermediários e definitivos, ao longo de seu ciclo de vida (LOM & DYKOVÁ, 2006; OKAMURA et al., 2015). A classe Myxozoa, em especial os mixosporídeos, compõe um grupo de microparasitos eucariotos associados a peixes da região tropical sobre o qual existe o maior volume de conhecimento científico acumulado ao longo dos últimos anos (MATOS & AZEVEDO, 2004; ADRIANO & OKAMURA, 2017; SILVA et al., 2020, 2021).

Contudo, a maioria destes estudos, além de estarem restritos a algumas bacias hidrográficas das regiões Norte, Sudeste e Sul do Brasil, no geral tem foco principalmente na caracterização morfológica de mixosporos e filogenia destes organismos (CASAL et al., 2002; NALDONI et al., 2018). Aspectos relativos ao ciclo de vida destes organismos nos hospedeiros invertebrados e filogeografia de mixosporídeos são raramente abordados, o que gera uma lacuna de conhecimento importante, frente ao papel ambiental destes organismos e seu potencial zoonótico pouco conhecido e estudado (YAHATA et al., 2015; YOKOYAMA & OGAWA, 2015).

Acometendo tanto peixes de ambientes marinhos como dulcícolas, as mixosporidioses desempenham importante papel na dinâmica das cadeias tróficas aquáticas, sendo apontadas com um dos fatores que devem ser considerados como reguladores das populações naturais de pescado (HENNING et al., 2013). A ação destes organismos parasitos sobre criatórios comerciais de peixes e os possíveis problemas econômicos e zoonitários provocados, ainda são uma temática pouco abordada em estudos realizados na região tropical.

É nesse contexto, que a compreensão da estrutura e relações filogenéticas de mixozoários parasitos de peixes e invertebrados aquáticos em ambientes naturais no estado do Maranhão, além de gerar conhecimento sobre esta parcela da biota aquática, possibilitando o entendimento sobre as possíveis influências destes parasitos na dinâmica de peixes nativos e em sistemas de cultivo na porção maranhense da Amazônia oriental brasileira.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Myxozoa: aspectos gerais

Myxozoa (mixozoários) são organismos microscópicos multicelulares, altamente especializados, formadores de esporos, endoparasitos obrigatórios de organismos aquáticos (Kent et al., 2001; Canning e Okamura, 2004; Lom e Dyková, 2006) pertencentes ao Filo Cnidaria (Holland et al., 2010; Nesnidal et al., 2013; Chang et al., 2015; Takeuchi et al., 2015). Tendo como hospedeiros secundários os peixes, tanto de água doce como marinhos.

Esses parasitos tem uma longa história de divergências em relação a sua taxonomia. Inicialmente foram classificados dentro do Reino Protista Haeckel, 1866 e assim permaneceram por mais de 100 anos, até que as primeiras análises ultraestruturais (Siddall et al., 1995) e moleculares (Smothers et al., 1994; Siddall et al., 1995; Schlegel et al., 1996) demonstraram a associação de Myxozoa com os metazoários. Os primeiros estudos moleculares e filogenéticos, 19 baseados no gene nuclear ribossomal 18S, posicionaram Myxozoa dentro dos Metazoa, como um grupo-irmão de Bilateria (Cavalier-Smith et al., 1996).

Contudo, a confirmação de que mixosporídeos são cnidários só foi possível após uma longa trajetória de estudos moleculares e filogenéticos (Holland et al., 2010; Nesnidal et al., 2013; Chang et al., 2015; Takeuchi et al., 2015), quando então Myxozoa passou a integrar o grande grupo de invertebrados cnidários. Porém, algumas questões ainda permanecem em aberto em relação a evolução desses parasitos, como por exemplo, o período evolutivo em que ocorreu a divergência de Myxozoa a partir de seus ancestrais cnidários de vida livre, para se tornarem parasitos morfológicamente tão simplificados e com um ciclo de vida extremamente complexo (Lom e Dyková, 2006; Okamura et al., 2015b).

2.2 Patogenicidade

Nos últimos anos, os estudos relacionados a parasitos e patógenos de organismos aquáticos vem crescendo em diversas regiões, principalmente em hospedeiros com grande potencial para o cultivo e comercialização, dada a grande importância econômica dessas atividades (Luque, 2004). Peixes, tanto da natureza quanto de cultivo, são acometidos pelos mais diversos patógenos como vírus, bactérias, fungos e metazoários de diferentes taxas (Woo, 2006; Austin & Newaj-Fyzul, 2017).

Parasitos causam doenças em seus hospedeiros por vários mecanismos, seja por danos diretos que esses organismos geram aos tecidos ou em seus órgãos, privação de nutrientes ou oxigênio, este último em caso de infecções branquiais, ou indiretamente, deixando o hospedeiro mais susceptíveis a infecções secundárias e predadores, restrição no crescimento, além da possibilidade de levar o animal à morte (Mehlhorn, 22 2001; Austin & Newaj-Fyzul, 2017). Embora peixes de ambiente natural são comumente acometidos por infecções parasitárias, sobre certas condições, algumas espécies de parasitos podem ameaçar o equilíbrio populacional (Rückert et al., 2008).

Recentemente estudos que envolve mixosporídeos têm aumentado consideravelmente, principalmente em relação às espécies com potencial de gerar impactos em peixes com grande valor econômico (Hallet et al., 2015). Infecções por mixosporídeos podem causar uma série de danos e prejuízos, tanto na natureza quanto em sistemas de cultivo, e também podem ser um desafio ecológico para as populações de peixes com baixo estoque local ou ameaçando a extinção, o que tem levado pesquisadores de todo o mundo a estudar sua diversidade e a compreender os impactos que podem causar às populações de peixes locais (Okamura et al., 2015).

Estudos que envolvem patologias causadas por mixosporídeos mostram que as brânquias estão entre os órgãos mais acometidos (Molnár, 2002), provavelmente por causa do contato direto com a água e por ser região com maior facilidade para liberação de esporos (Eszterbauer et al., 2013). Infecções e lesões nos tecidos branquiais podem causar déficit nas trocas gasosas e iônicas, comprometendo consideravelmente a saúde do animal (Roberts, 2001).

2.2 Classificação e posição filogenética dos mixozoários

Os mixozoários representando uma transição evolutiva radical de formas livres para parasitárias (OKAMURA, 2015). Estudos genômicos revelam que espécies como *Myxobolus honghuensis* apresentam evolução do tipo “mosaico”, mantendo genes de cnidários livres, ao mesmo tempo em que sofrem redução morfológica e especialização parasitária (GUO et al., 2022). Essa posição filogenética tem implicações importantes na compreensão da biologia, ciclo de vida e estratégias de adaptação desses organismos (GUO et al., 2022).

2.3 Ciclo de vida e especificidade de hospedeiro

Vários estudos mostraram o envolvimento de invertebrados no ciclo de vida de Myxozoa, que apresenta alternância entre dois hospedeiros: invertebrados (oligoquetos e poliquetos, na classe Myxosporea e briozoários de água doce, na classe Malacosporea), os quais são os hospedeiros definitivos, e vertebrados (peixes), que são hospedeiros intermediários.

Em mixosporídeos, estes estudos mostram que os peixes são infectados através do contato com os esporos liberados na água junto com as fezes dos hospedeiros invertebrados. Ao contato com o hospedeiro susceptível, o túbulo polar é extrudado e ancora-se ao hospedeiro vertebrado. Os actinosporos contém células ameboides que são as estruturas infectantes (Okamura e Gruhl, 2015). Uma vez liberado, o esporoplasma penetra no tecido do hospedeiro vertebrado e, através de migrações intercelulares, período em que se observa uma série de etapas de sucessivas divisões celulares, alcançam o tecido alvo da infecção (Kallert, 2006).

Os mixosporos, que são os esporos produzidos durante a fase de desenvolvimento no vertebrado, são liberados na água via excreções, ruptura de cistos da pele e das brânquias, ou ainda depois da morte do peixe infectado (Wolf e Markiw, 1984; Gilbert e Granath, 2003; Bartholomew et al., 2006). No corpo d'água, os mixosporos podem permanecer infectivos por muitos anos (Okamura e Gruhl, 2015)

2.4 Estudos de Myxozoa no Brasil

No Brasil, aproximadamente 120 espécies de Myxosporea estão descritas parasitando peixes de várias espécies e grupos taxonômicos, em importantes bacias hidrográficas como, as bacias dos rios Amazonas, Paraná-Paraguai, Araguaia-Tocantins, São Francisco e Paraíba do Sul (Adriano e Oliveira, 2017). Algumas espécies também foram descritas parasitando peixes em ambientes de criação (Martins e Souza, 1997; Adriano et al., 2002; 2005a; b; Capodifoglio et al., 2015; 2016).

Algumas espécies encontradas em peixes da fauna brasileira têm se mostrado patogênicas ou com grande potencial para causar danos em seus hospedeiros, como por exemplo, *Henneguya* sp Adriano et al. 2012, encontrada infectando as brânquias de pintado e cachara de ambiente natural no Pantanal Mato-Grossense. O parasito desenvolve inicialmente na brânquia, mas formou grandes cistos, divididos por uma rede de septos formada por

tecido conjuntivo, que avançaram sobre os filamentos, sendo observado infiltrado inflamatório e aglomerado (Adriano et al., 2012).

De uma maneira geral, os estudos envolvendo a diversidade desses parasitos ainda são bastante escassos na América do Sul, em comparação com a grande diversidade de peixes de água doce dessa região, considerada a mais rica e diversa do planeta (Buckup et al., 2007), bem como diante da presença de grandes bacias hidrográficas e do alto consumo e criação de peixes de água doce nas diferentes regiões, principalmente no Brasil (SUFRAMA, 2003).

2.5 Bacia Amazônica

A região Amazônica possui a mais extensa rede hídrica do planeta, com cerca de 700.000 km² de extensão (Santos e Ferreira, 1999), cuja área de drenagem cobre cerca de um terço de todo o continente Sul Americano (Barthem et al., 2004). Aproximadamente 68% de sua área de drenagem situa-se em território brasileiro, sendo o restante distribuído por outros oito países: Peru, Colômbia, Equador, Bolívia, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa e Suriname (Junk et al., 2011). Com exceção dos rios maiores, cujas nascentes se encontram nas montanhas andinas, quase todos os rios amazônicos são resultantes da junção de pequenos riachos que drenam a imensa floresta (Walker, 1991).

Estimativas sugerem que toda a bacia possui de 6 a 7 30 mil afluentes interligados em rede, os quais proporcionam densa e heterogênea rede de rios que abrigam a grande biodiversidade aquática (Tundisi, 2003). A Bacia Amazônica conta com aproximadamente 1.500 espécies de peixes descritas (Barthem e Fabré, 2004; Santos et al., 2006, Buckup et al., 2007), mas com estimativas de que este número possa atingir a mais de 3.000 espécies (Goulding e Barthem, 1997), sendo os membros das ordens Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes os mais comumente encontrados, seguido por representantes das famílias Cichlidae, Osteoglossidae, Cyprinodontidae e Poecillidae (Bayley e Petrere, 1989). Deste total, cerca de 200 espécies são exploradas para fins comerciais e de subsistência pelas populações locais (Petrere-Jr e Peixer, 2007).

A pesca é uma das atividades econômicas mais importantes da região Norte, sobretudo na região da Bacia Amazônica (Santos & Santos, 2005). De acordo com o último relatório estatístico da pesca, realizado pelo Ministério da Pesca e Aquicultura - MPA (2011), o Brasil produziu 1.264.765 toneladas de pescado em 2010. Na região Norte foram produzidas 326.128,3 toneladas, sendo que apenas 94.265,3 toneladas foram oriundas da

pesca extrativista marinha e o restante é oriundo da água doce, com 137.144,5 toneladas, além das 94.578 toneladas oriundas da aquicultura (MPA, 2011).

2.6 Lacunas de conhecimento e perspectivas futuras

Apesar dos avanços em morfologia, filogenia e genômica dos mixozoários, permanecem lacunas significativas: (i) ciclos de vida completos de muitas espécies; (ii) papel de hospedeiros invertebrados; (iii) mecanismos de resistência e suscetibilidade de hospedeiros vertebrados; (iv) dados escassos em regiões tropicais (YOKOYAMA, 2003). Esses gaps reforçam a necessidade de estudos em ambientes como o Maranhão, ampliando o conhecimento sobre a biodiversidade local e fornecendo subsídios para manejo e prevenção em aquicultura.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

Caracterizar a morfologia e as relações filogenéticas de mixozoários parasitos de peixes em ambientes naturais na região oeste do estado do Maranhão, porção oriental da Amazônia legal brasileira.

3.2 Objetivos Específicos

- Investigar a ocorrência de parasitos mixozoários em espécimes de pescado, capturados por métodos tradicionais na região oeste do estado do Maranhão;
- Descrever a morfologia dos grupos de mixozoários parasitos de peixes na região oeste do estado do Maranhão;
- Caracterizar alterações histológicas promovidas pela interação dos parasitos com os tecidos dos hospedeiros;
- Contribuir para um melhor conhecimento científico do estado sanitário do pescado comercializado na região oeste do estado do Maranhão.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Área de estudo

Os exemplares de peixes nativos analisados foram obtidos por meio de campanhas de coleta realizadas em corpos hídricos pertencentes às bacias hidrográficas dos rios Tocantins, Gurupi e Mearim, localizadas na região oeste do estado do Maranhão (Fig. 1). Essas bacias apresentam grande relevância ecológica, por abrigarem elevada diversidade ictiofaunística e desempenharem papel fundamental na manutenção dos ecossistemas aquáticos regionais.

As coletas foram realizadas utilizando diferentes artes de pesca, incluindo pesca manual com linha de mão, redes de espera e tarrafa, selecionadas de acordo com as características ambientais dos locais amostrados e com o objetivo de maximizar a captura de diferentes espécies e classes de tamanho. O uso de múltiplos métodos de captura visa reduzir vieses amostrais e possibilitar uma representação mais ampla da ictiofauna local.

Os pontos de coleta foram distribuídos ao longo dos cursos d'água das referidas bacias, abrangendo trechos com diferentes características ambientais, como variações de profundidade, correnteza, tipo de substrato e cobertura vegetal marginal. Essas variações ambientais são consideradas relevantes para a ocorrência e a dinâmica de parasitos, uma vez que fatores como qualidade da água, disponibilidade de hospedeiros intermediários e condições de estresse ambiental podem influenciar a prevalência e intensidade das infecções parasitárias.

As atividades de campo seguiram rigorosamente as normas legais e éticas vigentes. A coleta dos exemplares foi realizada conforme as recomendações estabelecidas na Autorização para Atividades com Finalidade de Pesquisa nº 77709-1, concedida pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO/IBAMA). Ademais, todos os procedimentos laboratoriais e experimentais envolvendo os animais encontram-se em processo de avaliação pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão (CEUA/UEMASUL), sob o protocolo nº 6186201221, garantindo o cumprimento dos princípios de bem-estar animal e de boas práticas científicas.

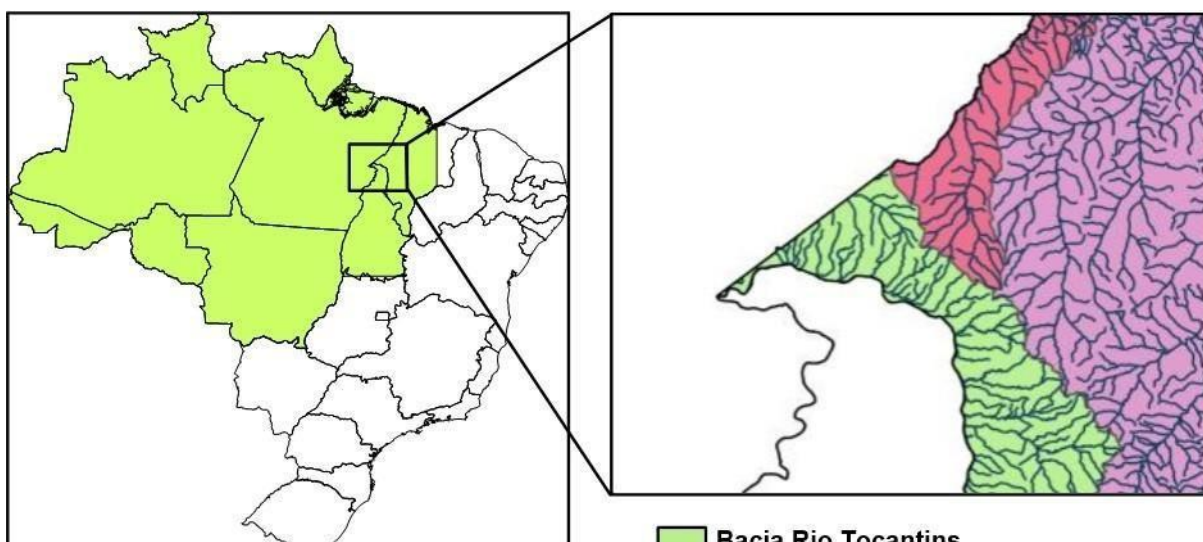


Figura 1: regiões hidrográficas na porção oeste do Maranhão onde serão realizadas amostragens de peixes.

4.2 Coleta e caracterização de mixosporos

Os espécimes de peixes foram coletados nos ambientes aquáticos previamente definidos, utilizando-se artes de pesca adequadas ao porte e comportamento das espécies-alvo, minimizando o estresse e possíveis danos físicos. Após a captura, os peixes foram mantidos vivos em recipientes aerados contendo água do próprio habitat, garantindo a manutenção das condições físico-químicas naturais até o transporte.

Os exemplares foram transportados até o Laboratório de Ecologia e Limnologia da Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – LEL/UEMASUL, onde permaneceram em aquários devidamente higienizados, contendo água do local de coleta, sob aeração contínua e temperatura controlada entre 24 e 26 °C. Durante esse período, os peixes foram mantidos em observação até o momento das análises parasitológicas.

Cada exemplar foi identificado até o menor nível taxonômico possível, pesado (g) e medido (comprimento total e padrão, em cm). Para a pesquisa de mixosporídeos, os peixes foram previamente insensibilizados e imobilizados por miotomia neural, procedimento amplamente utilizado em estudos parasitológicos por garantir rápida perda da sensibilidade e redução do sofrimento animal. Em seguida, foi realizada uma inspeção macroscópica detalhada da superfície corpórea externa e dos órgãos internos, utilizando microscópio estereoscópico, visando à detecção de lesões, alterações teciduais ou cistos compatíveis com infecção por microparasitos.

Fragmentos de tecidos que apresentarem características sugestivas de parasitismo foram removidos e prensados entre lâmina e lamínula para exame a fresco sob microscopia óptica. Após a confirmação da presença de microparasitas, porções dos tecidos parasitados foram fixadas em solução de Davidson (álcool 95%, formaldeído, ácido acético e água) para análises histológicas e em etanol a 80% para posterior realização de estudos de biologia molecular.

4.3 Análise histológica e morfometria de mixozoários

O material parasitário observado a fresco foi analisado por meio de microscopia óptica de campo claro e por microscopia com Contraste Diferencial Interferencial (DIC), possibilitando melhor visualização das estruturas internas e externas dos mixozoários. As

imagens obtidas foram registradas por meio de fotomicrografias digitais, que servirão de base para a caracterização morfológica e morfométrica dos parasitos.

As medidas morfométricas, como comprimento e largura do corpo do esporo, dimensões das cápsulas polares e comprimento dos filamentos polares, foram realizadas com auxílio de software de análise de imagens, seguindo critérios padronizados na literatura. Os dados obtidos foram comparados com descrições previamente publicadas de espécies congêneres, permitindo a identificação e/ou diferenciação dos táxons encontrados.

Para os estudos histológicos, os fragmentos de tecidos previamente fixados em solução de Davidson sendo submetidos a um protocolo padrão de desidratação em série crescente de etanol, diafanização em xilol e inclusão em parafina. Posteriormente, serão confeccionados cortes histológicos com espessura aproximada de 6 μm , os quais foram montados em lâminas de vidro.

Os cortes foram corados pelas técnicas de hematoxilina e eosina (H & E), Ziehl-Neelsen e Giemsa, com o objetivo de evidenciar a organização tecidual, a localização dos parasitos e possíveis alterações histopatológicas associadas à infecção, conforme descrito por Casal et al. (2007) e Santiago et al. (2012).

4.4 Análise molecular e filogenética

A extração e purificação do DNA genômico dos parasitos foi realizada utilizando o kit comercial PureLink® Genomic DNA (Invitrogen, USA), seguindo rigorosamente as instruções do fabricante. Durante todas as etapas do procedimento, foram adotadas medidas de biossegurança e boas práticas laboratoriais, incluindo o uso de materiais estéreis e ambientes separados para preparação de reagentes e manipulação de DNA, a fim de evitar contaminações cruzadas.

O DNA extraído foi utilizado como molde para reações de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR), realizadas em volume final de 25 μL , contendo tampão apropriado, MgCl_2 , dNTPs, Taq DNA polimerase, primers específicos e a amostra de DNA. As condições de amplificação foram ajustadas conforme o conjunto de primers utilizado.

Foram empregados primers descritos na literatura para a amplificação da pequena subunidade do DNA ribossomal (18S rDNA). Os produtos amplificados foram submetidos à eletroforese em gel de agarose. As bandas correspondentes aos fragmentos de interesse foram

purificadas utilizando o kit GFX™ PCR DNA e Gel Band Purification (GE Healthcare, UK) e enviadas para sequenciamento utilizando o kit BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing (Applied Biosystems, EUA), em um analisador genético ABI 3100. As sequências obtidas foram editadas e utilizadas para a geração de sequências consenso, e comparadas com sequências depositadas no GenBank por meio da ferramenta BLASTn do NCBI.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram avaliados 263 espécimes de peixes, amostrados ao longo do período de vigência da bolsa em ambientes naturais na bacia do rio Tocantins dentro da área correspondente a porção final do médio curso deste rio, na área de influência da Amazônia oriental brasileira.

A prevalência observada de parasitoses causadas por mixozoários nos peixes analisados foi de 27,7% (73). Com destaque aos hospedeiros Branquinha (*Psectrogaster amazonica* Eigenmann & Eigenmann, 1889), as piranhas (*Serrasalmus* sp e *Pygocentrus* sp) e Cutimatã (*Prochilodus lineatus* Valenciennes, 1837) (Fig. 2).

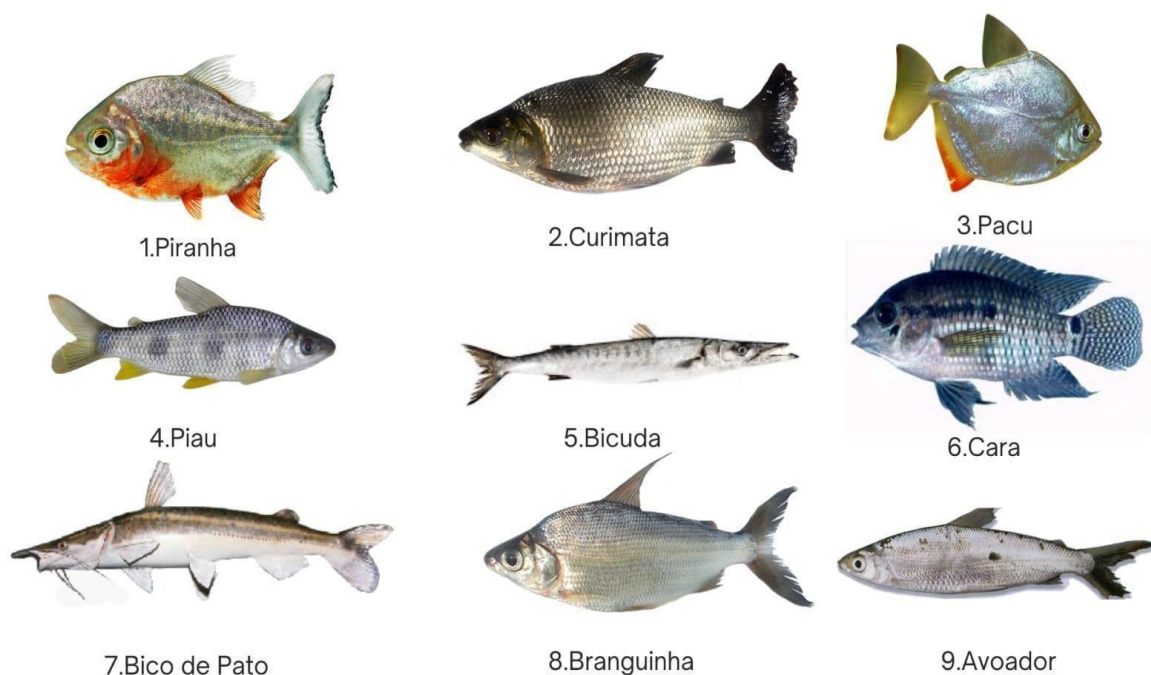


Figura 2: Peixes nativos da bacia do médio curso do rio Tocantins hospedeiros de mixozoários.

Os rins foram os principais sítios de ocorrência de mixozoários com 37,2 % de prevalência, onde 33,4 % representava a ocorrência de mixozoários pertencentes gênero

Myxozoa e 3,8% de mixozoários do gênero *Henneguya* (Tab. 1). Em 15,6 % dos hospedeiros analisados ocorreu a infecção por mixozoários nas brânquias, havendo uma dominância de casos de parasitismo por *Henneguya* spp (13,6%) em relação a *Myxobolus* spp (1,9%). A evidenciação pelas técnicas de análises histológicas dos cistos de mixozoários nos filamentos branquiais foi mais freqüente em relação a outros órgãos (Fig. 3).

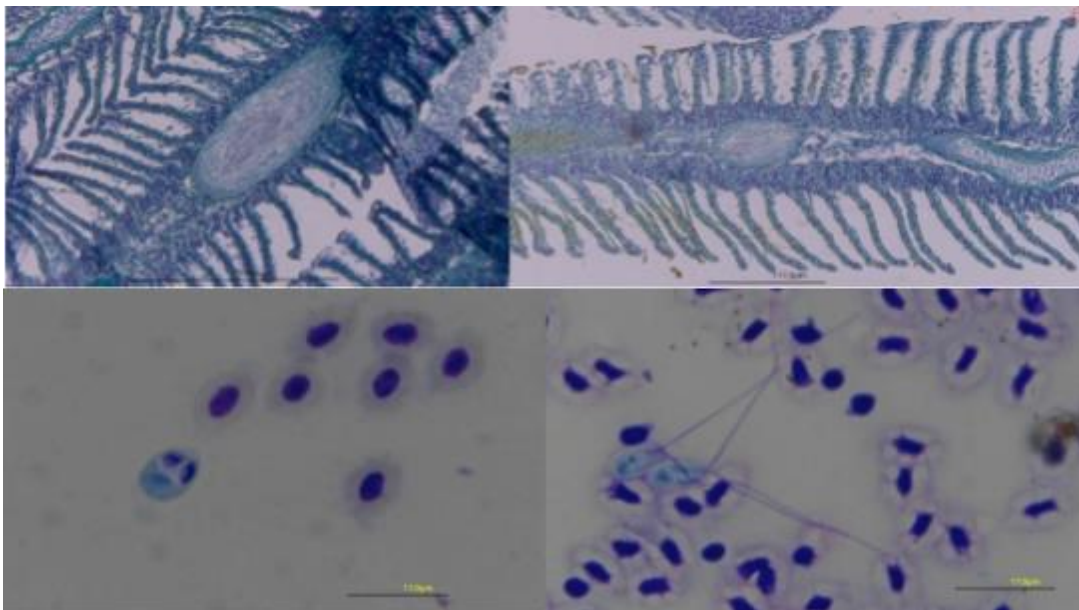


Figura 3: A e B) Myxozporos do gênero Myxozoa e cortes histológicos com cistos de mixozoários nas brânquias; C e D) Myxobolus sp na sangue periférico do hospedeiro

Tabela 1: Myxosporos observados em peixes da família no médio curso do rio Tocantins.

| Parasito | Órgão | Peixe | Quantidade |
|------------------------|--------------|--------------|-------------------|
| <i>Myxobolus</i> sp1 | rins | Cara | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp2 | fígado | Piranha | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp3 | estomago | Piranha | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp4 | brânquia | Piau | 2 |
| <i>Myxobolus</i> sp5 | bexiga | Bicuda | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp6 | olhos | Curimata | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp7 | brânquia | Curimata | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp8 | rins | Curimata | 7 |
| <i>Myxobolus</i> sp9 | rins | Piranha | 7 |
| <i>Myxobolus</i> sp10 | coração | Pacu | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp11 | cauda | Piranha | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp12 | baco | Piranha | 1 |
| <i>Myxobolus</i> sp 13 | brânquia | Bico de pato | 1 |

| | | | |
|----------------------|----------|------------|----|
| <i>Henneguya</i> sp1 | brânquia | Branquinha | 14 |
| <i>Henneguya</i> sp2 | rins | Branquinha | 10 |
| <i>Henneguya</i> sp3 | brânquia | Avoador | 5 |
| <i>Henneguya</i> sp4 | brânquia | Piranha | 9 |
| <i>Henneguya</i> sp5 | branquia | Pacu | 4 |
| <i>Henneguya</i> sp6 | branquia | Curimata | 3 |
| <i>Henneguya</i> sp7 | branquia | Bicuda | 1 |

As brânquias e os rins foram os principais sítios de infecção observados. Com a ocorrência de de myxozoários do gênero *Henneguya* exclusivamente no tecido branquial dos hospedeiros, enquanto *Myxobolus* spp apresentou uma ampla variedade de sítios de infecção (Fig. 4).

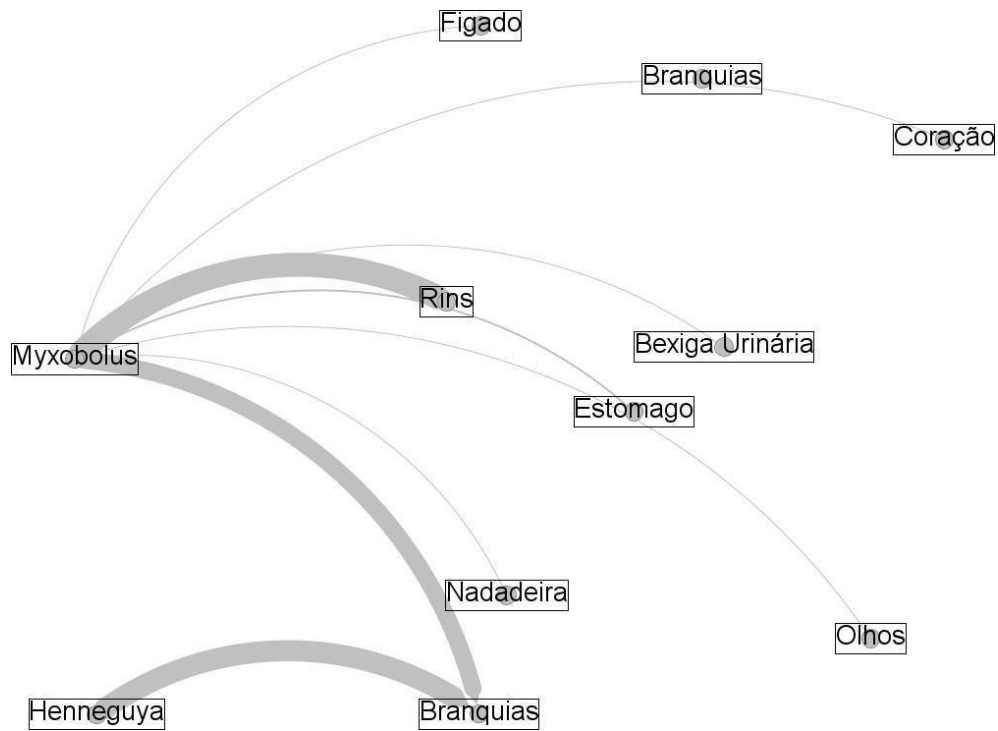


Figura 4: Padrão de ocorrência dos gêneros observados de Myxozoários por sítio de infecção.

5.1 Análises moleculares

A técnica de Reação de Cadeia Polimerase foi utilizada a fim de obter amplificação parcial do gene 18S dos mixosporídeos coletados. Após evidenciação da presença de material genético nos amplicons obtidos (Fig. 5) o material foi encaminhado para o service de sequenciamento.

De 35 amostras enviadas para sequenciamento até o presente momento, somente foi possível obter resultados parciais de 11 amostras.



Figura 5: Evidenciação da presença de material genético de Myxozoários após realização de Reação de Cadeia Polimerase – PCR com primers específicos

Os gêneros *Myxobolus* e *Henneguya* são considerados os mais diversos dentro da classe Myxozoa, especialmente em ambientes límnicos tropicais (SILVA et al., 2023). Apesar disso, a diversidade conhecida destes grupos ainda é considerada baixa, frente ao potencial de infecção e os padrões de dispersão e de endemismo relatados para os mixozoários Bivalvulidae.

Muitos autores consideram essa classe de parasitos dentro do escopo de grupos de agentes parasitários sobre os quais o conhecimento pode ser ainda considerado negligenciado pelo meio científico. Principalmente devido ao reduzido número de grupos de pesquisa dedicados a estudar essa temática (ADRIANO & OKAMURA, 2017; SILVA et al., 2020).

6 CONCLUSÕES

Os mixozoários, apesar de sua ampla distribuição, apresentam baixa visibilidade científica, sendo frequentemente negligenciados em estudos parasitológicos quando comparados a outros grupos de parasitos mais conhecidos. A dificuldade de identificação morfológica e filogenética, necessidade de técnicas específicas de análise e ao reduzido número de especialistas nesta área, limitam os estudos a cerca destes parasitas, abrindo lacunas significativas no conhecimento sobre sua diversidade, distribuição geográfica e relações parasita-hospedeiro, especialmente em regiões como a porção oeste da Amazônia maranhense.

A realização do estudo possibilitou ampliar o conhecimento acerca da diversidade de mixozoários parasitos de peixes, em amostras de pescados nativos, capturados na bacia do rio Tocantins. Os gêneros *Myxobolus* e *Henneguya* foram os representantes deste grupo de agentes parasitários na amostragem uma área ainda pouco investigada sob a perspectiva da parasitologia de organismos aquáticos. Esses dados reforçam a importância de estudos voltados a esses grupos de parasitos pouco explorados, contribuindo para a valorização científica dos mixozoários e para a ampliação do entendimento sobre a biodiversidade parasitária associada aos ecossistemas aquáticos.

Além disso, a continuidade dos estudos pode evidenciar a presença de gêneros de mixosporídios com maior endemismo e trofismo por espécies específica de hospedeiros, e, portanto, que ocorrem em menores prevalências. Por fim, os dados gerados apresentam potencial para publicação em revistas científicas especializadas em parasitologia e ecologia aquática, ampliando a visibilidade dos mixozoários e fortalecendo a produção científica regional, ao mesmo tempo em que evidenciam a necessidade de maior investimento em pesquisas sobre parasitos aquáticos ainda pouco conhecidos.

Os resultados possibilitaram evidenciar a presença de agentes parasitários em em peixes nativos capturados na bacia do rio Tocantins. Os gêneros *Myxobolus* e *Henneguya* foram os representantes deste grupo de agentes parasitários na amostragem. Contudo, a continuidade dos estudos pode evidencia a presença de gêneros de mixosporídios com maior endemismo e trofismo por espécies específica de hospedeiros, e, portanto, que ocorrem em menores prevalências.

Estudo complementares visando a ampliação das sequências parciais do rDNA já obtidas e a novas coletas para obtenção de material genético de outras espécies de myxozoários se fazem necessário para a discussão se de fato são novas espécies ou nova ocorrência de espécies já descritas

REFERÊNCIAS

- ADRIANO, E. A. et al. **Henneguya spp. infecting Brazilian fishes.** *Journal of Fish Diseases*, v. 35, p. 857–864, 2012.
- ADRIANO, E. A. et al. **Myxozoan infections in Brazilian freshwater fish.** *Journal of Parasitology*, v. 88, p. 1–7, 2002.
- ADRIANO, E. A.; OKAMURA, B. Motility, morphology and phylogeny of the plasmodial worm, *Ceratomyxa vermiformis* n. sp. (Cnidaria: Myxozoa: Myxosporea). **Parasitology**, v. 144, n. 2, p. 158–168, 2017.
- ADRIANO, E. A.; OLIVEIRA, O. M. P. **Myxozoa parasitas de peixes no Brasil.** *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, v. 26, p. 1–15, 2017.
- AUSTIN, B.; NEWAJ-FYZUL, A. **Diagnosis and control of fish and shellfish diseases.** Hoboken: Wiley-Blackwell, 2017.
- AZEVEDO, C.; MATOS, E. *Amazonspora hassar*. gen. and n. sp. (Phylum Microsporidia, Fam. Glugeidae), a parasite of the Amazonian teleost *Hassarorestis* (Fam. Doradidae). **Journal of Parasitology**, v. 89, n. 2, p. 336–341, 2003.
- BARTHEM, R. B.; FABRÉ, N. N. **Biologia e diversidade dos peixes amazônicos.** *Acta Amazonica*, v. 34, p. 1–14, 2004.
- BARTHOLOMEW, J. L. et al. **Life cycle strategies of myxozoans.** *Journal of Fish Diseases*, v. 29, p. 79–89, 2006.
- BELLAY, S.; DE OLIVEIRA, E. F.; ALMEIDA-NETO, M.; MELLO, M. A. R.; TAKEMOTO, R. M.; LUQUE, J. L. Ectoparasites and endoparasites of fish form networks with different structures. **Parasitology**, v. 142, p. 901–909, 2015.
- BUCKUP, P. A. et al. **Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil.** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.
- CÁCERES, C.; TESSIER, A. J.; DUFFY, M. A.; HALL, S. R. Disease in freshwater zooplankton: what have we learned and where are we going? **Journal of Plankton Research**, v. 36, n. 2, p. 326–333, 2014.
- CANNING, E. U.; OKAMURA, B. Biodiversity and evolution of the Myxozoa. **Advances in Parasitology**, v. 56, p. 43–131, 2004.
- CANNING, E. U.; OKAMURA, B. **Biodiversity and evolution of the Myxozoa.** *Advances in Parasitology*, v. 56, p. 43–131, 2004.
- CAPODIFOGGIO, K. R. H. et al. **Myxozoan parasites in Brazilian aquaculture.** *Parasitology Research*, v. 114, p. 1–10, 2015.
- CASAL, G. et al. Morphological and ultrastructural redescription of *Calyptospora serralalmi* Cheung, Nigrelli & Ruggieri, 1986 (Apicomplexa: Calyptosporidae), a parasite found in two

new host species of the genus *Serrasalmus*. **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 24, p. 11–16, 2007.

CASAL, G.; MATOS, E.; AZEVEDO, C. Ultrastructural data on the spore of *Myxobolus maculatus* sp. (Phylum Myxozoa), parasite from the Amazonian fish *Metynnis maculatus* (Teleostei). **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 51, p. 107–112, 2002.

CAVALIER-SMITH, T. et al. **Molecular phylogeny of the Myxozoa**. *Molecular Biology and Evolution*, v. 13, p. 965–970, 1996.

CAVALIER-SMITH, T.; ALLSOPP, M. T. E. P.; CHAO, E. E. Chimeric conundra: are nucleomorphs and chromists monophyletic or polyphyletic? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 93, n. 9, p. 4218–4224, 1996.

CHANG, E. S. et al. **Cnidarian origin of Myxozoa revealed by phylogenomics**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 112, n. 48, p. 14912–14917, 2015.

CHANG, E. S. et al. Genomic insights into the evolutionary origin of Myxozoa within Cnidaria. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 48, p. 14912–14917, 2015.

ESZTERBAUER, E. et al. **Host–parasite interactions of myxozoans in fish gills**. *Parasitology Research*, v. 112, p. 2947–2956, 2013.

GILBERT, M. A.; GRANATH, W. O. **Myxozoan life cycles and transmission**. *Journal of Parasitology*, v. 89, p. 120–128, 2003.

GONÇALVES, R. A.; OLIVEIRA, M. S. B.; SANTOS, E. F.; TAVARES-DIAS, M. Aspectos ecológicos da comunidade de parasitos em duas espécies de Loricariidae da bacia Igarapé Fortaleza, estado do Amapá, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 4, n. 1, p. 15–21, 2014.

GOREN, L.; BEN-AMI, F. Ecological correlates between cladocerans and their endoparasites from permanent and rain pools: patterns in community composition and diversity. **Hydrobiologia**, v. 701, p. 13–23, 2013.

GUO, Q. et al. **Genomic insights into the evolution of parasitism in *Myxobolus honghuensis***. *BMC Genomics*, v. 23, p. 1–15, 2022.

HALL, S. R.; BECKER, C. R.; DUFFY, M. A. Variation in resource acquisition and use among host clones creates key epidemiological trade-offs. **The American Naturalist**, v. 176, p. 557–565, 2010.

HALLETT, S. L. et al. **Myxozoan parasites: impacts on fish health and aquaculture**. *Journal of Fish Diseases*, v. 38, p. 1–15, 2015.

HENNING, S. S.; HOFFMAN, L. C.; MANLEY, M. A review of *Kudoa*-induced myoliquefaction of marine fish species in South Africa and other countries. **South African Journal of Science**, v. 109, n. 11/12, p. 1–5, 2013.

- HOLLAND, J. W. et al. **Myxozoa: a kingdom of parasites?** *Trends in Parasitology*, v. 26, n. 2, p. 103–110, 2010.
- HOLLAND, J. W.; OKAMURA, B.; HARTIKAINEN, H.; SECOMBES, C. J. A novel minicollagen gene links cnidarians and myxozoans. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1704, p. 546–553, 2010.
- JUNK, W. J. et al. **Amazonian floodplain systems.** *Ecological Studies*, v. 210, p. 1–22, 2011.
- KALLERT, D. M. **Migration and development of myxozoans in fish hosts.** *Parasitology*, v. 133, p. 561–572, 2006.
- KENT, M. L. et al. Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 48, n. 4, p. 395–413, 2001.
- KENT, M. L. et al. **Recent advances in our knowledge of the Myxozoa.** *Journal of Eukaryotic Microbiology*, v. 48, n. 4, p. 395–413, 2001.
- LOM, J.; DYKOVÁ, I. Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. **Folia Parasitologica**, v. 43, p. 1–36, 2006.
- LOM, J.; DYKOVÁ, I. **Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species.** *Folia Parasitologica*, v. 53, p. 1–36, 2006.
- LUQUE, J. L. **Biologia, epidemiologia e controle de parasitos de peixes.** *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, v. 13, p. 161–165, 2004.
- MacCOLL, A. D. C. Parasite burdens differ between sympatric three-spined stickleback species. **Ecography**, v. 32, p. 153–160, 2009.
- MARTINS, M. L.; SOUZA, V. N. **Doenças parasitárias em peixes cultivados.** *Boletim Técnico do Instituto de Pesca*, v. 24, p. 1–12, 1997.
- MATOS, E.; AZEVEDO, C. Ultrastructural description of *Microsporidium brevirostris* sp., parasite of the teleostean *Brachyhyopomus brevirostris* (Hypopomidae) from the Amazon River. **Acta Protozoologica**, v. 43, p. 261–267, 2004.
- MATOS, E.; MENDONÇA, I.; AZEVEDO, C. *Vavraia lutzomyiae* sp. (Phylum Microspora) infecting the sand fly *Lutzomyia longipalpis* (Psychodidae, Phlebotominae), a vector of human visceral leishmaniasis. **European Journal of Protistology**, v. 42, p. 21–28, 2006.
- MEHLHORN, H. **Encyclopedic reference of parasitology.** 2. ed. Berlin: Springer, 2001.
- MOLNÁR, K. **Site preference of fish parasites.** *Veterinary Parasitology*, v. 101, p. 177–185, 2002.
- MPA – MINISTÉRIO DA PESCA E AQUICULTURA. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura.** Brasília, 2011.

NESNIDAL, M. P. et al. New phylogenomic data support the monophyly of Cnidaria and Myxozoa. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 67, n. 1, p. 73–85, 2013.

NESNIDAL, M. P. et al. **New phylogenomic data support the monophyly of Myxozoa and their inclusion in Cnidaria**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 110, n. 16, p. 6399–6404, 2013.

OKAMURA, B. et al. **Myxozoan evolution, ecology and development**. Cham: Springer, 2015.

OKAMURA, B.; GRUHL, A. **The myxozoan life cycle**. In: OKAMURA, B. et al. *Myxozoan evolution, ecology and development*. Cham: Springer, 2015.

OKAMURA, B.; GRUHL, A.; BARTHOLOMEW, J. L. **An introduction to myxozoan evolution, ecology and development**. In: OKAMURA, B.; GRUHL, A.; BARTHOLOMEW, J. L. (org.). *Myxozoan evolution, ecology and development*. Cham: Springer, 2015b. p. 1–20.

OKAMURA, B.; GRUHL, A.; BARTOLOMEU, J. L. **Myxozoan evolution, ecology and development**. Berlin: Springer, 2015. 440 p.

ROBERTS, R. J. **Fish pathology**. 3. ed. London: Saunders, 2001.

RÜCKERT, S. et al. **Parasites of fish in natural and cultured environments**. *Parasitology Research*, v. 102, p. 647–657, 2008.

SANTIAGO, H. et al. Morphology and histopathology of *Calyptospora* sp. in *Cichla temensis*. **Parasitology Research**, v. 110, p. 2569–2572, 2012.

SANTOS, G. M.; FERREIRA, E. J. G. **Peixes da bacia amazônica**. Manaus: INPA, 1999.

SCHLEGEL, M. et al. **Molecular phylogeny of Myxozoa**. *Molecular Biology and Evolution*, v. 13, n. 7, p. 965–970, 1996.

SCHLEGEL, M. et al. Phylogenetic analysis of the complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxobolus cerebralis*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 5, n. 1, p. 1–9, 1996.

SCHLUTER, D. **The ecology of adaptive radiation**. Oxford: Oxford University Press, 2000.

SHPIRER, E.; CHANG, E. S.; MORAN, Y.; OKAMURA, B. **Phylogenomic analyses reveal the evolutionary position of Myxozoa within Cnidaria**. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 285, n. 1871, p. 1–9, 2018.

SIDDALL, M. E. et al. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic cnidarians. **Journal of Parasitology**, v. 81, n. 6, p. 961–967, 1995.

SIDDALL, M. E. et al. **The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria**. *Journal of Parasitology*, v. 81, n. 6, p. 961–967, 1995.

SMOTHERS, J. F. et al. **Molecular evidence that the Myxozoa are metazoans.** *Science*, v. 265, n. 5179, p. 1719–1721, 1994.

SMOTHERS, J. F. et al. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans. *Science*, v. 265, n. 5179, p. 1719–1721, 1994.

TAKEUCHI, T. et al. Phylogenetic position of Myxozoa inferred from mitochondrial genome data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 84, p. 79–86, 2015.

TAKEUCHI, T. et al. **The mitochondrial genome of Myxozoa supports a cnidarian origin.** *Molecular Biology and Evolution*, v. 32, n. 10, p. 2737–2743, 2015.

TUNDISI, J. G. **Água no século XXI.** São Paulo: Oficina de Textos, 2003.

VIDEIRA, M. et al. An outbreak of myxozoan parasites in farmed freshwater fish *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) in the Amazon region, Brazil. **Aquaculture Reports**, v. 3, p. 31–34, 2016.

WOLF, K.; MARKIW, M. E. **Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa.** *Science*, v. 225, p. 1449–1452, 1984.

WOO, P. T. K. **Fish diseases and disorders: protozoan and metazoan infections.** 2. ed. Wallingford: CABI, 2006.

YAHATA, Y. et al. *Kudoa septempunctata*-induced gastroenteritis in humans after flounder consumption in Japan: a case-controlled study. **Japanese Journal of Infectious Diseases**, v. 68, n. 2, p. 119–123, 2015.

YOKOYAMA, H. **A review: gaps in our knowledge on the biology and life cycles of Myxozoa.** *Journal of Fish Diseases*, v. 26, n. 7, p. 391–403, 2003.

YOKOYAMA, H. A.; OGAWA, K. The resurrection of *Myxobolus toyamai* with a validation of a stunted polar capsule based on morphological evidence. **Parasitology International**, v. 64, p. 43–47, 2015

