

KARIN HOCH FEHLAUER

**ANÁLISE HISTÓRICA DA FAUNA DE MONOGENOIDEA
(PLATYHELMINTHES) DE PACHYURINAE (TELEOSTEI, PERCIFORMES)
EM CINCO REGIÕES HIDROGRÁFICAS DA AMÉRICA DO SUL**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração: Zoologia, Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas–Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
Orientador: Walter A. P. Boeger, Ph.D.

2005

KARIN HOCH FEHLAUER

**ANÁLISE HISTÓRICA DA FAUNA DE MONOGENOIDEA
(PLATYHELMINTHES) DE PACHYURINAE (TELEOSTEI, PERCIFORMES)
EM CINCO REGIÕES HIDROGRÁFICAS DA AMÉRICA DO SUL**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração: Zoologia, Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas–Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
Orientador: Walter A. P. Boeger, Ph.D.

2005

**ANÁLISE HISTÓRICA DA FAUNA DE MONOGENOIDEA
(PLATYHELMINTHES) DE PACHYURINAE (TELEOSTEI, PERCIFORMES)
EM CINCO REGIÕES HIDROGRÁFICAS DA AMÉRICA DO SUL.**

por

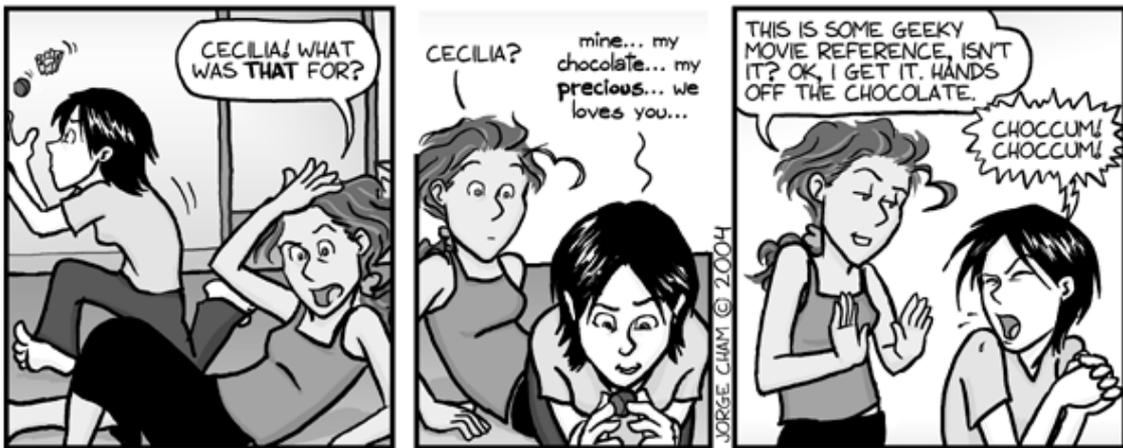
Karin Hoch Fehlaue

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências, área de concentração em Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências da Universidade Federal do Paraná, pela comissão formada pelo professores:

Prof. Doutor Walter Antônio Pereira Boeger

Prof. Doutor Cláudio José Barros de Carvalho

M.Sc. Marcio Roberto Pie



www.phdcomics.com

(www.phdcomics.com- 2004)

AGRADECIMENTOS GERAIS

Muitas pessoas foram importantes para mim ao longo desta dissertação. Primeiramente, gostaria de agradecer à minha família: meus pais, Kurt e Arlene e meu irmão Guilherme. Muito obrigada pelo amor que vocês me dão, continuamente, apoio e incentivo. Pai, obrigada por toda a “gasolina” investida para minhas idas e vindas da faculdade, pelo computador novo, por todo o conforto que você me oferece em casa. Mãe, obrigada também por todo o apoio, conversas, conselhos, atenção e, principalmente, preocupação constante. Gui, valeu pela ajuda com programas de computador, impressora, conversas e por sua amizade. E do pessoal de casa, agradeço também à Cacilda por cuidar da nossa casa com tanto carinho e pela amizade e confiança. Amo todos vocês.

Continuo agradecendo também à minha família: Vó Carolina, tias Liza, Kiki e Neca, obrigada pelo carinho, conversas, apoio, cafés, interesse, incentivo, compreensão pelas constantes ausências... Vocês também são muito importantes para mim.

E, à família por parte de mãe, são tantos tios e primos, que seria praticamente impossível escrever o nome de todos!! Por isso, não fiquem bravos, mas escrevo em especial o nome das tias Arlete e Ivete (queridas tias Ivone e Ingrid que sempre estarão em meu coração), tios Kiko e Eugênio e primos Arthur, Beto, Juliana, Júnior e Eric, pelo maior contato. Obrigada pelo carinho e interesse.

Gostaria de agradecer também à equipe do laboratório de Parasitologia evolutiva da UFPR: Rogério, Rafa, Lu, Marcio Pie e Marcus Vinícius. Obrigada pela ajuda em tudo que precisei! Um agradecimento especial ao meu orientador e amigo Walter. Walter, eu fico realmente agradecida por tudo o que você fez por mim desde a graduação, sempre te admirei muito pessoal e profissionalmente, ser sua orientada foi um sonho de graduação que virou realidade! Você sempre apostou muito em seus alunos, e comigo não foi diferente. Sou eternamente agradecida a você ter me aceitado como aluna, ter me apoiado em todas as horas difíceis, por ter aberto um mundo de oportunidades para mim e ter me ensinado a amar a Zoologia. Levarei para sempre comigo seus ensinamentos, independente de onde estiver. Que orgulho ter sido sua orientada.

Às minhas amigas da capoeira, gostaria de agradecer pelos momentos de prazer e alegria que vocês me propiciaram durante estes dois anos de convívio durante a

confeção da dissertação, posso dizer a todas que são minhas amigonas do coração! Agradeço muito a todas pelos ótimos momentos que tivemos juntas, afinal de contas, não é só de estudo que se vive. Em especial, Lu, Pri, Regininha, Isa e Andréa.

Aos meus amigos que conheci na graduação e que serão meus verdadeiros amigos para o resto de minha vida: Anamaria (na verdade, desde 1990!!), Bianca, Everson, Daniel (Pastel), Fábio Bertolini (Bertola) e Cassi. Nunca me esquecerei de vocês!

À galera do curso da pós da Entomologia: Sílvio, Antônio (Antoine), Elaine e em especial ao Gustavo, que me conhece desde 1998 e sempre me incentivou, desde a graduação até o mestrado. Ao povo da pós da Zoologia : Rafa Metri, Paulista, Zé, Carol Cheida, Tânia, Reginaldo, Helen, Robert, valeu pelo convívio agradável! Deste povo, um agradecimento especial ao meu grande amigo Rogério, que sempre me apoiou e esteve presente quando eu precisei. Conte comigo pro que der e vier! Ainda em relação aos cursos de pós-graduação do departamento, gostaria de agradecer ao Professor Rodney, uma pessoa que aprendi a gostar e admirar durante o mestrado. Ródiney, muito obrigada pelos galhos quebrados, pelos churrascos, pelo carinho e por tornar a vida do nosso laboratório mais alegre com a sua presença!!! Finalizando os agradecimentos informais às pessoas do curso de pós-graduação, obrigada Professor Cláudio, Professor Jayme, Professor Gabriel, Vera e Denise pelos sorrisos e “bons dias” dados a mim pelos corredores, são estes gestos que fazem a vida da gente muito mais agradável no departamento.

Também gostaria de agradecer uma pessoal em especial: Marcus, você foi o melhor acontecimento de minha vida. Eu te admiro muito como pessoa e profissional, acho que você tem uma enorme capacidade, inspiro-me em você para seguir em frente com cada vez mais vontade de aprender. Com certeza posso afirmar que cresci muito pessoal e academicamente depois que nos conhecemos e passamos a namorar. Espero podermos publicar muito ainda juntos e seguir nossa vida fazendo tudo o que gostamos de fazer juntos. AMO VOCÊ !!!

Para finalizar, dedico esta dissertação ao meu avô, o Professor de Alemão e Inglês Carlos Fehlauer, grande homem que para mim sempre será um exemplo de vida digna dedicada à educação. Vôzinho querido, você me ensinou muita coisa durante os 23 anos que estivemos juntos, sempre me apoiou e me incentivou na faculdade, comprando livros para você mesmo aprender mais em relação aos “bichos”. Obrigada por ter ensinado eu e o Guilherme pacientemente alemão, obrigada por nos levar jogar

tênis, contar histórias, caminhadas, almoçarmos juntos, cantar, trazer chocolate toda a semana, pegar no colo, preocupar-se com os namoradinhos, freqüentar festas de colégio, apresentar-me às pessoas com orgulho, comprar meu lanche, jogar peteca, ir para a praia, assistir fita de vídeo de desenho... Antes de você ir embora eu não pude dizer tudo o que eu sinto por você, por isso, o faço agora. Com certeza você fez de minha vida algo muito bom que nunca será esquecido, a dor sempre será muita de ter perdido você assim, tão cedo! Que os momentos em que estive ausente durante o final de sua vida preparando esta dissertação se transformem nesta dedicatória que eu faço a você.

SUMÁRIO

TERMO DE APROVAÇÃO	iii
EPÍGRAFE	iv
AGRADECIMENTOS GERAIS	v
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	x
LISTA DE TABELAS	xiii
RESUMO GERAL	xiv
ABSTRACT	xvi

CAPÍTULO I: *Euryhaliotrema* sp.n. (Platyhelminthes, Dactylogyridae) das brânquias de *Pachyurus junki* (Perciformes, Sciaenidae).

Resumo	1
Introdução	1
Material e Métodos	3
Resultados	4
Agradecimentos	10
Referências Bibliográficas	10

CAPÍTULO II: Quatro novas espécies de Diplectanidae (Monogenoidea, Dactylogyrynea), das brânquias de Pachyurinae (Perciformes, Sciaenidae) em duas Bacias da América do Sul, com a proposta de dois novos gêneros.

Resumo	16
Introdução	16
Material e Métodos	17
Resultados	18
Agradecimentos	32
Referências Bibliográficas	32

CAPÍTULO III: Análise histórica da fauna de Monogenoidea (Platyhelminthes) de Pachyurinae (Teleostei, Perciformes) em cinco regiões hidrográficas da América do Sul.

Resumo	40
Introdução	41
Material e Métodos	44
Resultados e Discussão	48
Agradecimentos	64
Referências Bibliográficas	65

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo I.

Figuras 1-9. *Euryhaliotrema* sp.n. **1**. Corpo inteiro (vista ventral, holótipo). **2-3**, Órgão copulatório masculino. **4**, Gancho; **5**, Barra ventral; **6**, Barra dorsal; **7**, Vagina (vista dorsal); **8**, Âncora ventral; **9**, Âncora dorsal. 14

Figura 10: Hipótese para a história evolutiva de 15 espécies de *Euryhaliotrema* (à esquerda); Árvore de consenso estrito para os relacionamentos de grupo-irmão de 15 espécies de *Euryhaliotrema* (à direita) 15

Capítulo II.

Figuras 1-9: *Diplectanum* sp.n. **1**: corpo inteiro (ventral); **2**: órgão copulatório masculino; **3**: vagina; **4**: esquamodisco; **5**: gancho; **6**: barra ventral; **7**: barra dorsal; **8**: âncora ventral; **9**: âncora dorsal..... 35

Figuras 10-18: **Gênero novo A** sp. n.1. **10**: corpo inteiro (ventral); **11**: órgão copulatório masculino; **12**: vagina; **13**: barra dorsal; **14**: barra ventral; **15**: gancho; **16**: âncora dorsal; **17**: âncora ventral; **18**: háptor. 36

Figuras 19-26: **Gênero novo A** sp. n.2. **19**: corpo inteiro (ventral); **20**: órgão copulatório masculino; **21**: vagina; **22**: gancho; **23**: barra ventral; **24**: barra dorsal; **25**: âncora ventral; **26**: âncora dorsal..... 37

Figuras 27- 37: **Gênero novo B** sp.n. **27**: corpo inteiro (ventral); **28**: órgão copulatório masculino; **29**: gancho; **30**: espinho peduncular, vista ventral; **31**: espinho peduncular, vista lateral; **32**: barra ventral; **33**: barra dorsal; **34**: âncora ventral; **35**: âncora dorsal; **36**: detalhe do háptor, mostrando no sentido anterior-posterior espinhos pedunculares, esquamodisco e

espinhos associados à barra ventral; **37**: esquamodisco e espinhos associados à barra ventral.38

Capítulo III.

Figura 1: Mapa de distribuição geográfica de Sciaenidae marinhos anfi-americanos (área cinza) e de água doce no continente sul-americano. 82

Figura 2: Hipótese filogenética para espécies de Diplectanidae modificada de Domingues (2004). 83

Figura 3: À esquerda: hipótese filogenética para as espécies de Sciaenidae de água doce Neotropicais, modificada de Casatti (2000). À direita: hipótese filogenética para as espécies de Pachyurinae coletadas, baseada em Casatti (2000). 84

Figura 4: Órgão copulatório masculino de: A- *Diplectanum* sp.n; B- **Gênero Novo A** sp.n. 2.; C- **Gênero Novo B** sp.n.; D- *D. pescadae*; E- *D. gymnopus*; *D. monticellii*. 85

Figura 5: Pedúnculo e háptor de **Gênero Novo B** sp.n. 86

Figura 6: A- Extremidade proximal da barra dorsal fortemente espatulada de *Diplectanum* sp.n. B- Extremidade proximal da barra dorsal arredondada de **Gênero Novo B** sp.n. 87

Figura 7: Vaginas de: A- *D. decorum*. B- **Gênero Novo A** sp.n.2. 88

Figura 8 : A- Raiz superficial da âncora ventral pouco desenvolvida de *Diplectanum*

sp.n. B- Raiz superficial da âncora ventral bem desenvolvida de Gênero Novo A sp.n.1.	89
Figura 9: Hipótese filogenética para as 13 espécies de Diplectanidae marinhas e de água doce com distribuição neotropical.	90
Figura 10: Reconstruções mais parcimoniosas para a associação entre Monogenoidea e Pachyurinae.	91
Figura 11: Reconstruções mais parcimoniosas para a associação entre Monogenoidea e Pachyurinae. A- <i>Diplectanum piscinarius</i> ; <i>Euryhaliotrema</i> sp.n.....	92
Figura 12: Reconstrução histórica para Pachyurinae e seus parasitos monogénóideos na América do Sul.....	93
Figura 13: Hipótese filogenética para Rhamnocercinae (Diplectanidae), modificada de Domingues et al. (em prep.)	94

LISTA DE TABELAS

Capítulo I.

Tabela I: Matriz de caracteres utilizada na reconstrução das relações evolutivas de <i>Euryhaliotrema</i> spp., modificada a partir da matriz apresentada por Kritsky & Boeger (2002).	13
--	----

Capítulo III.

Tabela I: Espécies de hospedeiros, localidades e situação histórica dos locais de coleta em que a(s) linhagem(s) de hospedeiro(s) se encontra(m)	74
--	----

Tabela II: Espécies de Diplectanidae utilizadas para a análise filogenética, com respectivas espécies e famílias de hospedeiros.....	75
--	----

Tabela III: Espécimes examinados	76
--	----

Tabela IV: Espécimes depositados em museus	77
--	----

Tabela V: Espécies e número de hospedeiros analisados, locais de coleta, ocorrência de parasitos, quantidade e identificação das espécies parasitas encontradas	80
---	----

Tabela VI: Matriz de 15 caracteres morfológicos utilizados para a análise filogenética de espécies de Diplectanidae dulcícolas sul-americanas.....	81
--	----

RESUMO GERAL

O objetivo geral desta dissertação é a análise histórica da fauna de monogenóideos ectoparasitos de brânquias de Pachyurinae, uma linhagem de Sciaenidae de águas continentais Neotropicais. Sciaenidae é composta por peixes de origem marinha, distribuídos nos Oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Nos ambientes continentais da América do Sul, são encontradas espécies de dois táxons, Pachyurinae e *Plagioscion*. Uma análise filogenética de espécies de Sciaenidae sugere que estes dois táxons representam linhagens filogeneticamente distintas. A distribuição mais ampla de Pachyurinae sugere que a colonização pelo ancestral deste clado tenha sido mais antiga em relação a *Plagioscion*. Entretanto, até o início do desenvolvimento deste estudo, não se conhecia nenhuma espécie de Monogenoidea parasita de Pachyurinae. Os monogenóideos representam um grupo diverso de parasitos, geralmente de peixes, particularmente de brânquias e superfície externa. Ao longo deste trabalho, novas espécies pertencentes a *Euryhaliotrema* spp. e Diplectanidae foram encontradas nas brânquias desta linhagem de cienídeos. *Euryhaliotrema* spp. são monogenóideos parasitos de brânquias caracterizados por apresentar a base do órgão copulatório masculino bulbosa. No capítulo I, uma nova espécie de *Euryhaliotrema* é descrita e uma hipótese sobre o relacionamento de quinze espécies de *Euryhaliotrema* é proposta. Esta hipótese filogenética indica que as espécies de *Euryhaliotrema* de água doce representam dois grupos filogeneticamente distintos, de parasitos de *Plagioscion* spp. e de uma espécie de Pachyurinae, respectivamente. Diplectanidae é uma família composta por ectoparasitos de brânquias, cuja sinapomorfia é a presença de um sulco ventral mediano na barra ventral. No capítulo II, são descritas quatro novas espécies de Diplectanidae: *Diplectanum* sp.n., **Gênero novo A** sp.n.1, **Gênero novo A** sp.n.2, e **Gênero novo B** sp.n. **Gênero novo A** e **Gênero novo B** são propostos para acomodar

três destas espécies. No capítulo III foram testadas hipóteses sobre a origem da fauna de monogenóideos pertencentes a Diplectanidae e *Euryhaliotrema* spp. das espécies de Pachyurinae, em cinco regiões hidrográficas da América do Sul, e sobre as diferenças temporais dos eventos de colonização entre Pachyurinae e *Plagioscion*. Em três das cinco regiões amostradas foram encontradas espécies de Diplectanidae e *Euryhaliotrema*. O único cladograma gerado na análise para espécies de Diplectanidae neotropicais mostra que as espécies parasitas de Pachyurinae formam quatro linhagens distintas. A filogenia para as espécies de Pachyurinae parasitadas por monogenóideos indica que as espécies da Bacia Amazônica e do Tocantins representam clados basais em relação às demais espécies, que ocorrem em bacias costeiras atlânticas ou em bacias mais ao sul. A reconstrução histórica dos clados de monogenóideos parasitos de Pachyurinae, a presente distribuição geográfica e a filogenia das espécies desta linhagem de Sciaenidae, e os dados geológicos e biogeográficos da América do Sul permitem hipotetizar que o ancestral deste grupo de corvinas colonizou a água doce (através de transgressões marinhas ao norte durante o Mioceno) concomitantemente a três ancestrais de clados de monogenóideos marinhos, com aquisição posterior de dois clados já no ambiente continental. O grande número de extinções de Diplectanidae e *Euryhaliotrema* spp. postuladas neste estudo não permite que seja feita uma reconstrução da filogenia de Pachyurinae com base na composição de sua fauna de monogenóideos. Entretanto, estes parasitos fornecem suporte importante à filogenia de cienídeos de água doce sul-americanos, no que diz respeito às duas linhagens não comporem um grupo monofilético.

ABSTRACT

The objective of this study is the historical analysis of the fauna of monogenoids ectoparasites of gills of Pachyurinae, a lineage of Sciaenidae of Neotropics continental waters. Sciaenidae is composed by fish of marine origin, distributed at Atlantic, Indian and Pacific oceans. In continental South America species of two taxa, Pachyurinae and *Plagioscion*, are known. A phylogenetic analysis of species of Sciaenidae suggests that these two taxa represent distinct phylogenetic lineages. The widest distribution of Pachyurinae suggests that the colonization of freshwater by the ancestral of this clade is older in relation to *Plagioscion*. However, until the present study no Monogenoidea was known as parasite of Pachyurinae. The monogenoids represent a diverse group of parasites, usually of fish, particularly of gills and skin surface. New species of *Euryhaliotrema* spp. and Diplectanidae were detected herein in the gills of this Sciaenidae lineage. *Euryhaliotrema* spp. are parasites of gills, characterized by a bulbous base of male copulatory organ. In the Chapter I, a new species of *Euryhaliotrema* is described and a hypothesis on the relationship of fifteen species of the genus is proposed. This phylogenetic hypothesis indicates that the species of *Euryhaliotrema* of freshwater represent two different clades, one composed by parasites of *Plagioscion* spp. and the other by the parasite of Pachyurinae. Diplectanidae Monticelli, 1903 is a family composed by ectoparasites of gills, which synapomorphy is the presence of a medial ventral groove on the ventral bar. In the Chapter II, four new species of Diplectanidae are described: *Diplectanum* sp.n., **New Genus A** sp.n.1, **New Genus A** sp.n.2, and **New Genus B** sp.n. **New Genus A** and **New Genus B** are proposed to accommodate three of these species. In the Chapter III, hypotheses on the origin of the fauna of species of Diplectanidae and *Euryhaliotrema* of the species of Pachyurinae, in five hydrographic areas of South America, and on the temporary

differences of the colonization events between Pachyurinae and *Plagioscion* were tested. In three of the five studied areas species of Diplectanidae and/or *Euryhaliotrema* were found. The only cladogram generated in the analysis for species of marine and freshwater Neotropical Diplectanidae shows that the species parasites of Pachyurinae form four different lineages. The phylogeny for the species of Pachyurinae parasitized by monogenoids depicts the species from the Amazonian and Tocantins Basins as basal clades in relation to the other species, that occur in Atlantic coastal or in South basins. The historical reconstruction of the clades of monogenoids parasites of Pachyurinae, the present geographical distribution, the phylogeny of the species of this lineage of Sciaenidae, and the geological and the biogeographic data of South America allow hypothetize that the ancestral of this group of croakers colonized freshwater (through sea transgressions to the north during Miocene) concomitantly to three ancestral of clades of marine monogenoids, with subsequent acquisition of two clades in the continental environment. The high number of extinctions of Diplectanidae and *Euryhaliotrema* spp. postulated in this study does not allow reconstruction of the phylogeny of Pachyurinae based on the composition of its monogenoids fauna. However, these parasites supply important support to the phylogeny of South American freshwater Sciaenidae, in concerns that the two lineages do not compose a monophyletic group.

Capítulo I. *Euryhaliotrema* sp.n. (Platyhelminthes, Dactylogyridae) das brânquias de *Pachyurus junki* (Perciformes, Sciaenidae).¹

RESUMO

Euryhaliotrema spp. são monogenóideos parasitos de brânquias de peixes Sciaenidae (marinhos e de água doce), Sparidae, Haemulidae e Lutjanidae (marinhos). Estes helmintos são caracterizados por apresentar a base do órgão copulatório masculino bulbosa. Sciaenidae é composta por peixes de origem marinha, que ocorrem nos Oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Na América do Sul são encontradas espécies de dois táxons, Pachyurinae e *Plagioscion*. Uma análise filogenética de espécies de Sciaenidae sugere que estes dois táxons representem linhagens filogeneticamente distintas. Neste trabalho, uma nova espécie de *Euryhaliotrema* é descrita e uma hipótese sobre o relacionamento de quinze espécies de *Euryhaliotrema*, baseada em dezoito séries de transformação, é proposta. Esta hipótese é uma de dezoito cladogramas igualmente mais parcimoniosos obtidos através da análise com PAUP* 4.0b10 (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*). A hipótese filogenética proposta indica que as espécies de *Euryhaliotrema* de água doce representam dois grupos monofiléticos distintos, de parasitos de *Plagioscion* spp e de uma espécie de Pachyurinae, respectivamente. Estas duas linhagens, entretanto, não são grupos irmãos; as espécies de *Euryhaliotrema* de *Plagioscion* spp. são filogeneticamente mais próximas de helmintos de ceniédeos marinhos do que da espécie parasita de Pachyurinae.

INTRODUÇÃO

Sciaenidae (Teleostei, Perciformes) é uma família composta por peixes de origem marinha, que atualmente habitam em águas costeiras e estuarinas dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, e continentais da América do Sul, América do Norte, Tailândia, Vietnã, Camboja e Sumatra (Casatti, 2000). Os Sciaenidae de água doce, no continente sul americano, são representados por duas linhagens distintas, provenientes de dois ancestrais marinhos diferentes (Casatti, 2000). Uma destas linhagens compreende *Pachypops* Gill, 1861, *Pachyurus* Agassiz in Spix & Agassiz, 1831 e *Petilipinnis* Casatti, 2002 (subfamília Pachyurinae Vanin, 1976), as quais formam um grupo monofilético, e a outra, *Plagioscion* Gill, 1861.

¹ Formatado para a revista Journal of Parasitology

As espécies de Pachyurinae possuem ampla distribuição geográfica (Bacias Amazônica, das Guianas, do Rio Orinoco, sistema Paraná-Paraguai-Uruguaí, Bacia do São Francisco, do Doce, do Tocantins, Rio Essequibo, Rio Paraíba do Sul e Rio Mucuri), enquanto as espécies de *Plagioscion* limitam-se às bacias do Rio Magdalena, Amazônica, das Guianas, do Orinoco, do Tocantins e a rios do sistema Paraná-Paraguai-Uruguaí (abaixo da antiga Sete Quedas), não ocorrendo naturalmente na Bacia do Maracaibo, em bacias isoladas do Atlântico e em sistemas de rios costeiros do Pacífico (Casatti 2000). Espécies de *Plagioscion*, em especial *P. squamosissimus* Heckel, 1840, foram introduzidas no Rio São Francisco, em açudes do Nordeste e em rios do sistema Paraná-Paraguai. Boeger e Kritsky (2003) sugerem que a colonização do ambiente continental da América do Sul por Pachyurinae foi significativamente mais cedo em relação a *Plagioscion*, com base na história geomorfológica do continente e na presente distribuição geográfica das duas linhagens.

Euryhaliotrema Kritsky e Boeger, 2002 (Dactylogyridae) são ectoparasitos de brânquias de Lutjanidae, Sparidae e Haemulidae marinhos e Sciaenidae marinhos e de água doce. Para os Sciaenidae de água doce, são conhecidas apenas espécies que parasitam *Plagioscion* (Kritsky e Boeger, 2002). A sinapomorfia para o gênero *Euryhaliotrema* é a presença de base bulbosa do órgão copulatório masculino.

A hipótese filogenética proposta por Kritsky e Boeger (2002) indica que as espécies de *Euryhaliotrema* de *Plagioscion* spp. formam um único clado, grupo irmão de parasitos de espécies de *Paralanchurus* Bocourt, 1869 (cienídeos marinhos), compartilhando um ancestral imediato de origem marinha, sugerindo um evento comum de invasão do ambiente continental pela linhagem ancestral do clado de *Euryhaliotrema* de água doce e do ancestral de *Plagioscion*.

Uma nova espécie de *Euryhaliotrema* foi coletada das brânquias de *Pachyurus junki* Soares e Casatti, 2000 no Rio Tocantins e em alguns de seus afluentes, durante um estudo sobre a ecologia histórica dos Sciaenidae continentais sul-americanos. Neste trabalho, a nova espécie é descrita e a hipótese filogenética de Kritsky e Boeger (2002) é reavaliada, com a sua inclusão.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes de *Pachyurus junki* foram coletados com rede de espera no Rio Tocantins (municípios de Peixe, Ipueiras e Porto Nacional), Rio São Valério, (município de Santa Rosa), Rio Areia e Rio Santa Tereza, entre 2002 e 2003, no Estado do Tocantins. Suas brânquias foram removidas, colocadas em frascos etiquetados e submersas em água quente (65°C). Formalina foi adicionada aos frascos para obter-se uma concentração final de 3% a 5%. A triagem do material foi feita no laboratório com auxílio de lupa. Os parasitos foram corados com o corante tricrômico de Gomori, de acordo com Kritsky *et al.* (1986), e montados em Bálsamo do Canadá para estudo das estruturas e órgãos internos. Alguns espécimes foram clarificados e montados em Meio de Montagem de Hoyer, conforme Humason (1979), para estudo das estruturas esclerotizadas. As ilustrações foram preparadas com o auxílio de câmara clara conectada a um microscópio Olympus BX51 com contraste de fase. As medições foram feitas em micrômetros, seguindo os procedimentos de Mizelle e Klucka (1953). A numeração dos pares de ganchos segue àquela recomendada por Mizelle e Price (1963). Os espécimes-tipo estão depositados em coleções helmintológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Coleção helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) e United States Parasitological Collection (USNPC), conforme indicado nas respectivas descrições.

A análise filogenética inclui as espécies utilizadas por Kritsky e Boeger (2002) e a nova espécie de *Euryhaliotrema* descrita neste trabalho, totalizando 15 táxons para o grupo interno. *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 e *Haliotrema* Johnston & Tiegs, 1922 foram utilizados como grupo externo, conforme Kritsky e Boeger (2002). A hipótese para as espécies de *Euryhaliotrema* foi obtida a partir do programa PAUP* 4.0b10 Swofford, 2001. (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*). As mesmas séries de transformações apresentadas por Kritsky e Boeger (2002) foram utilizadas, com exceção da série “Q”, pois esta representa uma autapomorfia para um táxon terminal (*E. sagmatum*). Foram utilizadas 17 séries, representando 36 estados de caracteres. As séries de transformações binárias foram consideradas ordenadas e as séries multi-estado não ordenadas, de acordo com Kritsky e Boeger (2002). A topologia definida por Kritsky e Boeger (2002) foi inicialmente utilizada na definição da posição filogenética da nova espécie através de uma análise utilizando o algoritmo de busca exaustiva *branch and bound*, limitada pelo comando *constraint* (opção *backbone*). Após esta, uma nova análise não limitada foi feita utilizando o mesmo algoritmo. As topologias obtidas dos dois tipos de análise foram comparadas entre si para a escolha da hipótese filogenética para as espécies de *Euryhaliotrema*. Para a análise não limitada pelo comando *constraint*, uma árvore de consenso estrito foi obtida. O suporte de Bremer utilizado para os respectivos nós foi determinado através do programa TreeRot (Sorenson, 1999). A hipótese filogenética utilizada para os hospedeiros Sciaenidae é a de Casatti (comunicação pessoal), apresentada por Boeger e Kritsky (2003).

RESULTADOS

Descrição

***Euryhaliotrema* sp. n.**

(Figuras 1-9)

Subclasse Polyonchoinea Bychowsky, 1937; Ordem Dactylogyridea Bychowsky, 1937; Dactylogyridae Bychowsky, 1933; Ancyrocephalinae Bychowsky, 1937; *Euryhaliotrema* Kritsky e Boeger, 2002.

Corpo longo, fusiforme, maior largura no nível do testículo, tegumento liso; 734 (560-1050; n=9) de comprimento, 125 (80-180; n=13) de largura. Quatro lobos cefálicos, 2 terminais, 2 bilaterais, pobremente desenvolvidos. Glândulas cefálicas laterais à faringe. Dois pares de olhos de tamanhos semelhantes, membros do par posterior mais próximos entre si em relação aos membros do par anterior, grânulos dos olhos ovais; grânulos acessórios freqüentemente espalhados na região cefálica. Boca sub-terminal, médio-ventral. Faringe esférica, 58 (42-78; n=12) de diâmetro. Esôfago curto. Dois cecos intestinais, confluentes posteriormente às gônadas. Pedúnculo alongado. Háptor 50 (40-60; n=10) de comprimento, 67 (50-80; n=13) de largura. Âncoras similares; cada uma com as extremidades das raízes com esclerotizações irregulares, raiz profunda alargada, curta, bem definida, lâminas mais curta do que a ponta, não atingindo a extremidade distal da raiz superficial; âncora ventral com raiz superficial alongada, alargada, reta, lâmina reta, ponta ligeiramente curvada; 27 (24-29; n=11) de comprimento, 16 (13-19; n=6) de largura; âncora dorsal com raiz superficial alongada, afilada, reta, lâmina e ponta ligeiramente curvas; 27 (25-29; n=10) de comprimento, 16 (15-17; n=3) de largura. Barra ventral com projeção trapezoidal anteromediana achatada, extremidades ligeiramente alargadas; 33 (24-42; n=16) de comprimento. Barra dorsal reta com pequena projeção posteromediana, extremidades alargadas; 36 (25-47; n=13) de comprimento. Ganchos similares entre si, lâmina reta, haste uniforme, ponta curta,

polegar ereto, filamento do gancho menor que o comprimento da lâmina, 14 (12-15; n=22) de comprimento. Poro genital comum, médio-ventral. Órgão copulatório masculino (OCM) curto, enrolado no sentido anti-horário, base bulbosa, abertura/extremidade distal anterior, 39 (36-45; n=16) de comprimento. Peça acessória envolvendo porção distal do OCM, articulada à base do OCM através de ligamento copulatório, 28 (25-30; n=3) de comprimento. Testículo posterior ao germário, piriforme, alongado. Vaso deferente aparentemente circundando ceco intestinal esquerdo. Vesícula seminal sigmóide, simples dilatação do vaso deferente. Dois reservatórios prostáticos, 1 oval alongado, 1 piriforme curto. Germário piriforme, levemente sobreposto ao testículo. Oviduto e útero não observados. Vagina levemente esclerotizada, abertura destro-marginal, átrio bem desenvolvido, abertura do átrio com bordas denteadas irregulares levemente esclerotizadas, canal vaginal sem enrolamentos ou voltas, receptáculo seminal piriforme. Vitelária densa, acompanhando a extensão dos cecos intestinais.

Sumário Taxonômico

Hospedeiro-tipo e localidade: *Pachyurus junki* (Sciaenidae), Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil, 11°21'57"S, 48°28'35"W.

Local de infestação: Brânquias.

Espécimes-tipo: HOLÓTIPO. Brânquias de *Pachyurus junki* (Sciaenidae), Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil, 11°21'57''S, 48°28'35''W, 18 de novembro de 2002 (MZUSP N° XXXX). PARÁTIPOS. 2 espécimes no Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil 11°21'57''S, 48°28'35''W, 18 de novembro de 2002, 19 de novembro de 2002 (CHIOC N° XXXX; USNPC; N° XXXX); 9 espécimes no Rio Tocantins no município de Ipueiras, Estado

do Tocantins, Brasil, 11°18'50''S, 48°27'26''W, 21 de novembro de 2002 (MZUSP N° XXXX; CHIOC N° XXXX ; USNPC N° XXXX); 2 espécimes no Rio Tocantins no município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 11°46'19''S, 48°27'26''W, 1 de dezembro de 2002 (CHIOC N° XXXX ; USNPC N° XXXX); 1 espécime no Rio Areia, Estado do Tocantins, Brasil, 10°50'28''S, 48°23'42''W, 8 de julho de 2003 (MZUSP N° XXXX); 4 espécimes no Rio Santa Tereza no município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 11°47'43''S, 48°38'47''W, 8 de julho de 2003 (USNPC N° XXXX); 3 espécimes no Rio Tocantins no município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil, 10°41'45''S, 48°21'43''W, 9 de julho de 2003 (MZUSP N° XXXX; CHIOC N° XXXX ; USNPC N° XXXX).

Comentários

O complexo copulatório de *Euryhaliotrema* sp.n. assemelha-se ao de *E. atlantica*, *E. potamocetes* e *E. paralonchuri* pela presença de órgão copulatório masculino curto, espiralado, composto por dois anéis e meio e peça acessória articulada através de ligamento copulatório, envolvendo a porção distal do OCM. Entretanto, a vagina de *Euryhaliotrema* sp.n. é única entre as espécies conhecidas do gênero, por apresentar átrio vaginal esclerotizado e bem desenvolvido, com bordas denteadas. Além disto, a nova espécie também difere das demais pela presença de projeção mediana anterior trapezoidal na barra ventral (delicada em forma de taça ou ausente nas demais espécies). Esta é a primeira ocorrência de uma espécie de Monogenoidea em uma espécie de Pachyurinae.

FILOGENIA

Análise dos caracteres

As séries de homólogos são as mesmas utilizadas por Kritsky e Boeger (2002) e estão listadas a seguir (com exceção da série “Q”). Os números em parênteses que precedem a definição de cada estado de caráter referem-se à sua codificação na matriz (Tabela I). Os números em negrito nos colchetes após cada definição referem-se às respectivas mudanças evolutivas indicadas no cladograma.

- A. Forma do corpo: (0) fusiforme; (1) achatado dorsoventralmente [**3**].
- B. Olhos, quando presentes: (0) equidistantes ou membros do par posterior mais afastados em relação aos membros do par anterior [**22**]; (1) membros do par posterior mais próximos entre si em relação aos membros do par anterior [**15**].
- C. Órgão copulatório: (0) espiralado; (1) sinuoso [**27**].
- D. Espiralização do órgão copulatório: (0) sentido anti-horário; (1) sentido horário [**8**].
- E. Peça acessória: (0) não articulada à base do órgão copulatório masculino [**25**]; (1) articulada à base do órgão copulatório masculino [**12**].
- F. Volta em formato de “C” do vaso deferente: (0) ausente; (1) presente [**4**].
- G. Ducto vaginal: (0) sem enrolamentos ou voltas [**11, 17, 28**]; (1) com enrolamentos ou voltas [**7**].
- H. Bulbo vaginal: (0) ausente; (1) presente [**13, 21**].
- I. Posição da abertura da vagina: (0) médio-ventral; (1) destra [**2**]; (2) destro-ventral [**6, 9**].
- J. Raiz superficial da âncora dorsal: (0) reta; (1) recurvada sobre a barra dorsal [**26**].
- K. Raiz profunda da âncora dorsal: (0) conspícua; (1) não conspícua [**19**].

- L. Raiz profunda da âncora ventral: (0) conspicua; (1) não conspicua [20].
- M. Margens anterior e posterior da base da âncora ventral: (0) sem estrias; (1) com estriação evidente [10].
- N. Projeção anteromediana da barra ventral: (0) ausente; (1) achatada [16]; (2) protuberante [5].
- O. Escudo na barra ventral: (0) ausente [24, 29]; (1) presente [18].
- P. Escudo na barra dorsal: (0) ausente; (1) presente [14, 23].
- R. Base do órgão copulatório: (0) em forma de disco ou cone; (1) bulbosa [1].

A análise limitada pelo comando *constraint* (opção *backbone*) resultou em uma única topologia e a não limitada, em 18 árvores igualmente mais parcimoniosas. A árvore coincidente nas duas análises é apresentada na Figura 10 (à esquerda) (comprimento= 29; Índice de Consistência= 63%; Índice de Retenção= 81%). Esta hipótese indica que as espécies parasitas das duas linhagens de Sciaenidae de água doce (*Pachyurinae* e *Plagioscion*) formam dois clados distintos, sendo o primeiro composto por *Euryhaliotrema* sp.n., parasito de *Pachyurus junki* e o segundo composto pelas seis espécies parasitas de *Plagioscion* spp. Estes clados são separados por aquele formado por *E. atlantica* e *E. paralonchuri*, parasitos de espécies marinhas de *Paralonchurus*, que compartilha um ancestral comum imediato com o ancestral das espécies parasitas de *Plagioscion*. Todos demais clados de espécies de *Euryhaliotrema* são marinhos e basais em relação àqueles de parasitos de espécies de *Pachyurinae*, *Paralonchurus* e *Plagioscion*.

A árvore de consenso estrito oferece suporte para a maioria dos relacionamentos mostrados na hipótese (Figura 10- à direita). Entretanto, diferentemente daquela obtida por Kritsky e Boeger (2002), a presente árvore de consenso não sustenta a monofilia do

clado formado por parasitos de espécies de *Plagioscion*, pois inclui neste grupo as duas espécies parasitas de *Paralanchurus*. A posição conflitante de *E. potamocetes* entre as espécies parasitas de *Plagioscion* e *Paralanchurus* nas árvores igualmente parcimoniosas gera os dois únicos ramos não resolvidos pelo consenso estrito. Apesar disto, a árvore suporta a ancestralidade comum dos parasitos de *Plagioscion* e *Paralanchurus*. O suporte de Bremer está representado pelos valores abaixo de cada ramo.

AGRADECIMENTOS

À Elineide Eugênio Marques, Doutor Carlos Sérgio Agostinho (Neamb, Universidade Federal do Tocantins) e Delane Kritsky (Department of Health and Nutrition Sciences, Idaho State University), pelo auxílio nas coletas. Este estudo foi parcialmente suportado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Boeger, W. A. e Kritsky, D. C. (2003). Parasites, fossils and geologic history: Historical biogeography of the South American freshwater croakers, *Plagioscion* spp. (Teleostei, Sciaenidae). *Zoologica Scripta*, 32, 1, 3-11.
- Casatti, L. 2000. Taxonomia e relações filogenéticas das corvinas de água doce sul americanas (Sciaenidae; Perciformes). Tese de doutorado apresentada ao Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista. 189 pp.
- Humason, G. L., 1979. Animal Tissue Techniques. 4th ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco, CA, USA, 661 pp.

- Kritsky, D. C., Thatcher, V.E. and Boeger, W.A. (1986). Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephaline). *Proceedings of Helminthological Society of Washington*, 53, 1, 1-37.
- Kritsky, D. C. and Boeger, W. A. (2002). Neotropical Monogenoidea. 41: New and previously described species of Dactylogyridae (Platyhelminthes) from the gills of marine and freshwater perciform fishes (Teleostei) with proposal of a new genus and a hypothesis on phylogeny. *Zoosystema*, 24, 7- 40.
- Mizelle, J. D. and Klucka, A. R. (1953). Studies on monogenetic trematodes. XIV. Dactylogyridae from Wisconsin fishes. *American Midland Naturalist*, 49, 720- 733.
- Mizelle, J. D. and Price, C. E. (1963). Additional haptor hooks in the genus *Dactylogyrus*. *Journal of Parasitology*, 49, 1028- 1029.
- Sorenson, M. D. 1999. TreeRot, version 2. Boston University, Boston, MA, USA.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP* 4.0b10. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

LEGENDAS DE TABELAS E FIGURAS

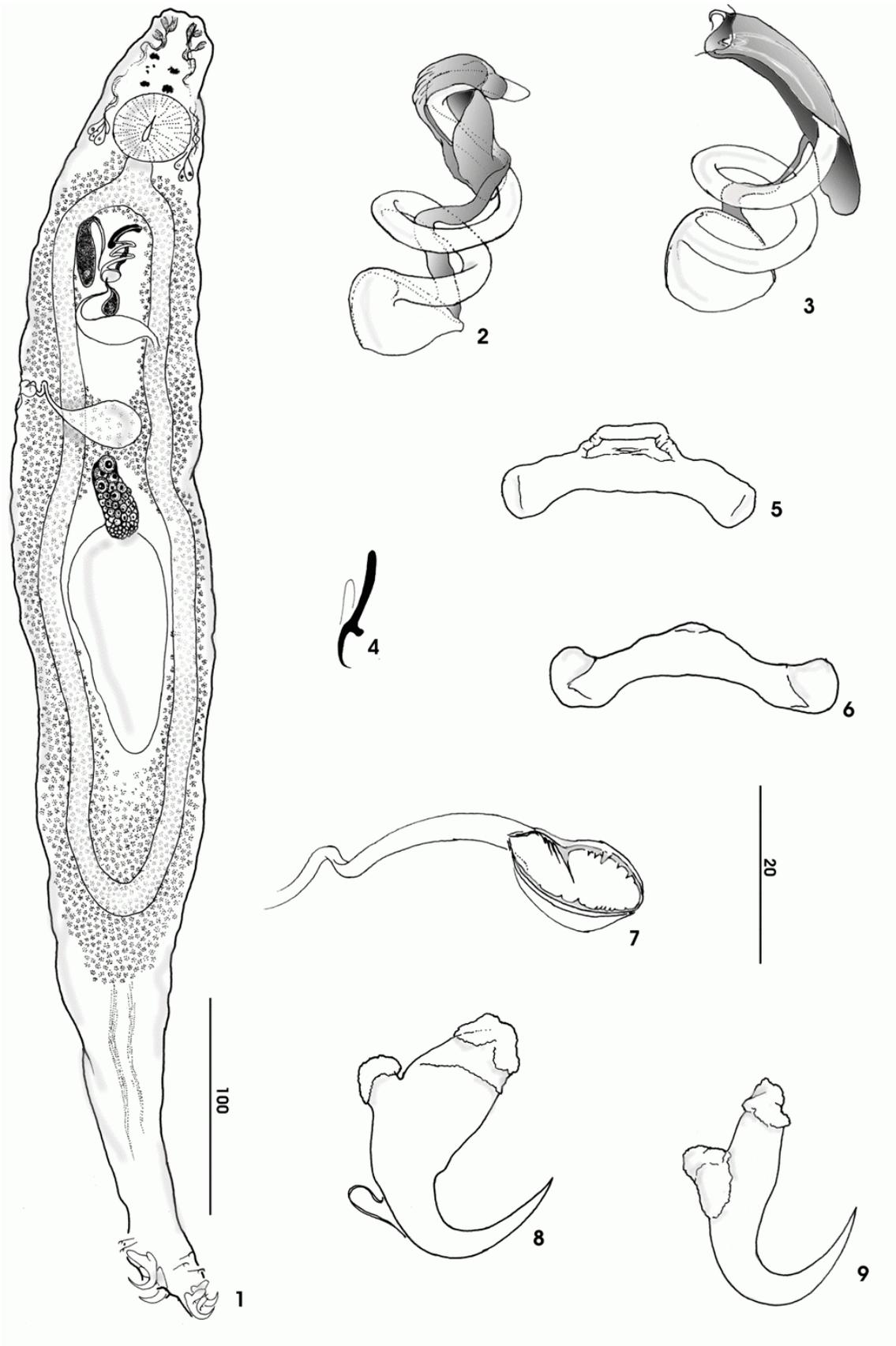
Tabela I: Matriz de caracteres utilizada na reconstrução das relações evolutivas de *Euryhaliotrema* spp., modificada a partir da matriz apresentada por Kritsky e Boeger (2002). A-R, vide listagem dos caracteres; ?, refere-se a estado de caráter desconhecido; -, refere-se a estado de caráter inaplicável. Os táxons em negrito são referem-se ao grupo externo.

Figuras 1-9: *Euryhaliotrema* sp.n. **1**. Corpo inteiro (vista ventral, holótipo). **2-3**, Órgão copulatório masculino. **4**, Gancho; **5**, Barra ventral; **6**, Barra dorsal; **7**, Vagina (vista dorsal); **8**, Âncora ventral; **9**, Âncora dorsal. Figura 1, escala de 100 μm ; figuras 2-9, escala de 20 μm .

Figura 10: Hipótese para a história evolutiva de 15 espécies de *Euryhaliotrema* (lado esquerdo da figura), baseada em 17 séries de caracteres morfológicos. Os números acima de cada ramo se referem às mudanças evolutivas indicadas na listagem de caracteres. Os números abaixo de cada ramo se referem ao suporte de Bremer. Árvore de consenso estrito para os relacionamentos de grupo-irmão de 15 espécies de *Euryhaliotrema* (lado direito da figura) para 18 hipóteses igualmente parcimoniosas obtidas com o programa PAUP* 4.0b10.

TABELA I

Táxon	ABCDEF GHIJKLMNOPR
<i>E. atlantica</i>	0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 1 1 0 1 1 0 1
<i>E. succedaneus</i>	0 1 1 - 0 0 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1
<i>E. monacanthus</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 1 - - 1 0 1 0 - 1
<i>E. thatcheri</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1
<i>E. potamocetes</i>	0 1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 0 1 0 1 1
<i>E. lovejoyi</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1
<i>E. chaoi</i>	0 1 1 - 0 0 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1
<i>E. carbunculus</i>	0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1
<i>E. sagmatum</i>	1 0 0 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0 2 0 0 1
<i>E. chrysotaeniae</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 2 0 0 0 1 0 0 0 1
<i>E. lutiani</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 2 0 0 0 0 0 0 0 1
<i>E. johni</i>	0 0 0 1 0 0 0 0 2 0 0 0 1 0 0 0 1
<i>E. bychowsky</i>	1 - 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 2 0 0 1
<i>E. paralonchuri</i>	0 - 0 0 1 0 1 1 1 0 1 1 0 1 1 0 1
<i>Euryhaliotrema</i> n. sp.	0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1
<i>Ligophorus</i> spp.	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
<i>Haliotrema calcaris</i>	0 0 0 ? ? ? 0 ? 1 0 1 0 0 0 0 0 0



FIGURAS 1-9

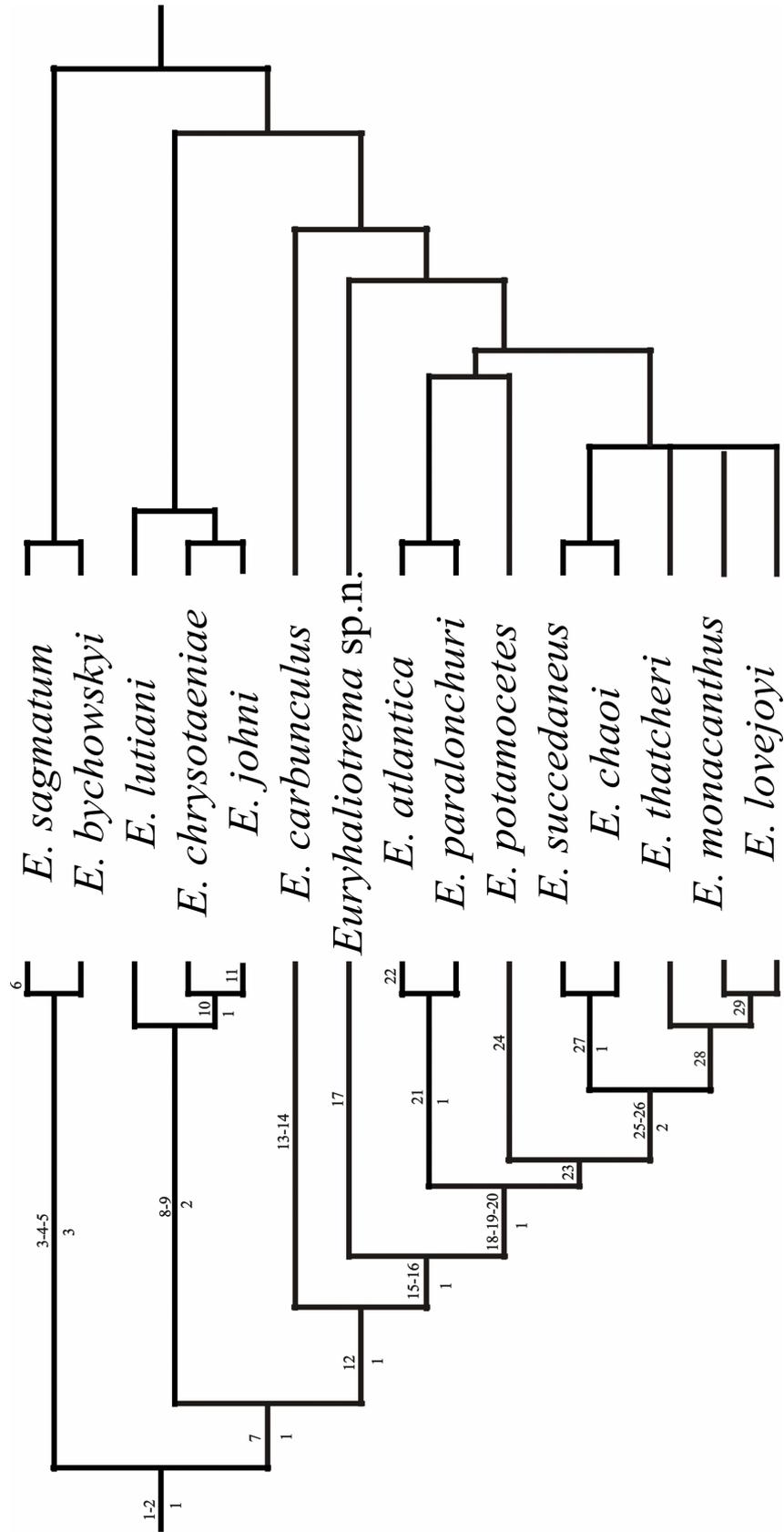


FIGURA 10

Capítulo II. Quatro novas espécies de Diplectanidae (Monogenoidea, Dactylogyrynea), das brânquias de Pachyurinae (Perciformes, Sciaenidae) em duas Bacias da América do Sul, com a proposta de dois novos gêneros.²

RESUMO

Diplectanidae Monticelli, 1903 é uma família composta por 220 espécies parasitas. Nos rios da América do Sul foram registradas apenas seis espécies parasitando *Plagioscion* Heckel, 1840 (Sciaenidae), todas membros de *Diplectanum* Diesing, 1858. São descritas das brânquias de membros de Pachyurinae (Sciaenidae): *Diplectanum* sp.n., de *Pachyurus junki* Soares et Casatti, 2000 e *Petilipinnis grunniens* Casatti, 2002; **Gênero novo A** sp.n.1, de *Pachyurus junki* e *Petilipinnis grunniens* e **Gênero novo B** sp.n.2, de *Petilipinnis grunniens*, na região hidrográfica Amazonas-Tocantins e **Gênero novo A** sp.n.1, de *Pachyurus junki* e *Petilipinnis grunniens* e **Gênero novo B** sp.n.2, de *Petilipinnis grunniens*, na região hidrográfica Amazonas-Tocantins e **Gênero novo B** sp.n.2, coletado em *Pachyurus adpersus* Steindachner, 1879 na Bacia do Rio Doce. **Gênero novo A** e **Gênero novo B** são propostos para acomodar três destas espécies. **Gênero Novo A** é diagnosticado pelas seguintes características combinadas: ausência de órgão adesivo acessório; órgão copulatório masculino do tipo “tubo dentro de tubo”, com base fortemente alargada; vagina com abertura sinistro-ventral, esclerotizada; pré-átrio conspicuo, muscular, átrio vaginal fortemente esclerotizado em forma de funil ou concha com abertura central projetada; presença de estrutura fortemente esclerotizada posterior ao átrio, atravessada pelo canal vaginal; raiz superficial da âncora ventral longa. Já **Gênero Novo B** é proposto para acomodar espécies que apresentam, simultaneamente: esquamodisco, espinhos no pedúnculo e espinhos associados à barra ventral.

INTRODUÇÃO

Diplectanidae Monticelli, 1903 é uma família composta por cerca de 220 espécies parasitas de brânquias de peixes Perciformes, Cyprinodontiformes, Siluriformes, Anguiliformes, Pleuronectiformes, Scorpaeniformes, Beloniformes, Cypriniformes e Clupeiformes (Domingues, 2004). Nos rios da América do Sul foram registradas até o momento apenas seis espécies parasitando espécies de Sciaenidae, todas membros de *Diplectanum* Diesing, 1858: *Diplectanum cayennensis* Euzet et Durret-Desset, 1974, parasito de *Plagioscion auratus* Castelnau, 1855; *Diplectanum decorum* Kritsky et Thatcher, 1984, *Diplectanum gymnopus* Kritsky et Thatcher, 1984

² Formatado para a revista Folia Parasitologica

e *Diplectanum piscinarius* Kritsky et Thatcher, 1984, parasitos de *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840; *Diplectanum hilum* Kritsky et Thatcher, 1984, parasitos de *Plagioscion* sp.; e *Diplectanum pescadae* Kritsky et Thatcher, 1984, parasito de *P. squamosissimus* e *Plagioscion* sp. Todas estas espécies pertencem a apenas uma das duas linhagens sul-americanas de Sciaenidae de água doce, representada por espécies de *Plagioscion* Heckel, 1840. Até o momento, nenhuma espécie de Diplectanidae foi registrada em espécies de Pachyurinae, uma segunda linhagem de Sciaenidae de ambientes continentais sul-americanos. Apenas uma espécie de Monogenoidea, *Euryhaliotrema* sp.n., é conhecida de peixes desta subfamília (Capítulo 1).

Durante um estudo sobre a ecologia histórica dos Sciaenidae de água doce da região Neotropical, quatro novas espécies de Diplectanidae foram coletadas das brânquias de espécies incluídas em Pachyurinae. Estas espécies são descritas neste trabalho. Dois novos gêneros são propostos para acomodar três destas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes de *Pachyurus junki* Soares et Casatti, 2000 e *Petilipinnis grunniens*, Casatti, 2002 foram coletados com rede de espera nos Rio Tocantins (municípios de Lajeado, Peixe, Ipueiras e Porto Nacional), Rio São Valério (Município de Santa Rosa), Rio Areia, Rio Santa Tereza (Município de Peixe) e Rio Crixas (Município de Brejinho de Nazaré) Estado do Tocantins, Bacia Amazônica, em Novembro e Dezembro de 2002 e Julho de 2003. Espécimes de *Pachyurus adpersus* Steindachner, 1879 foram coletados com rede de espera e vara na Jusante da Cachoeira da Brecha, Rio Piranga, Município de Vau-açu, Estado de Minas Gerais, Bacia do Rio Doce, em Fevereiro de 2003. Suas brânquias foram removidas, colocadas em frascos etiquetados e submersas em água quente (65°C). Formalina foi adicionada aos frascos

para obtenção de uma concentração final de 3% a 5%. A triagem do material foi feita no laboratório com auxílio de lupa. Os parasitos foram corados com o corante tricrômico de Gomori, de acordo com Kristky *et al.* (1986), e montados em Bálsamo do Canadá para estudo das estruturas e órgãos internos. Alguns espécimes foram clarificados e montados em Meio de Montagem de Hoyer, conforme Humason (1979), para estudo das estruturas esclerotizadas. As ilustrações foram preparadas com o auxílio de câmara clara conectada a um microscópio Olympus BX51, com contraste de fase. As medidas, apresentadas em micrômetros, foram feitas seguindo o procedimento de Mizelle e Klucka (1953). A numeração dos pares de ganchos segue àquela recomendada por Mizelle e Price (1963). Os espécimes-tipo estão depositados em coleções helmintológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), United States Parasitological Collection (USNPC), Beltwil, Musée de Historie Naturelle de Paris (MHNP) e Harold W. Manter Laboratory of Parasitology- University of Nebraska State Museum (HWML), conforme indicado nas respectivas descrições.

RESULTADOS

SISTEMÁTICA

Subclasse POLYONCHOINEA Bychowsky, 1937

Ordem DACTYLOGYRIDEA Bychowsky, 1937

Família Diplectanidae Bychowsky, 1957

Diplectanum Diesing, 1858

Diplectanum sp.n. (Figs. 1-9)

Descrição:

Corpo alongado, fusiforme, tegumento liso; 571 (440-760; n=9) de comprimento, 76 (55-90; n=10) de largura no nível do testículo. Quatro lobos cefálicos fracamente desenvolvidos. Quatro pares de órgãos da cabeça moderadamente desenvolvidos, situados nos lobos cefálicos, áreas cefálicas adjacentes. Glândulas cefálicas postero-bilaterais à faringe. Um par de olhos, grânulos ovais; grânulos acessórios ovais, eventualmente esparsos na região da cabeça, região anterior do tronco. Faringe esférica, bulbosa; 38 (33-50; n=9) de diâmetro. Boca médio-ventral, subterminal. Esôfago longo. Dois cecos intestinais, não confluentes, estendendo-se até a porção posterior do tronco. Pedúnculo tão longo quanto largo. Háptor expandido lateralmente; 44 (30-50; n=9) de comprimento, 149 (135-175; n=7) de largura. Um par de esquamodiscos ovais, ventral, dorsal; cada esquamodisco formado por aproximadamente 22 anéis de ossículos; anéis anteriores concêntricos, progressivamente tendendo à linha reta no sentido posterior; anéis posteriores com ossículos esparsos; ossículos esclerotizados em forma de alteres, ossículos anteriores robustos, posteriores delicados; esquamodisco, 73 (56-98; n=14) de comprimento, 58 (52-75; n=14) de largura. Dois pares de âncoras, ventral, dorsal, não semelhantes entre si. Âncora ventral com raiz profunda larga, mais longa que raiz superficial, lâmina ligeiramente curva, contínua com a ponta; âncora ventral 42 (38-45; n=11) de comprimento, 17 (16-19; n=4) de largura. Âncora dorsal com raiz profunda curta, porção distal ligeiramente curva, raiz superficial fortemente truncada; âncora dorsal 39 (35-42; n=11) de comprimento, 15 (14-16; n=8) de largura. Barra ventral com extremidades afiladas, sulco médio-ventral longitudinal, constrição mediana; 75 (68-82; n=15) de comprimento. Par de barras dorsais, semelhantes entre si, retas, extremidade proximal expandida; 59 (53-71; n=16) de comprimento. Ganchos similares entre si, haste uniforme, lâmina reta, ponta ligeiramente recurvada, polegar depresso, filamento

do gancho mais curto do que o comprimento da haste; ganchos par 1 em lóbulos bilaterais conspícuos sobre as terminações da barra ventral; ganchos 10 (9-11; n=38) de comprimento. Órgão copulatório masculino (OCM) alongado, formado por dois tubos concêntricos (tipo “tubo dentro de tubo”), tubo externo com expansões laterais medianas, ponta afilada, abertura do tubo interno subterminal, pequenos escleritos de tamanho irregular na região mediana do OCM, franja levemente esclerotizada, fracamente desenvolvida ao redor da base; OCM direcionado para a região posterior do corpo; peça acessória ausente; OCM 70 (56-80; n=18) de comprimento. Testículo esférico, posterior ao germário; vaso deferente aparentemente circundando o ceco intestinal esquerdo; vesícula seminal sigmóide, uma expansão do vaso deferente; reservatório prostático piriforme, dividido em duas bandas, dorsal ao OCM. Germário oval, circundando o ceco intestinal direito; oviduto, oótipo, útero não observados. Poro genital ventral. Vagina esclerotizada com abertura sinistral, pré-átrio tubular levemente esclerotizado, átrio esclerotizado em forma de cálice, canal vaginal curto com dilatação distal. Receptáculo seminal piriforme. Vitelária densa, co-extensa com os cecos intestinais. Ovos não observados.

Hospedeiro tipo: *Pachyurus junki* (Sciaenidae)

Outros hospedeiros: *Petilipinnis grunniens* (Sciaenidae)

Local de infestação: Brânquias

Localidade tipo: Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil

Outras localidades: Rio Tocantins, municípios de Ipueiras, Peixe e Porto Nacional, Rio São Valério, município de Santa Rosa, Rio Crixas, município de Brejinho de Nazaré, Rio Areia e Rio Santa Tereza, Município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil.

Espécimes depositados (por hospedeiro e localidade): HOLÓTIPO, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (MZUSP, N° XXXX). PARÁTIPOS: 28 espécimes, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (MZUSP, N° XXXX; CHIOC, N° XXXX; INPA, N° XXXX); 2 espécimes, Rio Tocantins, município de Ipueiras, Estado do Tocantins, Brasil, 21 novembro de 2002, 11°18'50''S, 48°27'26''W (INPA, N° XXXX); 3 espécimes, Rio Tocantins, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 01 dezembro de 2002, 11°46'19''S, 48°37'15''W (INPA, N° XXXX); 2 espécimes, Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil, 18 novembro de 2002, 11°21'57''S, 48°28'35''W (INPA, N° XXXX); 1 espécime, Rio Crixas, município de Brejinho de Nazaré, Estado do Tocantins, Brasil, 01 dezembro de 2002, 11°02'31''S, 48°34'10''W (USNPC, N° XXXX); 1 espécime, Rio Areia, Estado do Tocantins, Brasil, 07 julho de 2003 (USNPC, N° XXXX); 1 espécime, Rio Tocantins, município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil, 09 julho de 2003, 10°41'45''S, 48°25'54''W (USNPC, N° XXXX); VOUCHERS: 20 espécimes, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (USNPC, N° XXXX; MHNP, N° XXXX); 5 espécimes, Rio Tocantins, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 01 dezembro de 2002, 11°46'19''S, 48°37'15''W (HWML, N° XXXX); 1 espécime, Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil, 18 novembro de 2002, 11°21'57''S, 48°28'35''W (HWML, N° XXXX); 1 espécime, Rio Santa Tereza, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 08 julho de 2003, 11°47'43''S, 48°38'47''W (HWML, N° XXXX); 1 espécime, Rio Tocantins, município de Ipueiras, Estado do Tocantins, Brasil, 21 novembro de 2002, 11°18'50''S, 48°27'26''W (HWML, N° XXXX); 1 espécime, Rio Tocantins,

município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil, 01 dezembro de 2002, 10°41'45''S, 48°25'54''W (HWML, N° XXXX).

Comentários

Domingues (2004) considera como caracteres diagnósticos (sinapomorfias) de *Diplectanum sensu strictu*, a presença de: 1) reservatório prostático dividido em três zonas; e 2) órgão copulatório acessório presente. Este autor ainda sugere que a ausência de átrio vaginal esclerotizado é uma das características consideradas como potencialmente diagnóstica para este táxon.

A nova espécie apresenta átrio vaginal fortemente esclerotizado, reservatório prostático dividido em duas bandas e não possui órgão copulatório acessório. Entretanto, na ausência de determinações taxonômicas que explicitamente estabeleçam os limites dos táxons presentemente incluídos em *Diplectanum*, prefiro alocar, mesmo que temporariamente, a nova espécie neste gênero.

Diplectanum sp.n. é diferenciada destas e das demais espécies presentemente alocadas em *Diplectanum* por apresentar as seguintes características combinadas: 1) átrio vaginal fortemente esclerotizado, em forma de cálice; 2) esclerotizações irregulares e expansões laterais medianas no tubo externo do órgão copulatório masculino; e 3) abertura do tubo interno do OCM subterminal.

Gênero novo A (Figs. 10-18 e 19-26)

Diagnose. — Corpo fusiforme, dividido em região cefálica, tronco, pedúnculo, háptor. Tegumento fino, liso. Quatro lobos cefálicos moderadamente desenvolvidos, dois terminais, dois bilaterais; três a quatro pares de órgãos da cabeça. Olhos presentes, um par. Faringe esférica, bulbosa; boca médio-ventral, subterminal; dois cecos intestinais

não confluentes. Pedúnculo curto. Háptor expandido lateralmente; órgãos adesivos acessórios (OAA) ausentes. Dois pares de âncoras, ventral, dorsal, não semelhantes entre si; raiz superficial da âncora ventral mais longa que a raiz profunda; raiz superficial da âncora dorsal truncada. Barra ventral com sulco mediano longitudinal. Um par de barras dorsais, semelhantes entre si. Sete pares de ganchos com distribuição típica da família (cinco pares ventrais; dois pares dorsais), semelhantes entre si, haste uniforme, lâmina reta, ponta ligeiramente curva, polegar depresso. Órgão copulatório masculino (OCM) formado por dois tubos concêntricos (tipo “tubo dentro de tubo”), base alargada, afinando-se distalmente, abertura do tubo interno subterminal; extremidade distal do OCM espiralada ou sinuosa; dilatação cônica, levemente esclerotizada, entre base do OCM e vaso deferente, conectada ao tubo interno do OCM; OCM direcionado para a região posterior do corpo; peça acessória ausente. Testículo posterior ao germário; vesícula seminal, uma expansão do vaso deferente; reservatório prostático uniforme ou dividido em duas bandas. Vagina com abertura sinistro-ventral, esclerotizada; pré-átrio conspícuo, muscular, átrio vaginal em forma de funil ou concha, com abertura central projetada, fortemente esclerotizado; presença de estrutura fortemente esclerotizada posterior ao átrio, atravessada pelo canal vaginal; germário circundando ceco intestinal direito. Poro genital ventral. Vitelária densa, co-extensa com os cecos intestinais. Parasitos de Pachyurinae (Sciaenidae).

Espécie tipo: **Gênero novo A** sp. n.1

Hospedeiro tipo: *Petilipinnis grunniens*.

Outras espécies: **Gênero novo A** sp. n.2

Outros hospedeiros: *Pachyurus junki*.

Local de infestação: brânquias.

Comentários

Gênero novo A é diagnosticado por uma característica exclusiva (dilatação cônica levemente esclerotizada entre a base do OCM e o vaso deferente, conectada ao tubo interno do OCM) e pelas seguintes características combinadas: 1) ausência de órgão adesivo acessório; 2) OCM do tipo “tubo dentro de tubo”, com base fortemente alargada; 3) vagina com abertura sinistro-ventral, esclerotizada; pré-átrio conspicuo, muscular, átrio vaginal fortemente esclerotizado em forma de funil ou concha com abertura central projetada; presença de estrutura fortemente esclerotizada posterior ao átrio, atravessada pelo canal vaginal; e 4) raiz superficial da âncora ventral longa.

Assim como as espécies do **Gênero novo A**, espécies de outros gêneros de Diplectanidae também não possuem OAA: *Lobotrema* Triparthi, 1959, *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941, *Murraytrema* Price, 1937, *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958, *Rhamnocercus*, Monaco, Wood et Mizelle, 1954, *Rhamnocercoides* Luque et Iannacone, 1991 e *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965. Domingues (2004) indica que a ausência de órgão adesivo acessório em espécies de Diplectanidae é provavelmente decorrente de perda secundária, a qual deve ter ocorrido em vários momentos da história evolutiva da família.

Dentre estes gêneros que não apresentam órgão adesivo acessório, espécies de *Lobotrema*, *Murraytrema*, *Rhamnocercus* e *Rhamnocercoides* também possuem OCM do tipo “tubo dentro de tubo”. No entanto, nenhuma espécie destes gêneros apresenta dilatação cônica levemente esclerotizada entre base do OCM e vaso deferente conectada ao tubo interno do OCM, base fortemente alargada ou porção distal do tubo externo sinuosa/ espiralada. A ausência do órgão adesivo acessório nas espécies do novo gênero parece representar mais um evento independente de perda.

Gênero novo A sp. n.1 (Figs. 10-18)

Descrição:

Corpo, 343 (260-420; n=7) de comprimento, 62 (46-91; n=8) de largura no nível do testículo. Quatro pares de órgãos da cabeça moderadamente desenvolvidos, situados nos lobos cefálicos e áreas cefálicas adjacentes. Faringe, 29 (22-34; n=10) de diâmetro; esôfago longo. Háptor, 28 (24-34; n=5) de comprimento, 90 (84-106; n=4) de largura. Âncora ventral com raiz superficial bem desenvolvida, raiz profunda curta, levemente larga, lâmina contínua com a ponta, acentuadamente curva; âncora ventral 74 (68-79; n=6) de comprimento, 18 (14-21; n=5) de largura. Âncora dorsal com raiz profunda curta, larga, raiz superficial não conspícua, lâmina longa e reta, ponta curva; âncora dorsal 71 (65-74; n=7) de comprimento, 12 (10-14; n=5) de largura. Barra ventral em forma de “V” invertido, terminações arredondadas; 49 (46-54; n=4) de comprimento. Par de barras dorsais, terminação distal sinuosa, terminação proximal expandida; 27 (25-36; n=7) de comprimento. Ganchos, 12 (11-12; n=17) de comprimento. Órgão copulatório masculino (OCM) sinuoso na região distal, OCM 59 (48-68; n=10) de comprimento; reservatório prostático sacular, dorsal à vesícula seminal e ao vaso deferente. Germário piriforme; oviduto, oótipo, útero não observados. Átrio vaginal em forma de concha com abertura central projetada. Ovos não observados.

Hospedeiro tipo: *Petilipinnis grunniens* (Sciaenidae).

Localidade tipo: Rio Tocantins, Município Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil.

Outras localidades: Rio Tocantins, municípios de Santa Helena, Lajeado, Ipueiras e Peixe e Rio São Valério, município de Santa Rosa, estado do Tocantins, Brasil.

Espécimes depositados (por tipo e localidade): HOLÓTIPO. Rio Tocantins, município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil, 30 de dezembro de 2002, 10°41'45''S, 48°25'54''W (MZUSP, N° XXXX); PARÁTIPOS: 1 espécime, Rio Tocantins, município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil, 30 de dezembro de 2002, 10°41'45''S, 48°25'54''W (MZUSP, N° XXXX) ; 7 espécimes, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (CHIOC, N° XXXX; INPA, N° XXXX; HWML, N° XXXX); 2 espécimes, Rio São Valério, município de Santa Rosa, Estado do Tocantins, Brasil, 18 de novembro de 2002, 11°21'57''S, 48°28'35''W (USNPC, N° XXXX; MHNP, N° XXXX); 1 espécime, Rio Tocantins, município de Lajeado, Estado do Tocantins, Brasil, 01 de dezembro de 2002, 09°42'55''S, 48°21'43''W; 1 espécime, Rio Tocantins, município de Ipueiras, Estado do Tocantins, Brasil, 21 de novembro de 2002, 11°18'50''S, 48°27'26''W (MHNP, N° XXXX, INPA, N° XXXX).

Comentários

Gênero novo A sp.n. 1 é caracterizada pela presença de: 1) lâminas das âncoras ventral e dorsal bastante alongadas; 2) barra ventral em forma de “v” invertido; 3) átrio vaginal esclerotizado modificado em forma de concha com abertura central projetada; e 4) órgão copulatório masculino sinuoso na região distal.

Gênero novo A sp. n.2 (Figs. 19-26)

Descrição:

Corpo, 275 (270-280; n=2) de comprimento, 46 (36-53; n=8) de largura no nível do testículo. Três pares de órgãos da cabeça bastante desenvolvidos com conexão conspícua entre si, situados nos lobos cefálicos e áreas cefálicas adjacentes. Faringe, 23

(19-26; n=6) de diâmetro; esôfago curto a ausente. Háptor, margens arredondadas; 28 (26-29; n=2) de comprimento, 81 (67-91; n=3) de largura. Âncora ventral com raiz profunda curta, afilada, aproximadamente perpendicular em relação à lâmina; raiz superficial bem desenvolvida, afilada, aproximadamente paralela em relação à lâmina; lâmina contínua com a ponta, acentuadamente curva; âncora ventral, 31 (26-35; n=4) de comprimento, 11 (10-12; n=2) de largura; Âncora dorsal com raiz profunda longa, levemente larga; raiz superficial não conspícua; lâmina contínua com a ponta, reta; âncora dorsal 28 (22-32; n=5) de comprimento, 10 (9-12; n=7) de largura. Barra ventral aproximadamente retangular, terminações afiladas; 37 (36-38; n=5) de comprimento. Par de barras dorsais, terminação proximal espatulada, terminação distal afilada, curva; 25 (23-27; n=4) de comprimento. Ganchos, 11 (10-12; n=28) de comprimento. Órgão copulatório masculino (OCM) espiralado na região distal; OCM 40 (36-43; n=11) de comprimento. Reservatório prostático oval, dividido em duas bandas, dorsal ao OCM. Germário piriforme, circundando o ceco intestinal direito; oviduto, oótipo, útero não observados. Poro genital ventral. Átrio vaginal em forma de funil. Ovos não observados.

Hospedeiro tipo: *Pachyurus junki*

Outros hospedeiros: *Petilipinnis grunniens*

Localidade tipo: Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil

Outras localidades: Rio Tocantins, municípios de Peixe, Ipueiras e Porto Nacional e Rio Santa Tereza, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil.

Espécimes depositados (por tipo e localidade): HOLÓTIPO, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (MZUSP, N° XXXX; INPA, N° XXXX). PARÁTIPOS: 2 espécimes, Rio Tocantins, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 01 de dezembro de 2002, 11°46'19''S, 48°37'15''W (MZUSP, N°

XXXX; HWML, N° XXXX); 5 espécimes, Rio Tocantins, município de Santa Helena, Estado do Tocantins, Brasil, abril de 2002 (MZUSP, N° XXXX; USNPC, N° XXXX); 2 espécimes, Rio Tocantins, município de Ipueiras, Estado do Tocantins, Brasil, 21 de novembro de 2002, 11°18'50''S, 48°27'26''W (USNPC, N° XXXX; MHNP, N° XXXX); 1 espécime, Rio Santa Tereza, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 08 de julho de 2003, 11°47'43''S, 48°38'47''W (MHNP, N° XXXX); VOUCHERS 1 espécime, Rio Tocantins, município de Peixe, Estado do Tocantins, Brasil, 01 de dezembro de 2002, 11°46'19''S, 48°37'15''W (USNPC, N° XXXX); 1 espécime, Rio Tocantins, município de Porto Nacional, Estado do Tocantins, Brasil 30 de dezembro de 2002, 10°41'45''S, 48°25'54''W (HWML, N° XXXX).

Comentários

Gênero novo A sp.n.2 é caracterizada por apresentar as seguintes características: 1) átrio vaginal esclerotizado modificado em forma de funil; 2) terminação proximal da barra dorsal fortemente expandida; 3) região mediana do OCM levemente ondulada; 4) órgão copulatório masculino (OCM) espiralado na região distal e 5) lâminas das âncoras ventral e dorsal contínuas.

Gênero novo B (Figs. 27-37)

Diagnose. — Corpo fusiforme, dividido em região cefálica, tronco, pedúnculo e háptor. Tegumento fino e liso. Quatro lobos cefálicos moderadamente desenvolvidos, dois terminais, dois bilaterais; quatro pares de órgãos da cabeça. Olhos presentes, dois pares. Faringe esférica, bulbosa; boca médio-ventral, subterminal; dois cecos intestinais não confluentes. Pedúnculo longo; espinhos pedunculares presentes, distribuídos em fileiras por toda a superfície; espinhos com raiz anterior longa, extremidade arredondada, raiz

posterior menor que a raiz anterior, em forma de meia lua, ponta curvada em direção à raiz anterior. Háptor expandido lateralmente; esquamodiscos presentes, um par, semelhantes entre si. Dois pares de âncoras, ventral, dorsal, não semelhantes entre si; âncora ventral com raiz profunda larga, longa, raiz superficial curta, lâmina e ponta retas; âncora dorsal com raiz profunda levemente larga, longa, raiz superficial não conspícua, lâmina e ponta retas. Uma barra ventral com constrição mediana anterior, duas projeções posteriores para articulação com barra dorsal, sulco mediano longitudinal ventral. Sete pares de ganchos com distribuição típica da família (cinco pares ventrais; dois pares dorsais), semelhantes entre si, haste uniforme, lâmina reta, ponta ligeiramente curva, polegar depresso; Espinhos associados à barra ventral presentes, inúmeros, dispostos em forma de roseta em uma estrutura muscular subglobosa. Órgão copulatório masculino (OCM) reto, formado por dois tubos concêntricos (tipo “tubo dentro de tubo”); tubo externo torcido nas regiões mediana e distal; base simples; abertura do tubo interno terminal; OCM direcionado para a região posterior do corpo; peça acessória ausente. Reservatório prostático uniforme; vaso deferente aparentemente circundando o ceco intestinal esquerdo; duas vesículas seminais piriformes, simples expansões do vaso deferente. Vagina muscular, abertura sinistral-ventral; germário circundando o ceco intestinal direito. Poro genital comum ventral. Vitelária densa, co-extensa com os cecos intestinais. Parasitos de Pachyurinae (Sciaenidae).

Espécie tipo: **Gênero novo B** sp.n.

Hospedeiro tipo: *Pachyurus adpersus* (Sciaenidae).

Local de infestação: Brânquias

Comentários

Além das estruturas esclerotizadas haptorais (i.e., ganchos, âncoras, esquamodiscos), a espécie de **Gênero novo B** apresenta espinhos pedunculares. Conforme Domingues (2004), esta característica é compartilhada com espécies de gêneros tradicionalmente alocadas em Rhamnocercinae (*Rhamnocercus* e *Rhamnocercoides*).

A espécie do novo gênero apresenta ponta acicular distal dos espinhos associados à barra ventral, assim como espécies de *Rhamnocercus*. Entretanto, difere pela disposição dos espinhos em relação a espécies de Rhamnocercinae. Enquanto espécies de *Rhamnocercoides* e *Rhamnocercus* possuem espinhos perpendiculares à barra ventral (inúmeros e de três a seis espinhos, respectivamente), a espécie de **Gênero novo B** apresenta inúmeros espinhos dispostos em forma de roseta, em uma estrutura muscular subglobosa. Os espinhos pedunculares da espécie de **Gênero novo B** também diferem de espécies de *Rhamnocercoides* e *Rhamnocercus*, pois apresentam a raiz anterior maior que a raiz posterior.

O esquamodisco é considerado por Hargis (1955) uma estrutura homóloga aos espinhos pedunculares (denominados “equinodisco”), baseado na função e posição destas estruturas. Seamster e Monaco (1956) não aceitam a proposta de Hargis (1955), pois acreditam que a origem das estruturas pedunculares e espinhos no háptor seja parenquimática, diferente da origem epidérmica das estruturas que compõem o esquamodisco (*in* Domingues, 2004).

Apesar do esquamodisco e dos espinhos pedunculares servirem para fixação nos filamentos branquiais dos hospedeiros, o esquamodisco está situado entre região posterior do pedúnculo e o háptor, enquanto os espinhos pedunculares distribuem-se ao longo de todo o pedúnculo, não sendo possível aceitar a homologia de posição destas

estruturas. Além disto, a presença destas duas estruturas de fixação em **Gênero novo B** gen. n. suporta a hipótese de Seamster e Monaco (1956).

A presença combinada de esquamodisco, espinhos no pedúnculo e espinhos associados à barra ventral é observada pela primeira vez em Diplectanidae, oferecendo suporte para a proposta de **Gênero novo B**, mesmo sendo este monotípico.

Gênero novo B sp. n. (Figs. 27-37)

Descrição:

Corpo; 439 (385-475; n=5) de comprimento, 76 (45-95; n=5) de largura, no nível do testículo. Membros do par posterior de olhos mais próximos entre si em relação aos membros do par anterior; grânulos acessórios esparsos eventualmente na região da cabeça e na região anterior do tronco. Faringe, 34 (30-40; n=13) de diâmetro; esôfago curto, afilado; espinhos pedunculares, cada 13 (10-15; n=8) de comprimento, 15 (12-18; n=8) de largura. Háptor, 47 (35-65; n=5) de comprimento, 148 (115-170; n=5) de largura, cada 38 (30-47; n=9) de comprimento, 47 (40-58; n=8) de largura. Âncora ventral, 49 (45-53; n=7) de comprimento, 22 (17-25; n=7) de largura. Âncora dorsal, 43 (40-44; n=5) de comprimento, 18 (17-19; n=5) de largura. Barra ventral, 64 (53-77; n=14) de comprimento. Estrutura muscular subglobosa com espinhos associados à barra ventral, 19 (12-26; n=10) de diâmetro. Par de barras dorsais, 62 (55-74; n=11) de comprimento cada. Ganchos, 11 (10-12; n=11) de comprimento cada. Órgão copulatório masculino (OCM), 38 (30-48; n=14) de comprimento; testículo piriforme, posterior ao germário; 23 (14-30; n=4) de comprimento, 14 (12-15; n=4) de largura. Reservatório prostático sacular, dorsal à vesícula seminal anterior; oviduto transversal, com

terminações ventrais a cada um dos cecos intestinais; oótipo, útero não observados.
Ovos não observados.

Hospedeiro tipo: *Pachyurus adpersus* (Sciaenidae)

Localidade tipo: Jusante da Cachoeira da Brecha, Rio Piranga, município de Vau-Açu
Bacia do Rio Doce, Estado de Minas Gerais, Brasil.

Espécimes depositados (por tipo e localidade): HOLÓTIPO, 34 PARÁTIPOS: Jusante
Cachoeirinha da Brecha, Rio Piranga, município de Vau-Açu, Estado de Minas Gerais,
Brasil, 20 de janeiro de 2003, 20°32'S, 42°57'W (MZUSP, N° XXXX; CHIOC, N°
XXXX; INPA, N° XXXX; HWML, N° XXXX; MHNP, N° XXXX; USNPC, N°
XXXX).

Comentários

O gênero é monotípico.

AGRADECIMENTOS

A Jorge Dergam, Depto. de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa;
Elineide Eugênio Marques e equipe do Neamb (Núcleo de estudos ambientais),
Universidade Federal do Tocantins; e Delane Kritsky, Department of Health and
Nutrition Sciences, Idaho State University, pelo auxílio na coleta dos peixes. A Célio
Magalhães (INPA) e Luiz Muniz (CHIOC), pelo acesso ao material tipo. Este estudo foi
parcialmente suportado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
Tecnológico (CNPq) e Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível
Superior (CAPES).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DOMINGUES M.V. 2004: Taxonomia e Filogenia de Diplectanidae Monticelli, 1903 (Platyhelminthes: Monogenoidea). Tese de Doutorado não publicada. Curitiba, Paraná, 199pp.
- HARGIS W.J. 1955: Monogenetic trematodes of Gulf of Mexico Fishes. Part III. The Superfamily Gyrodactyloidea (Continued)¹. Quaternary Journal of Florida Academy Science, 18, 1, 33- 47
- HUMASON G.L. 1979: Animal Tissue Techniques. 4th ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco, CA, USA, 661 pp.
- KRITSKY D.C., THATCHER V.E., BOEGER W.A. 1986: Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephaline). Proceedings of Helminthological Society of Washington, 53 (1): 1-37.
- KRITSKY D.C., BOEGER W.A., ROBALDO R.B. 2001: Neotropical Monogenoidea. 38. Revision of *Rhabdosynochus* Mizelle & Blatz, 1941 (Polyonchoinea: Dactylogyridae: Diplectanidae), with description of two new species from Brazil. Comparative parasitology, 68: 66- 75.
- MIZELLE J.D., KLUCKA A.R. 1953: Studies on monogenetic trematodes. XIV. Dactylogyridae from Wisconsin fishes. American Midland Naturalist, 49: 720-733.
- MIZELLE J.D., PRICE C.E. 1963: Additional háptoral hooks in the genus *Dactylogyrus*. Journal of Parasitology, 49: 1028- 1029.
- SEAMSTER A., MONACO L.H. 1956: A new species of Rhamnocercinae. American Midland Naturalist, 55 (1): 180- 183.

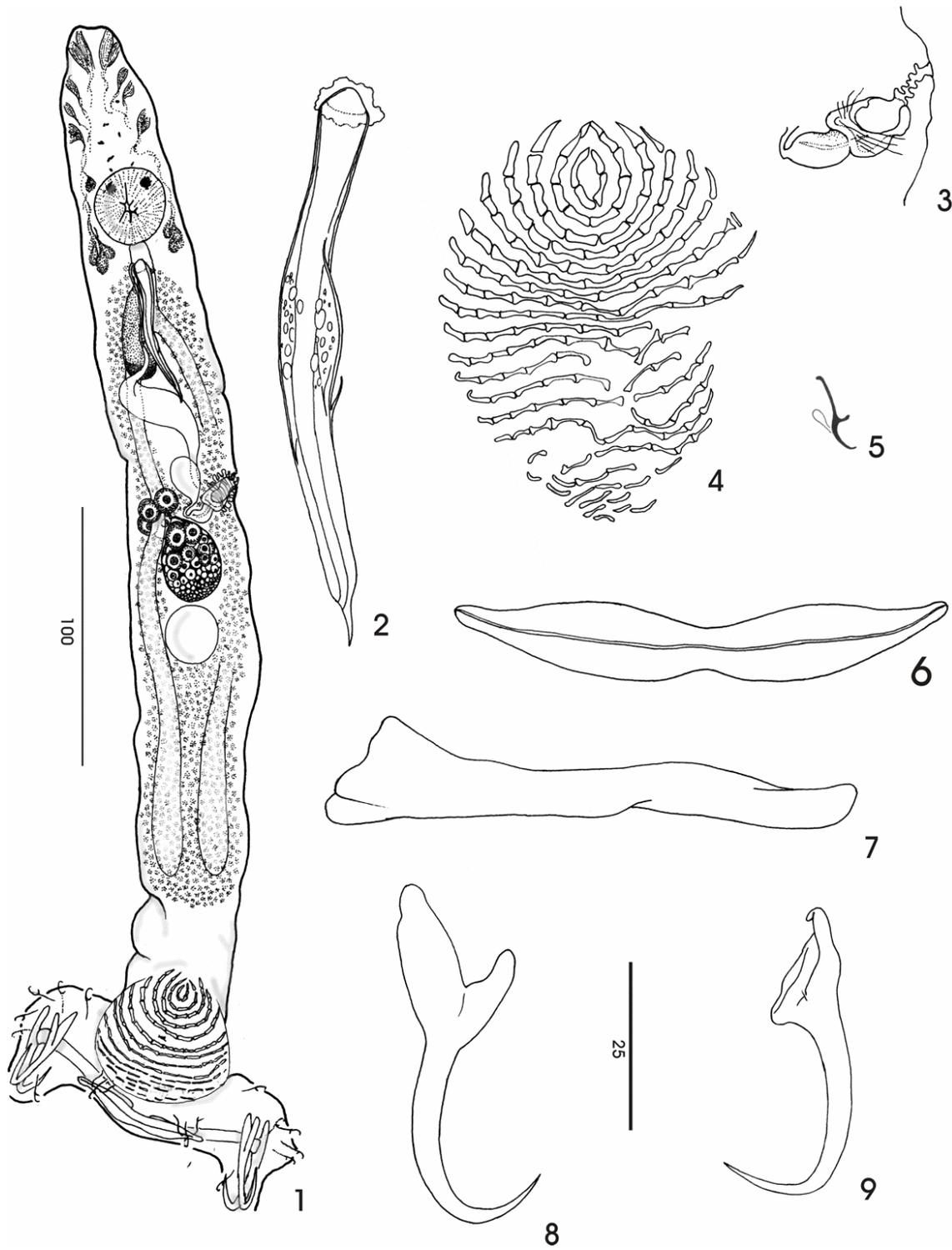
LEGENDAS DE FIGURAS

Figuras 1-9: *Diplectanum* sp.n. **1**: corpo inteiro (ventral); **2**: órgão copulatório masculino; **3**: vagina; **4**: esquamodisco; **5**: gancho; **6**: barra ventral; **7**: barra dorsal; **8**: âncora ventral; **9**: âncora dorsal. Figura 1: escala 100 micrômetros. Figuras 2-9: escala 25 micrômetros.

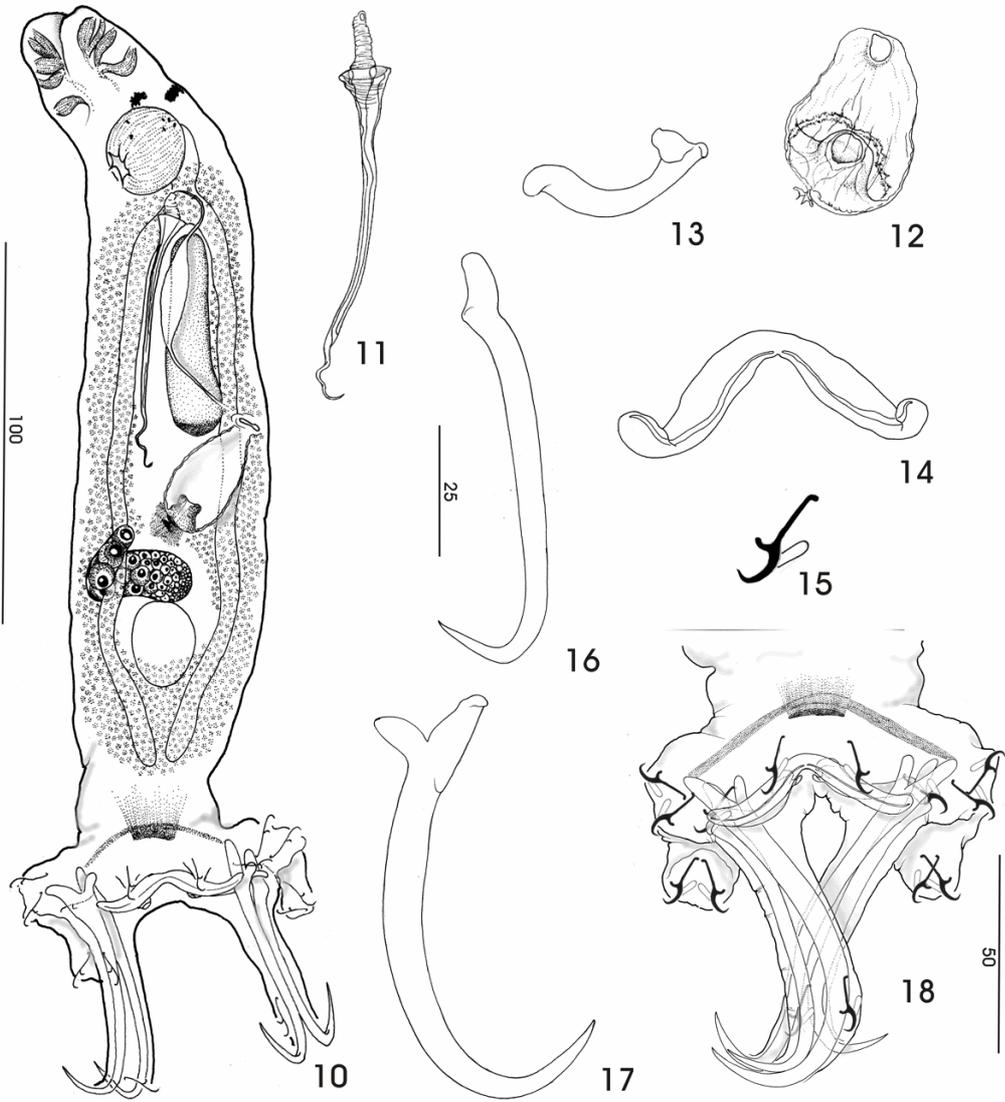
Figuras 10-18: **Gênero novo A** sp. n.1. **10**: corpo inteiro (ventral); **11**: órgão copulatório masculino; **12**: vagina; **13**: barra dorsal; **14**: barra ventral; **15**: gancho; **16**: âncora dorsal; **17**: âncora ventral; **18**: háptor. Figura 10: escala 100 micrômetros. Figuras 11-17: escala 25 micrômetros. Figura 18: escala 50 micrômetros.

Figuras 19-26: **Gênero novo A** sp. n.2. **19**: corpo inteiro (ventral); **20**: órgão copulatório masculino; **21**: vagina; **22**: gancho; **23**: barra ventral; **24**: barra dorsal; **25**: âncora ventral; **26**: âncora dorsal. Figura 19: escala 100 micrômetros. Figuras 20-26: escala 25 micrômetros.

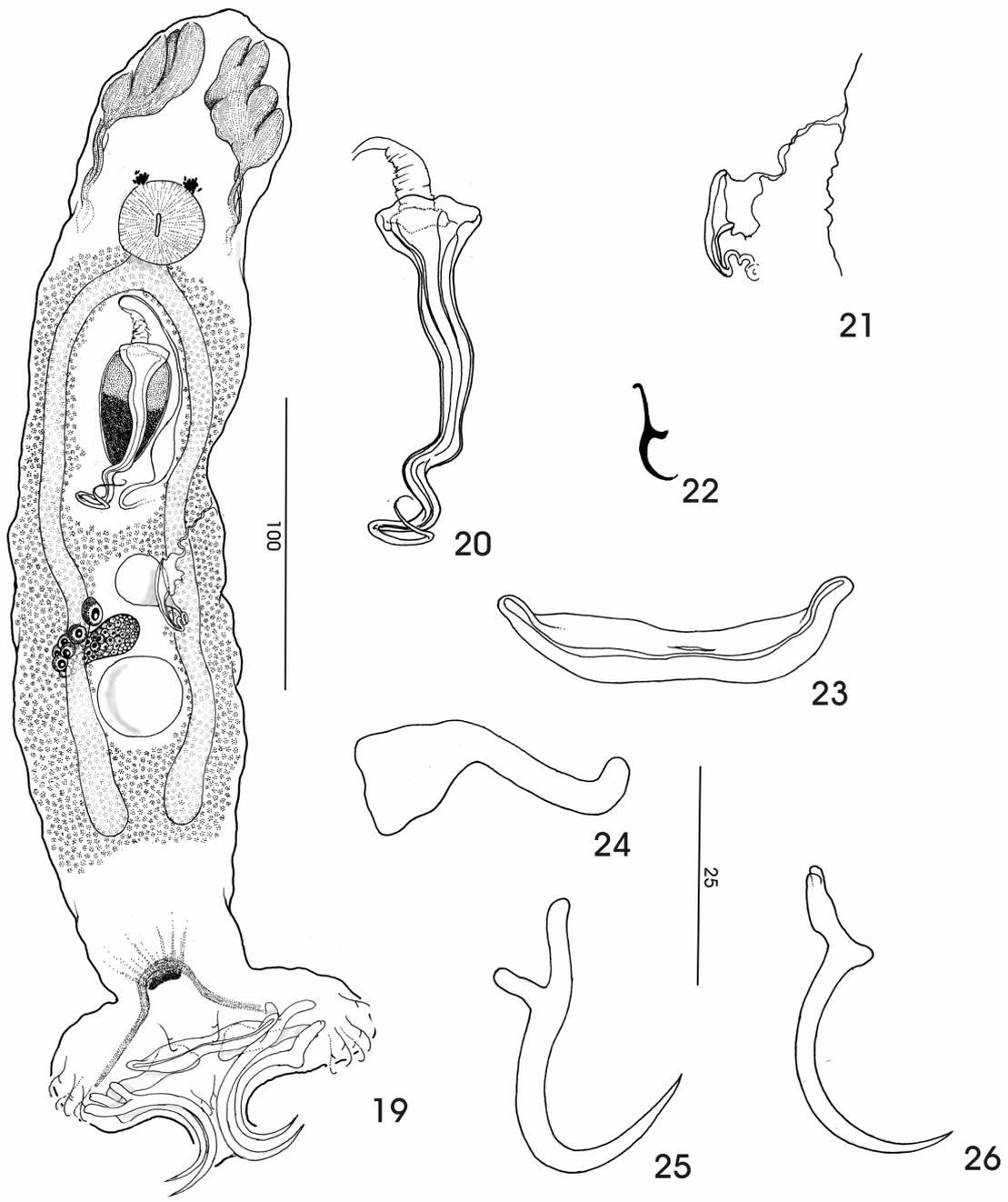
Figuras 27- 37: **Gênero novo B** sp.n. **27**: corpo inteiro (ventral); **28**: órgão copulatório masculino; **29**: gancho; **30**: espinho peduncular, vista ventral; **31**: espinho peduncular, vista lateral; **32**: barra ventral; **33**: barra dorsal; **34**: âncora ventral; **35**: âncora dorsal; **36**: detalhe do háptor, mostrando no sentido anterior-posterior espinhos pedunculares, esquamodisco e espinhos associados à barra ventral; **37**: esquamodisco e espinhos associados à barra ventral. Figura 27: escala 100 micrômetros. Figuras 28-35 e 37: escala 25 micrômetros. Figura 36: escala 50 micrômetros.



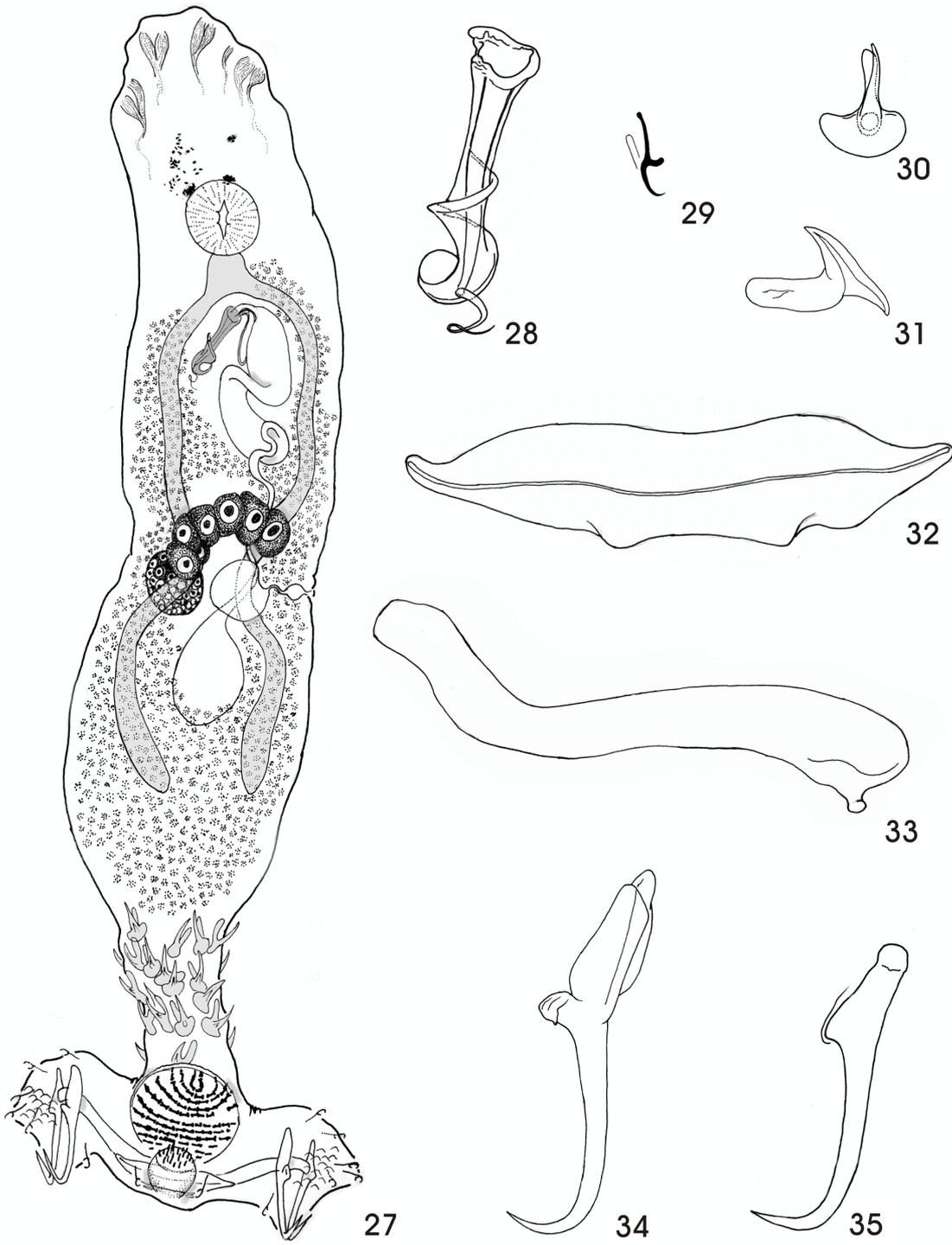
FIGURAS 1-9



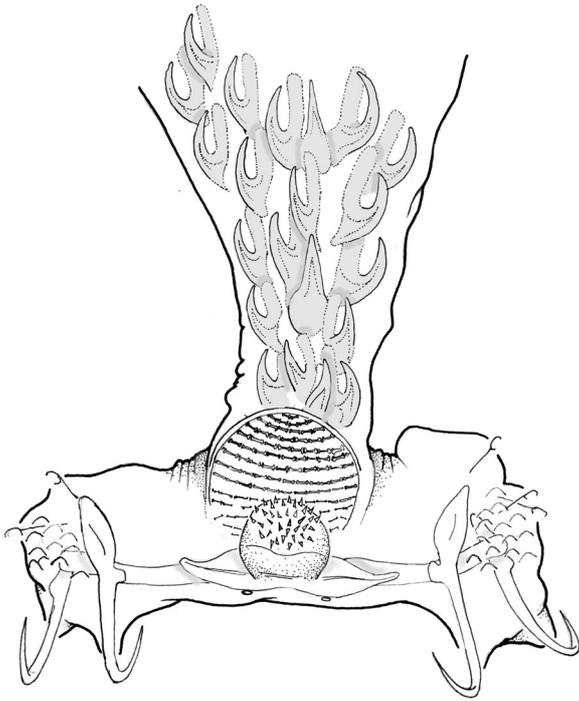
FIGURAS 10-18



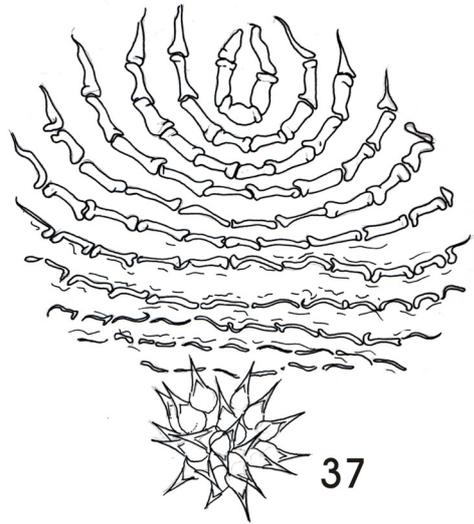
FIGURAS 19-26



FIGURAS 27-35



36



37

FIGURA 36-37

Capítulo III. Análise histórica da fauna de Monogenoidea (Platyhelminthes) de Pachyurinae (Teleostei, Perciformes) em cinco regiões hidrográficas da América do Sul.³

RESUMO

Os Sciaenidae vivem em águas costeiras e estuarinas dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico e continentais da América do Sul, América do Norte, Tailândia, Vietnã, Camboja e Sumatra. Nas águas continentais da América do Sul são representados por duas linhagens distintas, Pachyurinae e *Plagioscion*. A distribuição mais ampla de Pachyurinae sugere que a colonização pelo ancestral deste clado tenha sido mais antiga em relação a *Plagioscion*. Monogenoidea representa um grupo diverso de parasitos, geralmente de peixes, particularmente de brânquias e superfície externa. As relações entre um hospedeiro e um associado podem ser explicadas historicamente como resultantes de alguns processos. Neste trabalho foram testadas hipóteses sobre a origem da fauna de monogenóides pertencentes a Diplectanidae e *Euryhaliotrema* spp. das espécies de Pachyurinae, em cinco regiões hidrográficas da América do Sul, e sobre as diferenças temporais dos eventos de colonização entre Pachyurinae e *Plagioscion*. Em três das cinco regiões amostradas foram encontradas espécies de Diplectanidae e *Euryhaliotrema*. O único cladograma gerado na análise para espécies de Diplectanidae neotropicais mostra que as espécies parasitas de Pachyurinae formam quatro linhagens distintas. Já a hipótese filogenética para *Euryhaliotrema* spp. sugere que as espécies parasitas de Pachyurinae formam um clado distinto do composto por espécies parasitas de *Plagioscion* spp. A filogenia também para as espécies de Pachyurinae parasitadas por monogenóides representa as espécies da Bacia Amazônica e do Tocantins como clados basais em relação às demais espécies, que ocorrem em bacias costeiras atlânticas ou em bacias sulinas. (1) A reconstrução histórica dos clados de monogenóides parasitos de Pachyurinae, (2) a presente distribuição geográfica e a filogenia das espécies desta linhagem de Sciaenidae, e (3) dados geológicos e biogeográficos da América do Sul permitem hipotetizar que o ancestral deste grupo de corvinas colonizou a água doce (através de transgressões marinhas ao norte durante o Mioceno) concomitantemente a três ancestrais de clados de monogenóides marinhos, com aquisição posterior de dois clados já no ambiente continental. O grande número de extinções de Diplectanidae e *Euryhaliotrema* spp. postuladas neste estudo não permite que seja feita uma reconstrução da filogenia de Pachyurinae com base na composição de sua fauna de monogenóides. Entretanto, estes parasitos fornecem suporte importante à filogenia de cieniídeos de água doce sul-americanos, no que diz respeito às duas linhagens não comporem um grupo monofilético.

³ Formatado para a revista Zoologica Scripta.

INTRODUÇÃO

Os Sciaenidae (Teleostei, Perciformes) vivem em águas costeiras e estuarinas dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico e continentais da América do Sul, América do Norte, Tailândia, Vietnã, Camboja e Sumatra (Casatti, 2000). Nas águas continentais da América do Sul, os cienídeos são representados por duas linhagens independentes (Casatti, 2000). Uma destas compreende as espécies de *Pachypops* Gill, 1861, *Pachyurus* Agassiz in Spix e Agassiz, 1831 e *Petlipinnis* Casatti 2002 (subfamília Pachyurinae), a outra, espécies de *Plagioscion* Gill, 1861.

As espécies que compõem Pachyurinae habitam rios e lagos das Bacias do Rio Orinoco, das Guianas, do Rio Essequibo, Amazônica, do Rio São Francisco, do Rio Doce, do Rio Mucuri, do Rio Paraíba do Sul e rios do Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai, abaixo da antiga Sete Quedas. Originalmente, as espécies de *Plagioscion* são encontradas apenas nas Bacias Amazônica, das Guianas, do Rio Orinoco, do Rio Magdalena e rios do Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai, abaixo da antiga Sete Quedas. *Plagioscion* spp. não ocorrem naturalmente na Bacia do Maracaibo, em Bacias isoladas do Atlântico e em sistemas de rios costeiros do Pacífico (Casatti 2000) (Figura 1). Devido à introdução antrópica, *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 pode ser encontrada no Rio São Francisco, em açudes do nordeste brasileiro e em rios do Sistema Paraná-Paraguai (Casatti, 2000).

Além dos cienídeos, vários grupos de peixes, também de origem marinha, habitam rios da América do Sul (raias-Potamotrygonidae, peixes-agulha- Belonidae, anchovas- Engraulidae, peixes-rei- Atherinidae, linguados- Achiridae e sardinhas- Clupeidae). As possíveis origens de alguns destes táxons em águas continentais e suas vias de derivação têm sido alvo de estudos por diversos pesquisadores (Engraulidae [Nelson, 1984], Belonidae [Collete, 1982], Potamotrygonidae [Brooks, 1981, 1992;

Brooks e McLennan, 1991, 1993; Lovejoy, 1997; Lovejoy et al., 1998, Marques, 2000], Pristigasteroidea [di Dario, 1999]; Sciaenidae [Boeger e Kritsky, 2003]). A presente distribuição das espécies desses grupos sugere que a invasão do ambiente continental se deu de formas, caminhos e em tempos geológicos distintos (Roberts, 1972; Brooks *et al.*, 1981; Lovejoy, 1997; Lovejoy et al., 1998; Lundberg et al., 1998; Boeger e Kritsky, 2003).

Monogenoidea Bychowsky, 1937 representa um grupo diverso de parasitos, com aproximadamente 720 gêneros distribuídos em 53 famílias (Boeger e Kritsky, 1997). Este grupo é composto por helmintos geralmente ectoparasitos de peixes, particularmente de brânquias e superfície externa. Todavia, algumas espécies são endoparasitas de peixes, quelônios e anfíbios. Apenas uma espécie parasita de mamíferos é conhecida, *Oculotrema hippopotami* Stunkart, 1924 dos olhos de hipopótamo. Esta classe caracteriza-se por apresentar um aparato na extremidade posterior do corpo denominado háptor, que pode ser armado com ganchos, âncoras, ventosas, grampos ou uma combinação destas estruturas, que são utilizadas na fixação dos vermes a seus hospedeiros. Os Monogenoidea também são caracterizados por apresentar ciclo de vida direto (monoxênico) e uma alta especificidade parasitária (Bychowsky, 1957; Kritsky et al., 1997).

Até recentemente, a fauna parasitária de Monogenoidea (Platyhelminthes) de espécies de Pachyurinae era totalmente desconhecida. Os capítulos 1 e 2 desta dissertação apresentam a descrição de cinco novas espécies de monogenóideos de espécies desta subfamília, sendo uma delas pertencente a *Euryhaliotrema* Kritsky e Boeger (2002) (Dactylogyridae) e as outras quatro à Diplectanidae Monticelli, 1903.

Diplectanidae é composta por cerca de 220 espécies parasitas de brânquias de peixes Perciformes, Cyprinodontiformes, Siluriformes, Anguiliformes,

Pleuronectiformes, Scorpaeniformes, Beloniformes, Cypriniformes e Clupeiformes (Domingues, 2004). Esta família é caracterizada pela presença de um sulco mediano longitudinal na barra ventral e raiz superficial da âncora dorsal não conspícua (Domingues, 2004). *Euryhaliotrema* contém espécies ectoparasitas das brânquias Lutjanidae, Sparidae, Haemulidae e Sciaenidae, todas famílias de Perciformes (Kritsky e Boeger, 2002). A sinapomorfia para espécies do gênero é a presença de uma base bulbosa do órgão copulatório masculino (Kritsky e Boeger, 2002).

As relações entre um hospedeiro e um associado (i.e., áreas e grupos de organismos, parasitos e hospedeiros, organismos e genes) podem ser explicadas historicamente como resultantes de alguns processos. Page e Charleston (1998) discutem alguns destes padrões de relação e processos históricos: 1) co-especiação, que representa eventos de especiação simultânea do hospedeiro e do associado, promovida por eventos de vicariância; 2) duplicação, na qual a especiação da linhagem do associado ocorre sem a especiação da linhagem do hospedeiro, com ambas linhagens descendentes de parasitos permanecendo associadas ao hospedeiro inicial; 3) transferência horizontal, de uma linhagem de associado pertencente a uma linhagem de hospedeiro para outra, que não necessariamente seja grupo irmão do hospedeiro original, através de troca de hospedeiro por dispersão; e 4) eventos de ausência, que incluem extinção, onde há a aparente ausência de um grupo de associado no grupo descendente de um hospedeiro que previamente foi infestado por este associado.

A utilização de parasitos como marcadores evolutivos de seus hospedeiros em estudos de sistemas parasito-hospedeiro, assim como a história desses sistemas em relação a suas respectivas áreas geográficas, tornou-se possível com o desenvolvimento de uma proposta metodológica consistente, formulada a partir de conceitos filogenéticos (Brooks 1981, 1990; Brooks et al. 2001). Essa metodologia é atualmente conhecida

como *Brooks Parsimony Analysis* ou Análise de Parcimônia de Brooks (BPA, senso Wiley, 1988). O BPA parte da premissa que, mesmo na ausência de uma filogenia para o hospedeiro e/ou cladogramas de área, hipóteses filogenéticas para grupos de parasitos podem ser utilizadas como caracteres na elucidação de associações históricas entre parasitos e hospedeiros e/ou organismos e áreas.

Boeger e Kritsky (2003) sugerem que a colonização do ambiente continental da América do Sul por Pachyurinae tenha sido significativamente mais cedo em relação a *Plagioscion*, com base na história geo-morfológica do continente, na presente distribuição geográfica das duas linhagens, em eventos co-evolutivos e na hipótese filogenética proposta por Kritsky e Boeger (2002) para espécies de *Euryhaliotrema*.

No presente trabalho foram testadas hipóteses sobre a origem da fauna de diplectanídeos e *Euryhaliotrema* spp. nas espécies de Pachyurinae, em cinco regiões hidrográficas da América do Sul, e sobre as diferenças temporais dos eventos de colonização entre Pachyurinae e *Plagioscion*.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes de Pachyurinae foram coletados em cinco regiões hidrográficas, de acordo com a distribuição histórica natural dos Sciaenidae de água doce neotropicais (Tabela I). Na região hidrográfica das bacias Amazônica-Tocantins, *Pachyurus junki* Soares e Casatti, 2000 e *Petilipinnis grunniens* Casatti, 2002 foram coletados com rede de espera nos Rio Tocantins (Municípios de Peixe, Santa Helena, Ipueiras e Porto Nacional), Rio São Valério (Município de Santa Rosa), Rio Areia e Rio Santa Tereza (Município de Peixe), Estado do Tocantins, em Novembro e Dezembro de 2002 e Julho de 2003. Espécimes de *Plagioscion squamosissimus* foram adquiridos em mercados na cidade de Manaus, Estado do Amazonas, provenientes do Rio Negro, em Julho de 2003. No Rio Uruguai, espécimes de *Pachyurus bonariensis* Steindachner, 1870 foram

coletados com rede de espera ou anzol e linha no Município de Santa Rosa, em Março de 2003. Espécimes de *Pachyurus squamipinnis* Agassiz in Spix e Agassiz, 1831 e *Pachyurus francisi* (Cuvier in Cuvier e Valenciennes, 1830) foram coletados na Represa de Três Marias, Rio São Francisco, Estado de Minas Gerais, em Maio de 2002. *Pachyurus adspersus* Steindachner, 1879 foram coletados com anzol e linha, tarrafa ou rede de espera na: Jusante da Cachoeira da Brecha, Rio Piranga, Município de Vau-Açú, Estado de Minas Gerais, Bacia do Rio Doce, em Fevereiro de 2003, e Poço da Barra, Rio Paraíba do Sul, Município de São Fidélis, Estado do Rio de Janeiro, em Outubro de 2003.

Ainda em campo, as brânquias dos peixes foram removidas, colocadas em frascos etiquetados e submersas em água quente (65°C). Formalina foi adicionada aos frascos para obtenção de uma concentração final de 3% a 5%. A triagem do material foi feita no laboratório com auxílio de microscópio estereoscópico e estilete. Alguns parasitos foram corados com o corante tricrômico de Gomori, de acordo com Kritsky et al. (1986), e montados em Bálsamo do Canadá para estudo das estruturas e órgãos internos. Outros espécimes foram clarificados e montados em Meio de Montagem de Hoyer (Humason, 1979), para estudo das estruturas esclerotizadas. As ilustrações foram preparadas com o auxílio de câmara clara conectada a um microscópio Olympus BX51 com contraste de fase. As medições foram feitas em micrômetros, seguindo os procedimentos de Mizelle e Klucka (1953). A numeração dos pares de ganchos segue aquela recomendada por Mizelle e Price (1963). As novas espécies encontradas estão descritas por mim nos Capítulos I e II.

Duas hipóteses filogenéticas de espécies de monogenóideos foram utilizadas. A hipótese para *Euryhaliotrema* spp. é apresentada no Capítulo I. No presente capítulo, uma análise filogenética foi gerada para as espécies de Diplectanidae. Os táxons

utilizados para esta análise estão listados na Tabela II. Todas as espécies de diplectanídeos marinhas e de água doce conhecidas de cienídeos neotropicais foram utilizadas nesta análise, totalizando 14 táxons. Espécies marinhas neotropicais de Diplectanidae no grupo interno têm como objetivo testar a monofilia das espécies dulcícolas. Além destas, *Lepidotrema therapon* Johnston e Tiegs, 1922 foi utilizada na análise, pois Domingues (2004) a apresenta como grupo-irmão de Rhamnocercinae Monaco, Wood e Mizelle, 1954, representada nesta análise por **Gênero novo B** sp.n. e *Rhamnocercoides stichospinus* (Seamster e Monaco, 1956) Domingues, 2004.

A determinação de caracteres morfológicos e de seus respectivos estados foi feita através de literatura ou diretamente através do estudo de espécimes tipo ou depositados em museus. Para esta análise, 15 séries de homólogos representando 33 estados de caracteres foram utilizadas. As séries foram consideradas não ordenadas. A hipótese filogenética foi feita com o programa PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2001), utilizando o algoritmo de busca exaustiva *branch and bound*. O suporte de ramo foi determinado através do suporte de Bremer (TREEROT), utilizado após definição da hipótese de trabalho (Sorenson, 1999).

Os espécimes estudados de material de museus estão listados na Tabela III. Os espécimes coletados encontram-se depositados em coleções parasitológicas do MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil), CHIOC (Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, Brasil), INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil), USNPC (U.S. National Parasite Collection, Estados Unidos da América), MHNP (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, França) e HWML (Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, Estados Unidos da América) (Tabela IV).

O grupo externo foi designado de acordo com as argumentações de Nixon e Carpenter (1993), considerando a posição filogenética do clado das espécies de interesse incluídas na topologia de Domingues (2004) (Figura 2). Segundo Domingues (2004), *Latericaecum* Young, 1969 é grupo-irmão do clado constituído por **Gênero Novo A**, **Gênero Novo B**, *Rhamnocercoides stichospinus* e *Diplectanum monticellii* Domingues e Boeger, 2003, além de outras espécies que não são parasitas de Sciaenidae marinhos neotropicais (destas, com exceção de *Lepidotrema theraon*, nenhuma foi utilizada na análise). Assim, para a polarização dos caracteres nesta análise, foi utilizado como grupo externo *Latericaecum cazauxi* (Oliver e Paperna, 1984) Domingues, 2004, uma espécie parasita de outra família de peixes (Sphyraenidae).

As hipóteses filogenéticas para os hospedeiros foram reconstruídas com base nas hipóteses filogenéticas de Casatti (2000, comunicação pessoal). A filogenia utilizada para os cienídeos neotropicais de água doce está representada na Figura 3 (à esquerda). Pachyurinae e *Plagioscion* spp. formam claramente duas linhagens distintas, que não compartilham um ancestral imediato (Boeger e Kritsky, 2003, Casatti, 2000; Sasaki, 1989). Já a filogenia para as espécies de Pachyurinae coletadas para o presente estudo também está representada na Figura 3 (à direita).

A análise de parcimônia de Brooks (BPA) foi utilizada para a reconstrução das associações históricas entre parasitos e hospedeiros. Conhecida a hipótese filogenética dos hospedeiros, os parasitos foram nela codificados como caracteres, obtendo-se cladogramas de relacionamento parasito-hospedeiro. Esta metodologia é conhecida como BPA (Brooks et al., 2001).

Um cladograma de área, utilizando BPA primário (Brooks et al., 2001) também foi reconstruído para permitir uma análise de biogeografia histórica de Pachyurinae, com base nas espécies de hospedeiros coletadas e nas áreas de coleta. Entretanto, as

áreas foram tratadas como táxons e os hospedeiros como caracteres. Conhecida a hipótese filogenética dos táxons de hospedeiros, cada táxon e seus respectivos ancestrais receberam um número e foram codificados como estado de caráter, obtendo-se desta maneira um cladograma de relacionamento área-hospedeiro.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ocorrência de parasitos

Espécies de Pachyurinae e *Plagioscion* foram coletadas em cinco regiões hidrográficas (Bacia Amazônica-Tocantins, Rio Uruguai, Bacias do Rio São Francisco, do Rio Doce e do Rio Paraíba do Sul). Não foi possível coletar espécimes de *Plagioscion ternetzi* no Rio Paraná, onde foi coletado apenas *P. squamosissimus*. Por se tratar de uma espécie introduzida neste sistema, seus dados parasitológicos de fauna de monogenóideos não foram utilizados. Também não foi possível coletar nenhuma espécie de *Pachypops* (Pachyurinae) na Bacia Amazônica. Em três das cinco regiões amostradas foram encontradas espécies de Diplectanidae e *Euryhaliotrema* (Tabela V). Em *P. squamipinnis* e *P. francisci* do Rio São Francisco e em *P. adpersus* do Rio Paraíba do Sul não foram coletados parasitos Monogenoidea. No Rio Tocantins foram coletadas tanto espécies de Diplectanidae quanto de *Euryhaliotrema* em *P. junki* e *Petilipinnis grunniens*. No Rio Negro também foram coletadas espécies destas duas linhagens em *P. squamosissimus*. No Rio Uruguai, os espécimes de *P. bonariensis* mostraram-se parasitados por apenas uma espécie de diplectanídeo.

Análise dos caracteres

As séries de transformações estão listadas a seguir. Os números entre parênteses que precedem a definição de cada estado de caráter referem-se à sua codificação na

matriz (Tabela 6). Os números em negrito nos colchetes após cada definição referem-se às respectivas mudanças evolutivas indicadas no cladograma. A codificação dos caracteres reflete os estados plesiomórficos (0) ou apomórficos (1, 2, 3) definidos conforme polarização a posteriori segundo Nixon e Carpenter (1993).

A. Extremidade distal do OCM espiralada ou sinuosa: (0) ausente (Figura 4A- a'), (1) presente [**15**] (Figura 4B- a'').

B. Tubo externo do OCM torcido: (0) ausente (Figura 4A- b'), (1) presente [**20**] (Figura 4c- b'').

C. Elemento anexo ao tubo externo do OCM: (0) ausente, (1) presente [**5**] (Figuras 4D- c', 4E- c''). Para a presente análise foi convencionado tratar a estrutura anexa ao órgão copulatório, presente em algumas espécies, como “elemento anexo ao tubo externo do OCM”, uma vez que não existe suporte que a defina como homóloga à peça acessória encontrada em outros grupos de monogenóideos (e.g., espécies de *Euryhaliotrema*).

D. Morfologia do elemento anexo ao tubo externo do OCM: (0) expandido [**7**] (Figura 4D- c'), (1) filetes (Figura 4E- c'').

E. Comprimento do OCM: (0) longo (Figura 4A), (1) curto [**6**] (Figura 4D). O critério para o estabelecimento dos estados “curto” e “longo” é a razão entre o comprimento do OCM (base até a ponta) e a largura imediatamente após a base (para descartar erros devido a diferentes morfologias da base entre espécies); valores iguais ou acima de 7 são considerados OCM longo e iguais ou abaixo de 7, OCM curto.

F. Morfologia do OCM: (0) reto, (1) forma de “J” [**4, 9**] (Figura 4D).

G. Expansão fracamente esclerotizada acima da base do tubo interno do OCM: (0) ausente, (1) presente [**16**] (Figura 4B- d').

H. Esquamodiscos: (0) ausentes [**17, 22**], (1) presentes (Figura 5- ESQ).

- I. Espinhos pedunculares: (0) ausentes, (1) presentes [21] (Figura 5- ESP).
- J. Espinhos associados à barra ventral: (0) ausentes, (1) presentes [20] (Figura 5- ESA).
- K. Forma da terminação proximal da barra dorsal: (0) fortemente espatulada (Figura 6A), (1) arredondada [10] (Figura 6B).
- L. Tipo de átrio vaginal: (0) muscular [8], (1) fracamente esclerotizado [1, 23, 24] (Figura 7A- AFR), (2) fortemente esclerotizado [11] (Figura 7B- AFO).
- M. Esclerotização posterior ao átrio vaginal: (0) ausente, (1) presente [2, 18, 22] (Figuras 7A- EP, 7B- EP). Toda pequena estrutura fortemente esclerotizada posterior ao átrio e atravessada pelo canal vaginal é considerada como esclerotização posterior ao átrio vaginal.
- N. Raiz superficial da âncora ventral: (0) pouco desenvolvida (Figura 8A); (1) bem desenvolvida [12] (Figura 8B). Esta série corresponde à série 16 de Domingues (2004), na qual é considerada raiz superficial pouco desenvolvida aquela que é menor do que a raiz profunda e raiz superficial bem desenvolvida a que tem o mesmo tamanho ou é maior que a raiz profunda.
- O. Forma da base do OCM: (0) simples (Figura 4A- e'), (1) cônica [15] (Figura 4B- e''), (2) bulbosa [3] (Figura 4E- e'''), (3) fortemente expandida [13] (Figura 4F- e''').

Filogenia das espécies de Diplectanidae

A análise resultou em uma única árvore mais parcimoniosa, com comprimento= 24, IC= 75% e IR= 85%. Os valores do suporte de Bremer estão apresentados sob cada ramo (Figura 9). O único cladograma gerado na análise mostra que as espécies de Diplectanidae de Sciaenidae de água doce não formam um grupo monofilético, mas quatro linhagens distintas. Duas destas compartilham um ancestral imediato com

espécies marinhas de Diplectanidae: **Gênero Novo B** sp.n. é grupo irmão de *Rhamnocercoides stichospinus* e **Gênero Novo A** spp. é grupo irmão de *D. monticellii*. *Diplectanum* sp.n. é grupo irmão de um clado composto tanto por espécies marinhas quanto de água doce. Entretanto, a otimização do ambiente no clado ao qual pertence *Diplectanum* sp.n., através de DELTRAN (*delayed transformation*, ou “transformação retardatária”), permite inferir que o ancestral deste grupo seja marinho. Este tipo de transformação prioriza ganhos independentes de um estado em relação à aquisição e com posterior reversão (Kitching et al., 1998). Desta maneira, evita a hipótese improvável de que as diversas linhagens de Monogenoidea tenham se associado em diversos “retornos” ao ambiente marinho e subseqüentes colonizações do ambiente continental por Pachyurinae.

Os relacionamentos propostos de grupos-irmãos sugerem que três das quatro linhagens de espécies de Diplectanidae de água doce tiveram sua origem relacionada à colonização do ambiente de água doce por diferentes ancestrais marinhos. Entretanto, *D. piscinarius*, a quarta linhagem de Diplectanidae parasita de Pachyurinae, é grupo irmão de *D. hilum*, parasito de *Plagioscion* sp. Estas espécies pertencem a um clado de espécies exclusivas de *Plagioscion* spp. Os parasitos Diplectanidae de *Plagioscion* spp. representam um agrupamento monofilético, tendo se diversificado, provavelmente, após a colonização da água doce pelo ancestral de *Plagioscion*.

Reconstrução histórica da associação Monogenoidea - Pachyurinae

Quatro diferentes grupos monofiléticos de espécies de Diplectanidae e dois de *Euryhaliotrema* parasitos de Pachyurinae foram detectados. Cada um destes grupos possui ancestrais marinhos distintos ou de água doce. Assim, considerando que Pachyurinae é provavelmente oriunda de um único evento de colonização da água doce,

o relacionamento destas linhagens primariamente marinhas com Pachyurinae é preexistente ao evento de colonização ou resultado de dispersão de hospedeiros marinhos subsequente a esta colonização. Por isso, cada uma delas teve sua história separadamente reconstruída no cladograma dos hospedeiros (Figuras 10 e 11), as quais foram sintetizadas posteriormente em um cladograma geral de coevolução (Figura 12). As linhagens em questão foram identificadas por números romanos.

Linhagem I: *Diplectanum* sp. n.

Uma reconstrução mais parcimoniosa para a associação histórica entre esta espécie de Diplectanidae e Pachyurinae é apresentada na Figura 10A. Ela sugere que *Diplectanum* sp. n. originou-se antes da divergência de *P. grunniens* e *Pachyurus* spp., “falhando” em coespeciar com as divergências destas duas espécies. Esta reconstrução sugere um evento de extinção deste clado de diplectanídeos no ancestral das demais espécies de *Pachyurus*.

Linhagem II: Gênero Novo A

Uma reconstrução mais parcimoniosa que explica a associação entre estas espécies de diplectanídeos e seus hospedeiros Pachyurinae é apresentada na Figura 10B. Esta hipótese sugere que houve co-especiação nas linhagens que originaram *P. grunniens* e *P. junki*, originando **Gênero Novo A** sp.n.1 e **Gênero Novo A** sp.n.2, respectivamente. Mais uma vez, neste cenário, ocorre a extinção deste clado de parasitos no ancestral das demais espécies de *Pachyurus*. Um evento de troca de hospedeiro de *P. junki* é proposto para explicar a presença de **Gênero Novo A** sp.n.2 em *P. grunniens*.

Linhagem III: Gênero Novo B

A hipótese mais parcimoniosa para explicar a presença de **Gênero Novo B** sp.n.1 em *P. adpersus* (Figura 10C) é um evento de troca de hospedeiro entre o ancestral de *Menticirrhus americanus*, uma espécie marinha, e *P. adpersus*, provavelmente em um ambiente com características estuarinas. Esta associação parasito hospedeiro aparentemente não existe no Rio Paraíba do Sul, onde *P. adpersus* não apresentou-se parasitado por nenhum monogenóideo. Este resultado sugere que a troca de hospedeiro tenha ocorrido após a colonização de *P. adpersus* no Rio Paraíba do Sul.

Nenhuma espécie de Monogenoidea foi coletada das brânquias de *P. squamipinnis* e *P. francisci* da Bacia do Rio São Francisco e de *P. adpersus* da Bacia do Paraíba do Sul. Foram analisados xx hospedeiros por mim da Bacia do São Francisco e pela pesquisadora Marília Brasil Sato (comunicação pessoal), mas nenhum parasito monogenóideo foi encontrado parasitando estes hospedeiros. A hipótese mais provável para explicar a ausência de Monogenoidea nesta Bacia é o evento de extinção que ocorreu após a divergência das linhagens do Norte e do Sul de Pachyurinae.

Enquanto a ausência de Monogenoidea em *P. adpersus* do Rio Paraíba do Sul seja devida provavelmente ao evento de extinção acima explicado, associado à divergência das linhagens do Norte e Sul dos hospedeiros, a ausência de monogenóideos representantes da linhagem III (**Gênero Novo B**) em *P. adpersus* no Rio Paraíba do Sul pode ser explicada de várias maneiras. Não é possível descartar para a análise de *P. adpersus* no Paraíba do Sul erro amostral, uma vez que apenas sete indivíduos tiveram seus arcos branquiais examinados. Além das duas hipóteses acima, um derramamento de resíduos tóxicos que ocorreu em 29 de março de 2003 na cidade de Cataguases em Minas Gerais, que atingiu dentre outros o Rio Paraíba do Sul, causou

a morte de peixes e de outros organismos. Este desastre pode ter afetado a fauna parasitária de *P. adpersus*, provocando a eliminação de monogenóides.

Espécies de Rhamnocercinae são encontradas em diversas espécies de Sciaenidae marinhos, representando aparentemente uma associação antiga. Entretanto, sugerir que **Gênero Novo B.** sp.n. seja associado à Pachyurinae devido à colonização concomitante do ambiente de água doce exige assumir cinco eventos de extinções locais e esta hipótese foi, portanto, rejeitada (Figura 10D).

Linhagem IV: *Diplectanum piscinarius*

D. piscinarius é uma espécie parasita que pertence ao clado composto por espécies de *Diplectanum* de *Plagioscion* spp., (Figura 11A). A presença de *D. piscinarius* em *P. bonariensis* parece resultar de um evento de troca de hospedeiro entre *P. bonariensis* e uma espécie de *Plagioscion* (provavelmente *P. ternetzi*) em um local onde estas linhagens se encontram em simpatria (e.g., Sistema Paraná-Paraguai). Infelizmente, não foi possível coletar *P. ternetzi* no Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai. A presença de *P. bonariensis* na Bacia do Rio Uruguai é necessariamente resultado de um evento posterior a esta troca de hospedeiro, uma vez que não existe evidência da presença, prévia ou atual, de espécies de *Plagioscion* nesta Bacia.

Linhagens V: *Euryhaliotrema* sp.n.

Duas espécies de *Euryhaliotrema* foram encontradas em Pachyurinae, *Euryhaliotrema* sp.n. em *P. junki* e apenas um indivíduo de *E. chaoi*, parasito pertencente ao clado de parasitos de *Plagioscion* spp. (vide Kritsky e Boeger, 2002), em *P. grunniens*. A presença de um único indivíduo de *E. chaoi* em *P. grunniens* parece ser, simplesmente, contaminação entre amostras ou um caso acidental. Desta maneira,

apenas *Euryhaliotrema* sp.n. é considerada como associada historicamente a um Pachyurinae. A Figura 11B mostra uma hipótese mais parcimoniosa para tal associação. Esta hipótese indica que as espécies de *Euryhaliotrema* das duas linhagens de Sciaenidae de água doce (Pachyurinae e *Plagioscion*) formam dois clados distintos, sendo o primeiro composto por *Euryhaliotrema* sp.n., parasito de *P. junki*, e o segundo composto pelas seis espécies parasitas de *Plagioscion* spp. Estes clados são separados por aquele formado por *E. atlantica* e *E. paralonchuri*, parasitos de espécies marinhas de *Paralonchurus*, o qual compartilha um ancestral comum imediato com o ancestral das espécies parasitas de *Plagioscion*.

Estes dados sugerem que *Euryhaliotrema* sp.n. colonizou concomitantemente o ambiente de água doce com o ancestral de Pachyurinae, havendo extinção na linhagem de *P. grunniens* e no ancestral das demais espécies de *Pachyurus*, com exceção de *P. junki*. A posição de *Euryhaliotrema* sp.n. no clado de parasitos sugere que sua linhagem se diversificou antes da origem do clado que inclui as espécies anfi-americanas de *Paralonchurus* spp. A diversificação do clado composto por espécies associadas a *Plagioscion* provavelmente foi posterior à colonização do continente sul-americano (Boeger e Kritsky, 2003), paralela à diversificação de espécies de *Diplectanum* associadas a este mesmo hospedeiro.

Biogeografia Histórica de Pachyurinae

Registros fósseis foram utilizados por Boeger e Kritsky (2003) como suporte parcial para a hipótese de que a colonização do ambiente continental por Pachyurinae é mais antiga do que aquela de *Plagioscion*. Conforme estes autores, fósseis de *Plagioscion* spp. foram encontrados apenas em sedimentos datados do Mioceno médio ou mais recentes. Apenas fósseis de um Pachyurinae, *Pachypops fourcroi* (Lacèpede,

1802) foram coletados de sedimentos do Mioceno antigo, na Formação Pebas, Venezuela. Entretanto, Aguilera e Aguilera (2003) descrevem um fóssil datado do Mioceno antigo de *Plagioscion* spp. nas Formações Cantaure e Castilho (Venezuela). Assim, já haviam espécies de *Plagioscion* datadas do Mioceno antigo no Oeste da Venezuela e, portanto, não é mais possível fazer inferências quanto à datação relativa de fósseis dos dois clados. Os fósseis mais antigos de ambos os clados são do Mioceno antigo.

Porém, os dados de distribuição geográfica ainda oferecem um forte suporte para a hipótese de que a colonização do ambiente continental por Pachyurinae tenha precedido a colonização de *Plagioscion* (Boeger e Kritsky 2003). Enquanto espécies existentes de *Pachypops*, *Pachyurus* e *Petilipinnis* têm uma distribuição geográfica semelhante à de *Plagioscion*, espécies de *Pachyurus* também ocorrem nas Bacias costeiras dos Rios São Francisco, Paraíba do Sul, Doce e Mucuri. Isto indica que espécies de Pachyurinae tenham utilizado vias de dispersão que não se encontravam disponíveis para *Plagioscion* spp.

A colonização do ambiente continental por Pachyurinae, assim como por *Plagioscion* spp., parece ter sido beneficiada por eventos históricos de transgressões marinhas na região Neotropical. Do Eoceno Médio até o até o Oligoceno Antigo (43 a 30 milhões de anos atrás), Lundberg et al. (1998) indicam que o oeste da Venezuela foi um ambiente estuarino que recebia água doce ao norte do fluxo do Sistema Paleo-Amazonas-Orinoco e servia como principal caminho para transgressões marinhas no norte da América do Sul. Estes autores também discutem que, durante este mesmo período, partes do Peru e do Equador também sofreram transgressões marinhas, conhecidas como “Lago Pozo”.

Também houve transgressões marinhas no Sul do continente sul-americano, as quais ocorreram entre o Oligoceno Recente e o Mioceno Antigo (30 a 20 milhões de anos atrás) no estuário do Rio Paraná (Mar do Prata) (Lundberg et al., 1998).

Outros eventos geológicos que ocorreram após o Eoceno Médio (43 milhões de anos atrás) podem ter contribuído para a atual distribuição de Pachyurinae no continente sul-americano. Segundo Lundberg et al. (1988) houve um evento de captura de cabeceiras do Sistema Orinoco-Amazonas pelo Rio Paraná entre o Eoceno Médio e Oligoceno Antigo (43 a 30 milhões de anos atrás), propiciando uma conexão temporária entre estas duas bacias e a captura da fauna presente na cabeceira do Sistema Orinoco-Amazonas pelo Rio Paraná. Esta conexão foi interrompida com a elevação de uma formação conhecida como “Chapare Buttress”, a partir do Oligoceno Recente (30 milhões de anos atrás) (Lundberg et al., 1998). Tal evento vicariante provavelmente tenha sido o responsável pelo início do isolamento das faunas Amazônica do restante das Bacias ao Sul.

Entre o Oligoceno Recente e o Mioceno Antigo (30 a 20 milhões de anos atrás), a área dos atuais Rios Tietê e Paraíba do Sul foi ocupada por um *rift* alongado. A parte mais contínua deste *rift* era um paleo-ambiente lacustre denominado Formação Tremembé. O paleo-Paraíba do Sul constituía em um grande rio que recebia estas drenagens (Malabarba, 1998). Boeger e Kritsky, 2003 (2003) discutem que a colonização de *Pachyurus* spp. na Bacia do Paraíba do Sul tenha provavelmente ocorrido através da formação Tremembé, uma conexão entre as Bacias do Paraná e do Paraíba do Sul, que se fechou no Mioceno antigo (há 20 milhões de anos atrás).

Com base na distribuição atual das espécies de Pachyurinae e *Plagioscion* e nos eventos geológicos citados acima, é possível inferir que a origem de Pachyurinae tenha sido entre o Eoceno Médio e o Mioceno Recente (43 a 20 milhões de anos atrás)

(Boeger e Kritsky, 2003). Entretanto, existem duas prováveis hipóteses para explicar a via de entrada e o sentido de colonização do ancestral de Pachyurinae na água doce.

A primeira delas é que a entrada de Pachyurinae tenha sido pelo Sul, via transgressões marinhas que ocorreram entre o Oligoceno Recente e o Mioceno Antigo (30 a 20 milhões de anos atrás) no estuário do Rio Paraná (Mar do Prata) (vide Boeger e Kritsky, 2003), seguida por uma dispersão neste mesmo período para as Bacias costeiras atlânticas, através da formação Tremembé, e para o norte antes do estabelecimento definitivo da formação “Chapare Buttress”, que se iniciou a partir do Oligoceno Recente (30 milhões de anos atrás) . Sua chegada ao Norte da Bacia Amazônica poderia ter se dado em um período no qual a Bacia do Magdalena já não estava mais acessível para dispersão, uma vez que esta bacia encontra-se isolada das demais há 11,8 milhões de anos atrás, pela cordilheira leste da Colômbia (Lundberg et al., 1998).

A segunda possibilidade é que, assim como o ancestral de *Plagioscion*, Pachyurinae tenha entrado na América do Sul pelo Norte (Boeger e Kritsky, 2003). Entretanto, sua entrada teria sido mais antiga, facilitada pelas transgressões marinhas que ocorreram no oeste da Venezuela ou através do “Lago Pozo” nos solos peruanos e equatorianos, durante o Eoceno Médio até o Oligoceno Antigo (43 a 30 milhões de anos atrás) (Lundberg et al., 1998), com a colonização de Pachyurinae na bacia Amazônica e do Tocantins. A ausência desta linhagem na Bacia do Magdalena pode ser explicada por um evento de extinção local, após o seu isolamento há 11,8 milhões de anos atrás (Lundberg et al., 1998). Um grande evento de cladogênese parece estar associado à captura de cabeceiras do Sistema Orinoco-Amazonas pelo Rio Paraná entre o Eoceno Médio e Oligoceno Antigo (43 a 30 milhões de anos atrás) (vide acima).

Marques (2000), em seu trabalho sobre a biogeografia histórica de Potamotrygonidae, argumenta que a hipótese de origem caribenha (Lovejoy, 1997;

Lovejoy et al., 1998) para os potamotrigonídeos prediz que a distribuição do grupo irmão deste clado de água doce deve incluir o Caribe, que o tempo de divergência é correspondente com as transgressões marinhas no continente, e que os táxons basais de água doce nas bacias devem ser distribuídos no norte da América do Sul.

Este é o mesmo padrão encontrado para Pachyurinae: o grupo irmão desta sub-família, segundo Casatti (2000), é composto por ((*Umbrina* + *Ctenosciaena*)+ *Menticirrhus*) (Figura 3- à esquerda), o qual possui representantes com distribuição caribenha e anfi-americana. Os táxons mais basais, *Pachypops* spp., *Petilipinnis grunniens* e algumas espécies de *Pachyurus* ocorrem nas bacias do norte da América do Sul. A análise de BPA para as espécies de Pachyurinae coletadas x áreas de distribuição também indica que os clados mais basais, *P. junki* e *P. grunniens*, ocorrem na região hidrográfica da Bacia Amazônica e do Tocantins. Já os táxons mais derivados, *P. adpersus* e *P. bonariensis*, ocorrem nas regiões hidrográficas em direção ao sul, Bacia do Paraíba do Sul, Mucuri e Doce e Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai, respectivamente (Figura 3- à direita).

Desta maneira, é razoável supor que a entrada desta linhagem tenha sido ao Norte da América do Sul, via transgressões marinhas que ocorreram no oeste da Venezuela ou em partes do Equador e Peru, do Eoceno médio ao Oligoceno antigo, (entre 43 e 30 milhões de anos atrás).

Alguns eventos geológicos que ocorreram na América do Sul durante e posteriormente às transgressões marinhas ao Norte acima expostas podem ser utilizados para explicar a concordância entre o padrão de cladograma de áreas construído a partir da filogenia dos hospedeiros. Estes eventos também são congruentes com a atual distribuição das espécies de Pachyurinae.

A captura de cabeceiras do Sistema Orinoco-Amazonas pelo Rio Paraná (Eoceno Médio a Oligoceno Antigo- 43 a 30 milhões de anos atrás) foi provavelmente o evento vicariante que propiciou um evento de cladogênese, o qual originou o ancestral das espécies distribuídas atualmente nas bacias costeiras atlânticas e no Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai. Infelizmente, não foi possível detectar um evento geológico vicariante que tenha contribuído para a origem das espécies de *Pachyurus* da Bacia do Rio São Francisco. Já a Formação Tremembé (Oligoceno Recente a Mioceno Antigo- 30 a 20 milhões de anos atrás), anteriormente explicada, é o evento que provavelmente propiciou a dispersão do ancestral de *P. adspersus* do Rio Paraná para as Bacias do Paraíba do Sul e do Doce.

Biogeografia Histórica da associação Pachyurinae-Monogenoidea

A presença de um número maior de espécies de parasitos nas linhagens basais com vários eventos de extinção associados à captura de cabeceiras do Sistema Paleo-Amazonas-Orinoco pelo Rio Paraná (Figura 12), tanto para linhagens de Diplectanidae quanto para linhagens de *Euryhaliotrema* de Pachyurinae também suporta a idéia de colonização do ancestral desta linhagem de hospedeiro pelo Norte da América do Sul. Este evento de cladogênese, que resultou na origem das espécies de Pachyurinae das Bacias ao Sul da Bacia Amazônica (Bacias Costeiras Atlânticas, do São Francisco e do Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai), não foi acompanhado pela cladogênese das linhagens de Monogenoidea parasitos (linhagens I, II e V).

Para as linhagens I e V não é possível afirmar que houve co-especiação, uma vez que cada uma delas é representada por uma espécie. No entanto, é possível assumir para estes clado que existe uma associação histórica entre eles e Pachyurinae anterior à entrada de seus ancestrais na água doce. Eventos de co-especiação e extinção são as

reconstruções históricas mais parcimoniosas que suportam os padrões de associação observados para Monogenoidea da linhagem II e Pachyurinae. Eventos de dispersão entre hospedeiros parecem explicar as associações históricas de **Gênero Novo B** sp.n., *D. piscinarius* e *E.chaoi* (III, IV e VI) e seus hospedeiros.

Como explicado anteriormente, nenhuma espécie de monogenóideo foi encontrada nas brânquias de *P. squamipinnis* e *P. francisci* da Bacia do Rio São Francisco e de *P. adpersus* da Bacia do Paraíba do Sul.

Seria esperado que *P. adpersus* do Rio Paraíba do Sul fosse associado a **Gênero Novo B** sp.n., linhagem presente em *P. adpersus* da Bacia do Rio Doce. Entretanto, o rio Paraíba do Sul se encontra isolado das demais Bacias há 20 milhões de anos atrás (Malabarba, 1998), permitindo inferir que a história de sua população de *P. adpersus* seja diferente daquela da Bacia do Rio Doce. Dessa maneira, além das hipóteses de erro amostral ou extinção recente descritas anteriormente, a ausência da Linhagem III (**Gênero Novo B** sp.n.) no Paraíba do Sul também pode ser explicada por um evento de extinção local.

A posição de **Gênero Novo B** sp.n. na topologia apresentada por Domingues (2004) mostra esta espécie de água doce como grupo-irmão das demais espécies que compõem um clado tradicionalmente conhecido como Rhamnocercinae (Domingues et al., em preparação), todas parasitas de Sciaenidae (Figura 13). A sua posição basal sugere que a sua origem tenha precedido eventos que potencialmente isolaram as faunas atlântica e pacífica (e.g., estabelecimento do istmo do Panamá, entre 3 e 2.5 milhões de anos atrás (Lundberg et al., 1998)), uma vez que **Gênero Novo B** sp.n. compartilha um ancestral imediato com (*Rhamnocercoides stichospinus* + *R. menticirrho*), espécies parasitas de *Menticirrhus americanus* (Linnaeus, 1758) e *M. littoralis* (Holbrook, 1855) do Oceano Atlântico e de *M. ophicephalus* (Jenyns, 1840) do Oceano Pacífico,

respectivamente. É razoável supor que a associação desta espécie a Pachyurinae tenha sido resultado de um evento de dispersão entre *P. adpersus* e uma linhagem marinha de Sciaenidae, propiciado pelas transgressões marinhas que ocorreram ao Sul da América do Sul, entre 11,8 e 10 milhões de anos atrás (Lundberg et al., 1998). Neste período, o “Arujá Structural High” já havia se estabelecido como barreira entre o Paraíba do Sul e as demais bacias, o que parece ter limitado a presença de **Gênero Novo B** sp.n. somente na Bacia do Doce.

Por fim, *P. bonariensis* ocorre no Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai e, assumindo os eventos de extinções propostos na divergência do clado de Pachyurinae das Bacias ao Sul da Bacia Amazônica, não está associada a nenhuma linhagem de monogenóideo que tenha colonizado o continente junto ao hospedeiro ancestral. Não existem registros de ocorrência de espécies de *Plagioscion* no Rio Uruguai. A presença de *D. piscinarius* parece ser, portanto, um resultado de dispersão entre *Plagioscion* sp. e *P. bonariensis* em um local onde ambas linhagens estivessem em simpatria antes da aparente dispersão de *P. bonariensis* no Rio Uruguai.

Os quatro eventos de extinção local que ocorreram concomitantemente com a dispersão de espécies de Pachyurinae para as Bacias costeiras atlânticas e para o Sistema Paraná-Paraguai-Uruguai (Figura 12) resultaram na disponibilização do habitat representado pelas suas brânquias para a infestação (colonização) por linhagens de Monogenoidea (“nicho vago”), parasitas de outras espécies simpátricas de peixes de águas continentais (e.g., Characiformes, Siluriformes). Entretanto, não existem evidências de que esta colonização tenha ocorrido. Os únicos dois casos de troca de hospedeiros detectados neste estudo ocorreram aparentemente entre espécies de Sciaenidae. *D. piscinarius* coletado de *P. bonariensis* parece refletir dispersão deste Monogenoidea de uma espécie de *Plagioscion*, como comentado acima; **Gênero novo**

B sp. n. é grupo-irmão de espécies de diplectanídeos de Sciaenidae marinhos, e provavelmente originou-se da dispersão de espécies deste grupo de hospedeiros. Nenhum monogenóideo de táxons tipicamente dulcícolas, i.e. parasitos de peixes de outras famílias de água doce, portanto, foi capaz de colonizar este nicho vago das linhagens de Pachyurinae das bacias ao sul e sudeste da Amazônia. Por outro lado, não existem registros de que as espécies de diplectanídeos e de *Euryhaliotrema* sejam encontradas em outros peixes de água doce Neotropicais (Kohn e Cohen, 1998).

Infelizmente a expectativa inicial deste projeto não se concretizou. O grande número de extinções de Diplectanidae e *Euryhaliotrema* spp. postuladas neste estudo não permite que seja feita uma reconstrução da filogenia de Pachyurinae com base na composição de sua fauna de monogenóideos. Entretanto, estes parasitos fornecem suporte importante à filogenia de cienídeos de água doce sul-americanos, no que diz respeito às duas linhagens não comporem um grupo monofilético.

Lovejoy (1996), ao questionar a metodologia de Brooks et al. (1991), os quais sugerem que Potamotrygonidae seja monofilético com base na monofilia de seus grupos de parasitos helmintos, discute que a simples monofilia dos parasitos não deve ser o único critério para inferir a monofilia do hospedeiro. Para este autor, dois requerimentos adicionais devem ser incluídos: dados indicando quais parasitos e linhagens ocorrem em diferentes espécies de hospedeiros e estimativas de fatores tais como dispersão que podem obscurecer os padrões co-evolutivos originais. Para distinguir se as espécies de hospedeiros compõem um grupo monofilético ou não, a distribuição das espécies e linhagens parasitas nas diferentes espécies de hospedeiros deve ser levada em consideração. Em outras palavras, se for observado que todas as espécies de hospedeiros hospedam um conjunto único de linhagens de parasitos, a monofilia do grupo de hospedeiros é uma explicação possível. Entretanto, se muitas

espécies de hospedeiros são amostradas e estas apresentam linhagens diferentes de parasitos que não são sobrepostas, a não monofilia destes hospedeiros é a provável causa para este padrão (Lovejoy, 1996).

A não monofilia de Pachyurinae + *Plagioscion* é evidenciada pela presença de grupos distintos de monogenóideos em cada uma das linhagens. Enquanto *Plagioscion* spp. possui uma fauna exclusiva, composta por um clado contendo cinco espécies de diplectanóideos e outro por seis de *Euryhaliotrema*, Pachyurinae também possui sua fauna parasitária exclusiva, composta por uma espécie de *Euryhaliotrema* e três linhagens distintas de Diplectanidae.

Essa fauna peculiar de cada linhagem de Sciaenidae reflete histórias distintas para Pachyurinae e *Plagioscion* spp., após a entrada de cada uma no ambiente de água doce (vide texto acima e Boeger e Kritsky, 2003).

AGRADECIMENTOS

A Jorge Dergam, Depto. de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa; Elineide Eugênio Marques e equipe do Neamb (Núcleo de estudos ambientais), Universidade Federal do Tocantins; Delane Kritsky, Department of Health and Nutrition Sciences, Idaho State University; Rodrigo Torres, Depto. de Zoologia da Universidade Federal do Paraná; Marcus Vinícius Domingues, Depto. de Zoologia da Universidade de São Paulo; e Marília Brasil Sato, Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pelo auxílio na coleta dos peixes. A Célio Magalhães (INPA) e Luiz Muniz (CHIOC), pelo acesso ao material tipo. À Lilian Casatti, Depto. de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, pelas informações fornecidas sobre a filogenia de Sciaenidae. A Marcio Pie, pelo auxílio à análise do suporte de Bremer. A Marcus Vinícius Domingues, Depto.

de Zoologia da Universidade de São Paulo, pelo auxílio à formatação de algumas das figuras desta dissertação. Este estudo foi parcialmente suportado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilera, O. e Aguilera, D.R. (2003). Two new otolith-based sciaenid species of the genus *Plagioscion* from south American Neogene marine sediments. *Journal of Paleontology*. 77, 6, 1133- 1138.
- Boeger, W. A. e D. C. Kritsky. 1997. Coevolution of Monogenoidea (Platyhelminthes) based on a revised hypothesis of parasite phylogeny. *International Journal of Parasitology* 27 (12): 1495–1511.
- Boeger, W. A. e Kritsky, D. C. (2003). Parasites, fossils and geologic history: Historical biogeography of the South American freshwater croakers, *Plagioscion* spp. (Teleostei, Sciaenidae). *Zoologica Scripta*, 32, 1, 3-11.
- Brooks, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30: 229 - 249.
- Brooks, D.R., T.B. Thorson, e, M.A. Mayes. 1981. Fresh-water stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: Testing hypothesis of evolution and coevolution. In *Advances in Cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, ed. V. A. Funk and D. R. Brooks, 147 - 175. New York Botanical Garden, New York.
- Brooks, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 42: 14 - 30.

- Brooks, D.R., e D. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago. 434 pp.
- Brooks, D.R. 1992. Origins, diversification, and historical structure of the helminth fauna inhabiting Neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae). *The Journal of Parasitology* 78 (4): 588 - 595.
- Brooks, D.R., e D. McLennan. 1993. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 429 pp.
- Brooks, D.R., M.G. P. van Veller e D. McLennan. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography* 28: 345-358.
- Bychowsky, B.E. 1957. *Monogenetic Trematodes. Their Systematic and Phylogeny*. Moscow, Academy of Sciences.
- Casatti, L. 2000. *Taxonomia e relações filogenéticas das corvinas de água doce sul americanas (Sciaenidae; Perciformes)*. Tese de doutorado apresentada ao Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista. 189 pp.
- Collette, B.B. 1982. South America needlefishes of the genus *Potamorrhaphis* (Beloniformes: Belonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, D. C. 95: 714-747.
- di Dario, F. 1999. *Filogenia de Pristigasteroidea (Teleostei, Clupeomorpha)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 218 pp + 30 fig.
- Domingues, M.V., 2004. *Taxonomia e Filogenia de Diplectanidae Monticelli, 1903 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. Tese de doutoramento não publicada.
- Domingues, M.V., W.A. Boeger e K.H. Fehlaue. *Revision and Phylogeny of Rhamnocercinae Monaco, Wood and Mizelle, 1954 (Monogenoidea: Diplectanidae)*. Em preparação.

- Humason, G. L., 1979. *Animal Tissue Techniques*. 4th ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco, CA, USA, 661 pp.
- Kitching, I.J., P.L. Forey, C.J. Humphries e D.M. Williams. Optimization and the effects of missing values. Páginas 70 a 91. In: *Cladistics, The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. 1998. Oxford University press. 228 pp.
- Kohn, A. e S. C. Cohen. 1998. South America Monogenea – list of species, hosts and geographical distribution. *International Journal of Parasitology* 28: 1517-1554.
- Kritsky, D. C., Thatcher, V.E. e Boeger, W.A. (1986). Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae). *Proceedings of Helminthological Society of Washington*, 53, 1, 1-37.
- Kritsky, D.C., W.A. Boeger e M. Jégu. 1997. Neotropical Monogenoidea. 29. Ancyrocephalinae (Dactylogyridae) of piranha and their relatives (Teleostei, Serrasalminidae) from Brazil: species of *Amphitecium* Boeger and Kritsky, 1988 *Heterothecium* gen. n. and *Pithanothecium* gen. n. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. Washington: 63, 153 - 175.
- Kritsky, D.C. e W.A. Boeger. 2002. Neotropical Monogenoidea. 41: New and previously described species of Dactylogyridae (Platyhelminthes) from the gills of marine and freshwater perciform fishes (Teleostei) with proposal of a new genus and a hypothesis on phylogeny. *Zoosystema* 24: 7-40.
- Lovejoy, N.R. 1997. Stingrays, parasites and Neotropical biogeography: a closer look at Brooks et al. hypotheses concerning the origins of Neotropical freshwater rays (Potamotrygonidae). *Systematic Biology* 46: 219-230.
- Lovejoy, N.R., E. Bermingham, e A.P. Martin. 1998. Marine incursion into South America. *Nature* 396: 421-422.

- Lundberg, J.G., L.G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M.C.S.L. Malabarba, e F. Wessenlingh. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of Tropical South American Rivers. In *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena e C.A.S. Lucena eds). EDIPUCRS, Porto Alegre: 13-48.
- Lundberg, J. G, L. G. Marshall, J. Guerrero, Brian Horton, M.C.S.L. Malabarba e F. Wessenlingh. The Stage for Neotropical Fish Diversification: A History of Tropical South American Rivers. In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena e C. A. S. Lucena (Eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (pp13-48) Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS.
- Malabarba, M. C. S. L. (1998). Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of Tremembé Formation, São Paulo, Brazil. In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena e C. A. S. Lucena (Eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (pp69-84) Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS.
- Marques, F P.L. 2000. Evolution of Neotropical freshwater stingrays and their parasites: taking into account space and time, Unpublished Ph.D. dissertation, University of Toronto, Ontario, Canada. 325 p.
- Mizelle, J. D. e Klucka, A. R. (1953). Studies on monogenetic trematodes. XIV. Dactylogyridae from Wisconsin fishes. *American Midland Naturalist*, 49, 720-733.
- Mizelle, J. D. e Price, C. E. (1963). Additional haptor hooks in the genus *Dactylogyrus*. *Journal of Parasitology*, 49, 1028- 1029.

- Nelson, G.J. 1984. Identity of the anchovy *Hildebranchthyes setiger* with notes on the relationships and biogeography of the genera *Engraulis* and *Cetengraulis*. *Copeia* 1984: 422-427.
- Nixon, K. C. e Carpenter, J. M. C. (1993). On outgroups. *Cladistics*. 9, 413-426.
- Page, R. D. M. e Charleston, M. A. (1998). Trees within trees: phylogeny and historical associations. *Tree*, 13, 9, 356-359.
- Roberts, T.R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basin. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology* 143 (2):117-142.
- Sasaki, K. 1989. Phylogeny of the family Sciaenidae, with notes on its zoogeography (Teleostei, Perciformes). *Mem. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, 36 1-137.
- Sorenson, M.D. 1999. TreeRot, version 2. Boston University, Boston, MA, USA.
- Swofford, D.L. 2001. Paup*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods) Version 4.0b10 for 32-bit Microsoft Windows. Smithsonian Institution. Sinauer Associates.
- Wiens, J.J. e M.J. Donogue. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. No prelo.
- Wiley, E.O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37 (2):

LEGENDAS DE TABELAS E FIGURAS

Tabela I: Espécies de hospedeiros, localidades e situação histórica dos locais de coleta em que a(s) linhagem(s) de hospedeiro(s) se encontra(m).

Tabela II: Espécies de Diplectanidae utilizadas para a análise filogenética, com respectivas espécies e famílias de hospedeiros.

Tabela III: Espécimes provenientes de museus examinados. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, (MNHNP), França; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Brasil; Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Brasil; Australian Museum (AM), Austrália.

Tabela IV: Espécimes depositados em museus. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, (MNHNP), França; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Brasil; Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Brasil; U.S. National Parasite Collection (USNPC), Estados Unidos da América; Harold W. Manter Laboratory of Parasitology (HWML), Estados Unidos da América.

Tabela V: Espécies e quantidade de hospedeiros analisados, locais de coleta, ocorrência de parasitos, quantidade e identificação das espécies parasitas encontradas.

Tabela VI: Matriz de 15 caracteres morfológicos, representando 33 estados de caráter, utilizados para a análise filogenética de espécies de Diplectanidae dulcícolas sul-americanas. “–” refere-se a estado de caráter inaplicável.

Figura 1: Mapa de distribuição geográfica de Sciaenidae marinhos anfi-americanos e de água doce no continente sul-americano.

Figura 2: Hipótese filogenética para espécies de Diplectanidae modificada de Domingues (2004). Os táxons delimitados por caixas referem-se as espécies utilizadas neste trabalho contempladas por aquele autor.

Figura 3: À esquerda: hipótese filogenética para as espécies de Sciaenidae de água doce

Neotropicais, modificada de Casatti (2000). À direita: hipótese filogenética para as espécies de Pachyurinae coletadas, baseada em Casatti (2000). AM + TO: Região hidrográfica Bacia do Rio Amazonas + Bacia do Rio Tocantins; SF: Bacia do Rio São Francisco; RD + PS: Bacia do Rio Doce + Bacia do Rio Paraíba do Sul; UR: Rio Uruguai. As caixas em cinza escuro representam os clados marinhos e as em cinza claro os clados dulcícolas.

Figura 4: Órgão copulatório masculino de: A- *Diplectanum* sp.n.; B- **Gênero Novo A** sp.n. 2.; C- **Gênero Novo B** sp.n.; D- *D. pescadae*; E- *D. gymnopus*; *D. monticellii*. As letras minúsculas representam estados de caracteres: a'- Tubo externo do OCM reto; a''- Extremidade distal do OCM espiralada ou sinuosa; b'- Tubo externo do OCM reto; b''- Tubo externo do OCM torcido; c'- Elemento anexo ao tubo externo do OCM expandido de *D. pescadae*; c''- Elemento anexo ao tubo externo do OCM em forma de filetes; d'- OCM com expansão fracamente esclerotizada acima da base do tubo interno; e'- Base do OCM simples; e''- Base do OCM; e'''- Base do OCM bulbosa; e''''- base do OCM fortemente expandida.

Figura 5: Pedúnculo e háptor de **Gênero Novo B** sp.n. ESP: Espinhos pedunculares; ESQ: Esquamodisco; ESA: Espinhos associados à barra ventral.

Figura 6: A- Terminação proximal da barra dorsal fortemente espatulada de *Diplectanum* sp.n. B- Terminação proximal da barra dorsal arredondada de **Gênero Novo B** sp.n.

Figura 7: Vaginas de: A- *D. decorum*. B- **Gênero Novo A** sp.n.2. AFR: Átrio vaginal

fracamente esclerotizado; AFO: Átrio vaginal fortemente esclerotizado; EP: Esclerotização posterior.

Figura 8 : A- Raiz superficial da âncora ventral pouco desenvolvida de *Diplectanum* sp.n. B- Raiz superficial da âncora ventral bem desenvolvida de **Gênero Novo A** sp.n.1.

Figura 9: Hipótese filogenética para as 13 espécies de Diplectanidae marinhas e de água doce com distribuição neotropical. Os valores acima de cada ramo referem-se aos passos do cladograma que estão apresentados na listagem de caracteres. Os valores abaixo de cada ramo referem-se aos respectivos valores encontrados para o suporte de Bremer. Os ramos em preto representam as linhagens marinhas, os cinza as linhagens dulcícolas. A otimização do tipo de ambiente foi feita através de DELTRAN.

Figura 10: Reconstruções mais parcimoniosas para a associação entre Monogenoidea e Pachyurinae. A- *Diplectanum* sp.n. ; B- **Gênero Novo A** spp.; C- **Gênero Novo B** sp.n. D- Para a reconstrução de colonização concomitante do ambiente de água doce por Pachyurinae e **Gênero Novo B** sp.n., é necessário assumir cinco eventos de extinções locais.

Figura 11: Reconstruções mais parcimoniosas para a associação entre Monogenoidea e Pachyurinae. A- *Diplectanum piscinarius*; *Euryhaliotrema* sp.n.

Figura 12: Reconstrução histórica para Pachyurinae e seus parasitos monogenóideos na América do Sul. **1-** Bacia do Rio Tocantins; **2-** Bacia do Rio São Francisco; **3-** Bacias do Rio Doce e do Rio Paraíba do Sul. *- transgressões marinhas ao Norte da América

do Sul, entre 43 e 30 milhões de anos atrás. **- Captura de cabeceira do Sistema Orinoco-Amazonas pelo Rio Paraná, entre 43 e 30 milhões de anos atrás. ***- Formação Tremembé, entre 30 e 20 milhões de anos atrás. ****- Transgressões marinhas ao Sul da América do Sul, entre 11,8 e 10 milhões de anos atrás.

Figura 13: Hipótese filogenética para Rhamnocercinae (Diplectanidae), modificada de Domingues et al. (em prep.).

Tabela I

Local	Espécies de Sciaenidae de água doce	Situação histórica
Rio Tocantins (TO)	<i>Pachyurus junki</i> (n=29) <i>Petilipinnis grunniens</i> (n=16) <i>Plagioscion squamosissimus</i> (n=8)	<i>linhagens em sympatria</i> Bacia Amazônica- Tocantins
Mercado Manaus (AM)	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (n=2)	
Rio Uruguai (RS)	<i>Pachyurus bonariensis</i> (n=5)	<i>linhagens em sympatria</i> Sist. Paraná- Paraguai- Uruguai
Rio São Francisco (MG)	<i>Pachyurus francisci</i> (n=7) <i>Pachyurus squamipinnis</i> (n=26)	<i>somente Pachyurinae</i> Bacia do São Francisco
Rio Paraíba do Sul (RJ)	<i>Pachyurus adpersus</i> (n=9)	<i>somente Pachyurinae</i> Bacia do Paraíba do Sul
Rio Piranga (MG)	<i>Pachyurus adpersus</i> (n=16)	<i>somente Pachyurinae</i> Bacia do Rio Doce

Tabela II

Espécies de Diplectanidae	Espécies de hospedeiros Scianeidae
Grupo interno	
<i>Diplectanum monticellii</i> Domingues & Boeger, 2003	<i>Cynoscion leiarchus</i> Cuvier, 1830
<i>Diplectanum squamatum</i> Santos, Timi & Gibson, 2002	<i>Cynoscion guatucupa</i> Cuvier, 1830
<i>Diplectanum piscinarius</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion squamosissimus</i> Heckel, 1840
<i>Diplectanum hilum</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion</i> sp.
<i>Diplectanum decorum</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Diplectanum pescadae</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Diplectanum gymnopus</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion</i> sp.
<i>Diplectanum cayennensis</i> Kritsky & Thatcher, 1984	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Diplectanum</i> sp.n.	<i>Plagioscion auratus</i> Forster, 1801
	<i>Pachyurus junki</i> Soares & Casatti, 2000
<i>Lepidotrema theraon</i> Johnston & Tiegs, 1922	<i>Petilipinnis grunniens</i> Casatti, 2002
<i>Rhamnocercoides stichospinus</i> (Seamster & Monaco, 1956) Domingues, 2004	<i>Hephaestus carbo</i> Ogilbi & McCulloch, 1916
Gênero novo A sp.n.1	<i>Menticirrhus americanus</i> Linnaeus, 1758
Gênero novo A sp.n.2	<i>Menticirrhus littoralis</i> Holbrook, 1855
Gênero novo B sp.n.1	<i>Pachyurus junki</i>
	<i>Pachyurus junki</i>
	<i>Petilipinnis grunniens</i>
	<i>Pachyurus adpersus</i> Steindachner, 1879
Grupo externo	Espécies de hospedeiros Sphyraenidae
<i>Latericaecum cazauxi</i> (Oliver & Paperna, 1984) Domingues, 2004	<i>Sphyraena flavicauda</i> Rüpel, 1838
	<i>Sphyraena jello</i> Cuvier, 1829

Tabela III

Espécie	Número de espécimes estudados	Museu e número de depósito
<i>Diplectanum cayennensis</i>	5	MNHNP n°165 Tc-Ti 180-181
<i>Diplectanum decorum</i>	1	INPA n°PA245 -1, n°PA245-2-3
<i>Diplectanum gymnopus</i>	1	INPA n° PA243-1
<i>Diplectanum pescadae</i>	4	NPA n°PA 242-1, n°PA 242-2-12
<i>Diplectanum piscinarius</i>	5	INPA n°PA 244-1, n°PA 244-2
<i>Diplectanum squamatum</i>	2	CHIOC n° 34538 b-d
<i>Diplectanum hilum</i>	4	INPA n° PA246-1, n° PA146-2-4
<i>Lepidotrema theraon</i>	1	AM n° W 876/AM n° W 525
<i>Rhamnocercoides stichospinus</i>	6	CHIOC n° 33959a-f

Tabela IV

Espécie	n	Localidade	Museu
<i>Diplectanum</i> sp.n.	49	Rio Tocantins, Santa Helena (TO)	13 MZUSP, 12 CHIOC, 5 INPA, 9 USNPC, 10 MHNP
	3	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	2 INPA, 1 HWML
	8	Rio Tocantins, Peixe (TO)	3 INPA, 5 HWML
	3	Rio São Valério, Santa Rosa (TO)	2 INPA, 1 HWML
	1	Rio Crixas, Brejinho de Nazaré (TO)	1 USNPC
	1	Rio Areia, (TO)	1 USNPC
	1	Rio Santa Tereza (TO)	1 HWML
	2	Rio Tocantins, Porto Nacional (TO)	1 USNPC, 1 HWML
total	68		
Gênero Novo A sp.n.1.	3	Rio Tocantins, Porto Nacional (TO)	3 MZUSP
	6	Rio Tocantins, Santa Helena (TO)	2 INPA, 2 CHIOC, 2 HWML
	2	Rio São Valério, Santa Rosa (TO)	1 USNPC, 1 MHNP
	1	Rio Tocantins, Lajeado (TO)	1 MHNP
	1	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	1 INPA
	1	Rio Tocantins, Peixe (TO)	1 USNPC
total	14		
Gênero Novo A sp.n.2.	6	Rio Tocantins, Santa Helena (TO)	1 MZUSP, 2 INPA, 2 CHIOC, 1 USNPC
	3	Rio Tocantins, Peixe (TO)	2 MZUSP, 1 HWML
	2	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	1 USNPC, 1 MHNP
	1	Rio Santa Tereza (TO)	1 MHNP
	1	Rio Tocantins, Porto Nacional (TO)	1 HWML
total	13		
Gênero Novo B sp.n.	33	Rio Piranga, Vau-Açu (MG)	7 MZUSP, 6 INPA, 6 CHIOC, 5 USNPC, 6 MHNP, 3 HWML
	33		
<i>Diplectanum decorum</i>	11	Rio Negro, Manaus (AM)	3 MZUSP, 3 INPA, 2 CHIOC, 2 MHNP, 1 HWML
	3	Rio Tocantins, Peixe (TO)	2 USNPC, 1 HWML

total	14		
<i>Diplectanum pescadae</i>	22	Rio Negro, Manaus (AM)	7 MZUSP, 3 INPA, 3 CHIOC, 3 MHNP, 3 USNPC, 3 HWML
total	22		
<i>Diplectanum piscinarius</i>	12	Rio Tocantins, Peixe (TO)	4 MZUSP, 7 INPA, 1 CHIOC
	15	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	7 CHIOC, 7 USNPC, 1 HWML
	5	Rio Negro, Manaus (AM)	2 USNPC, 3 MHNP
	12	Rio Santa Tereza (TO)	6 MNHP, 6 HWML
	6	Rio Paraná (PR)	3 MZUSP, 3 HWML
	5	Rio Uruguai, Porto Xavier, (RS)	3 MZUSP, 2 INPA
total	55		
Espécie	n	Localidade	Museu
<i>Euryhaliotrema</i> sp.n.	3	Rio São Valério, Santa Rosa (TO)	1 MZUSP, 1 CHIOC, 1 USNPC
	9	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	3 MZUSP, 3 CHIOC E 3 USNPC
	2	Rio Tocantins, Peixe (TO)	1 CHIOC, 1 USNPC
	1	Rio Areia, (TO)	1 MZUSP
	4	Rio Santa Tereza (TO)	4 USNPC
	3	Rio Tocantins, Porto Nacional (TO)	1 MZUSP, 1 CHIOC, 1 USNPC
total	22		
<i>Euryhaliotrema chaoi</i>	1	Rio Tocantins, Peixe (TO)	1 USNPC
	1	Rio Negro, Manaus (AM)	1 MHNP
total	2		
<i>Euryhaliotrema lovejoyi</i>	2	Rio Tocantins, Peixe (TO)	2 MZUSP
	2	Rio Santa Tereza (TO)	1 INPA, 1 USNPC
total	4		
<i>Euryhaliotrema potamocetes</i>	2	Rio Santa Tereza (TO)	1 MZUSP, 1 INPA
	1	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	1 HWML
total	3		
<i>Euryhaliotrema succedaneus</i>	2	Rio Tocantins, Ipueiras (TO)	1 MZUSP, 1 HWML
	1	Rio Santa Tereza (TO)	1 INPA
	1	Rio Tocantins, Peixe (TO)	1 USNPC
	1	Rio Negro, Manaus (AM)	1 USNPC
	1	PARA 285	1 USNPC
total	6		

<i>Euryhaliotrema thatcheri</i>	2	Rio Negro, Manaus (AM)	1 USNPC, 1 HWML
total	2		
total espécimes depositados	262		

Tabela V

Espécies de hospedeiros	n	Regiões Hidrográficas	Ocorrência de parasito	n	Espécie
<i>Pachyurus junki</i>	29	Bacia Amazônica (Rio Tocantins)	positivo	39	<i>Diplectanum</i> sp.n.
				11	Gênero novo A sp.n.2
				22	<i>Euryhaliotrema</i> sp.n.
<i>Petilipinnis grunniens</i>	16	Bacia Amazônica (Rio Tocantins)	positivo	29	<i>Diplectanum</i> sp.n.
				2	Gênero novo A sp.n.2
				14	Gênero novo A sp.n.1
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	10	Bacia Amazônica (Rio Tocantins e Rio Negro)	positivo	44	<i>D. piscinarius</i>
				22	<i>D. pescadae</i>
				14	<i>D. decorum</i>
				2	<i>E. chaoi</i>
				4	<i>E. lovejoyi</i>
				3	<i>E. potamocetes</i>
				6	<i>E. succedaneus</i>
				2	<i>E. thatcheri</i>
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	7	Rio Paraná	positivo	6	<i>D. piscinarius</i>
<i>Pachyurus adpersus</i>	16	Bacia do Rio Doce	positivo	33	Gênero novo B sp.n.
<i>P. adpersus</i>	9	Bacia do Rio Paraíba do Sul	negativo		
<i>P. squamipinnis</i>	26	Bacia do Rio São Francisco	negativo		
<i>P. francisci</i>	7	Bacia do Rio São Francisco	negativo		
<i>P. bonariensis</i>	5	Rio Uruguai	positivo	5	<i>D. piscinarius</i>

Tabela VI

Espécies de Diplectanidae	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
<i>Diplectanum piscinarius</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>D. hilum</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>D. gymnopus</i>	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>D. decorum</i>	0	0	0	_	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>D. pescadae</i>	0	0	1	_	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>D. cayennensis</i>	0	0	1	_	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>D. sp.n.</i>	0	0	0	_	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0
<i>D. monticelli</i>	0	0	0	_	3	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1
<i>D. squamatum</i>	0	0	0	_	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Gênero Novo A sp.n.1	1	0	0	_	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1
Gênero Novo A sp.n.2	1	0	0	_	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1
Gênero Novo B sp.n.	0	1	0	_	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Rhamnocercoides sthicospinus</i>	0	1	0	_	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Lepidotrema theraon</i>	0	1	0	_	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Latericaecum cazauxi (grupo externo)</i>	0	0	0	_	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0



FIGURA 1

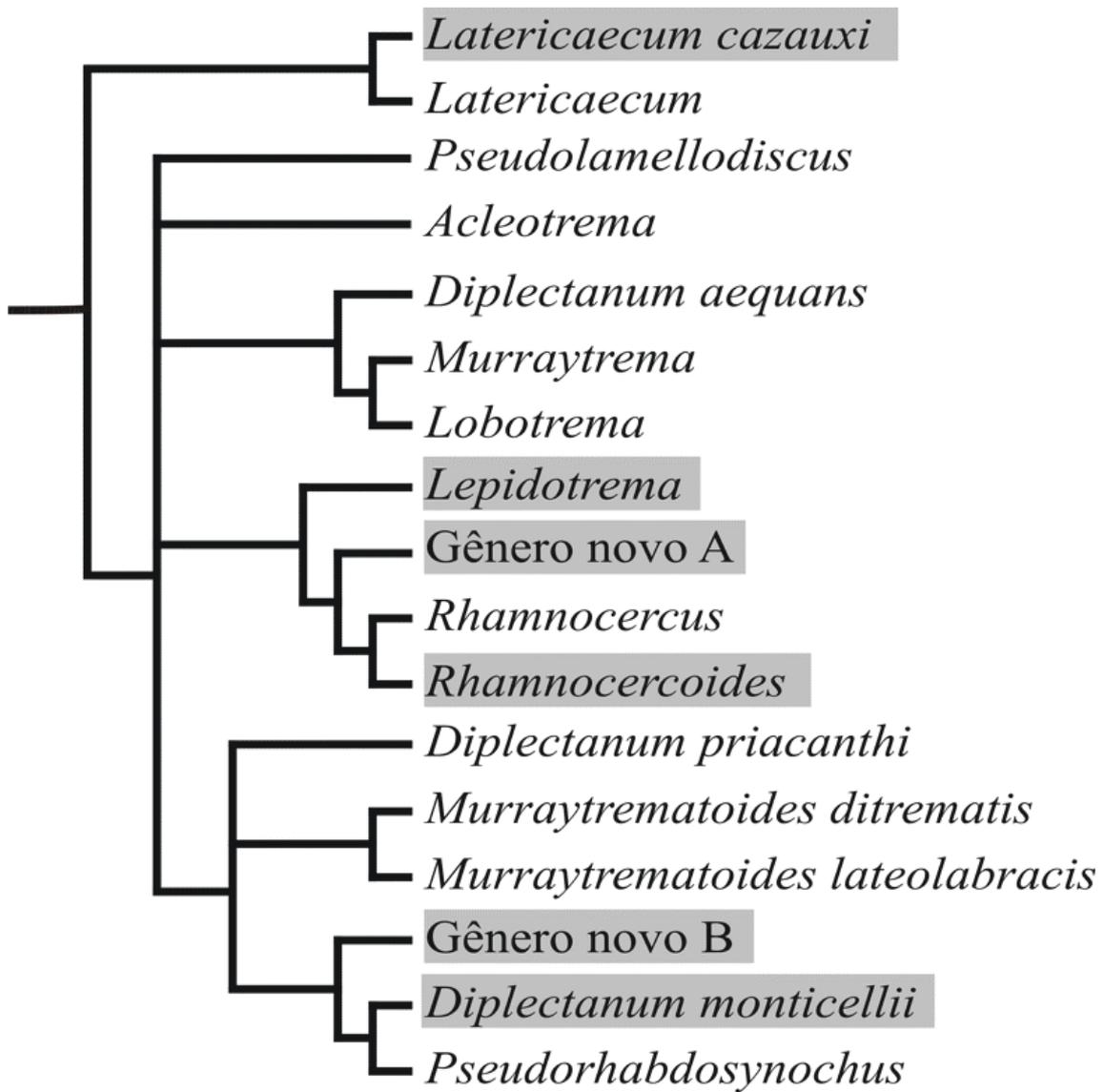


FIGURA 2

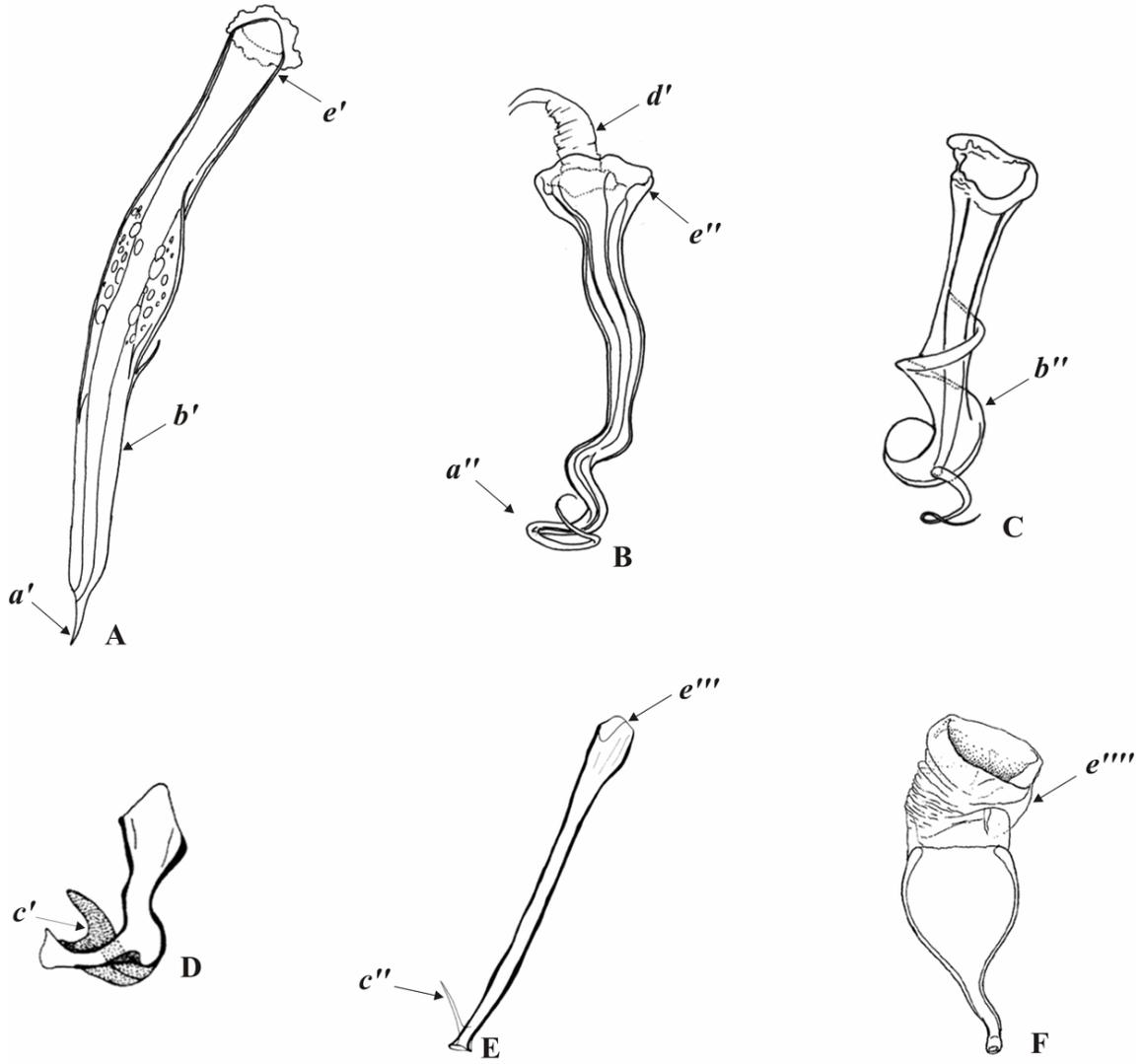


FIGURA 4

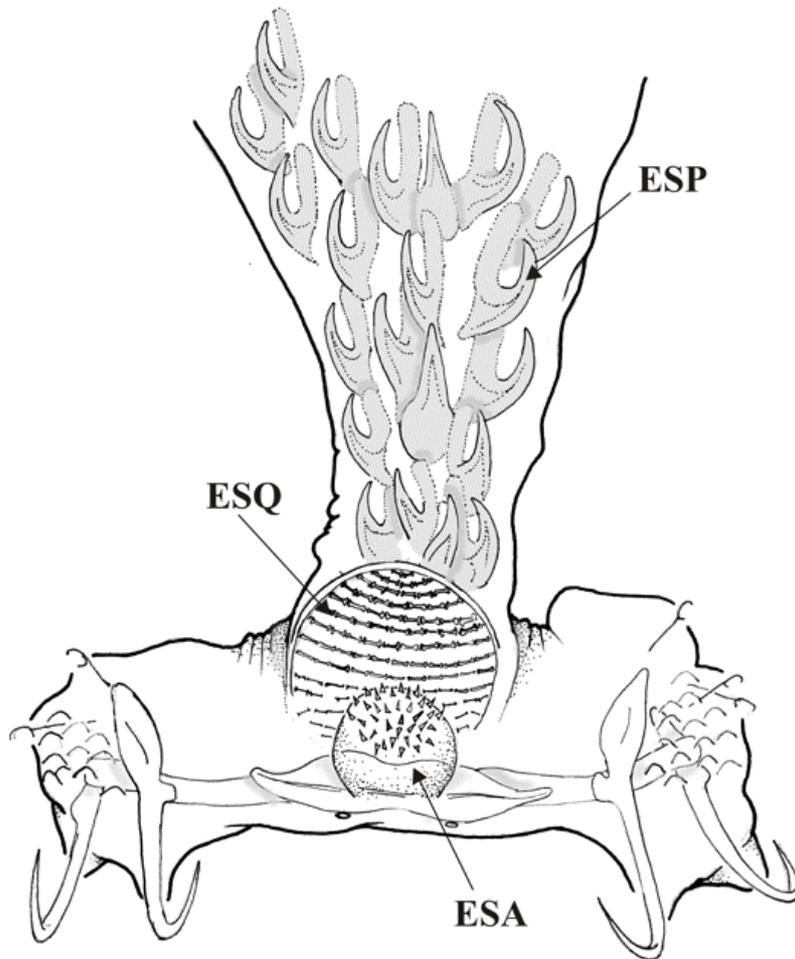


FIGURA 5

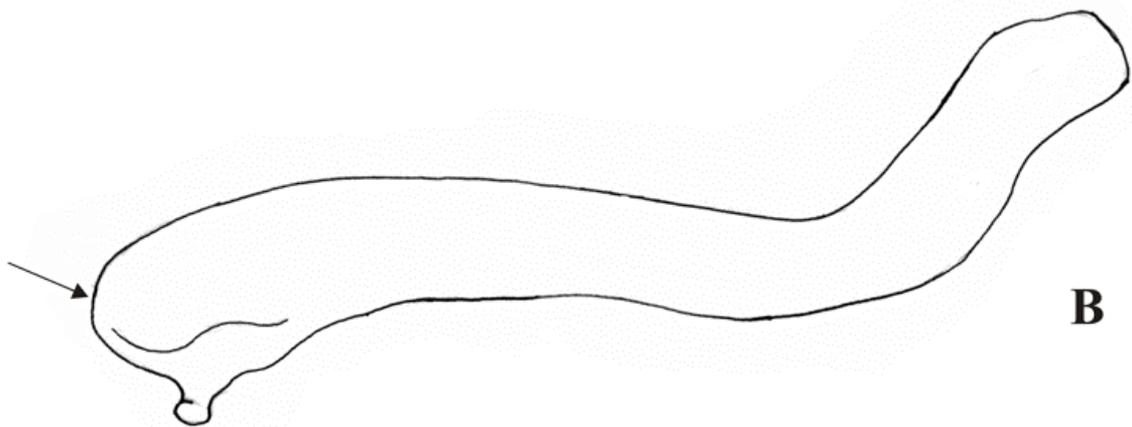
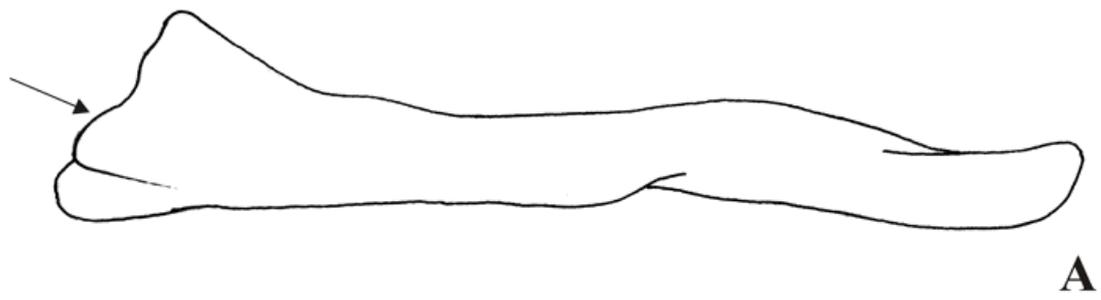


FIGURA 6

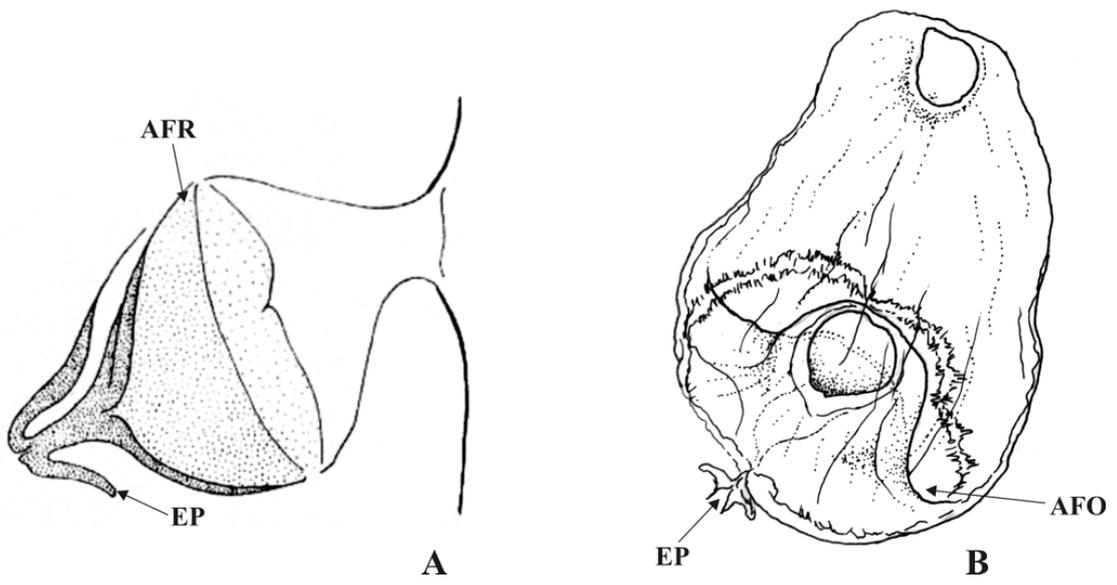


FIGURA 7

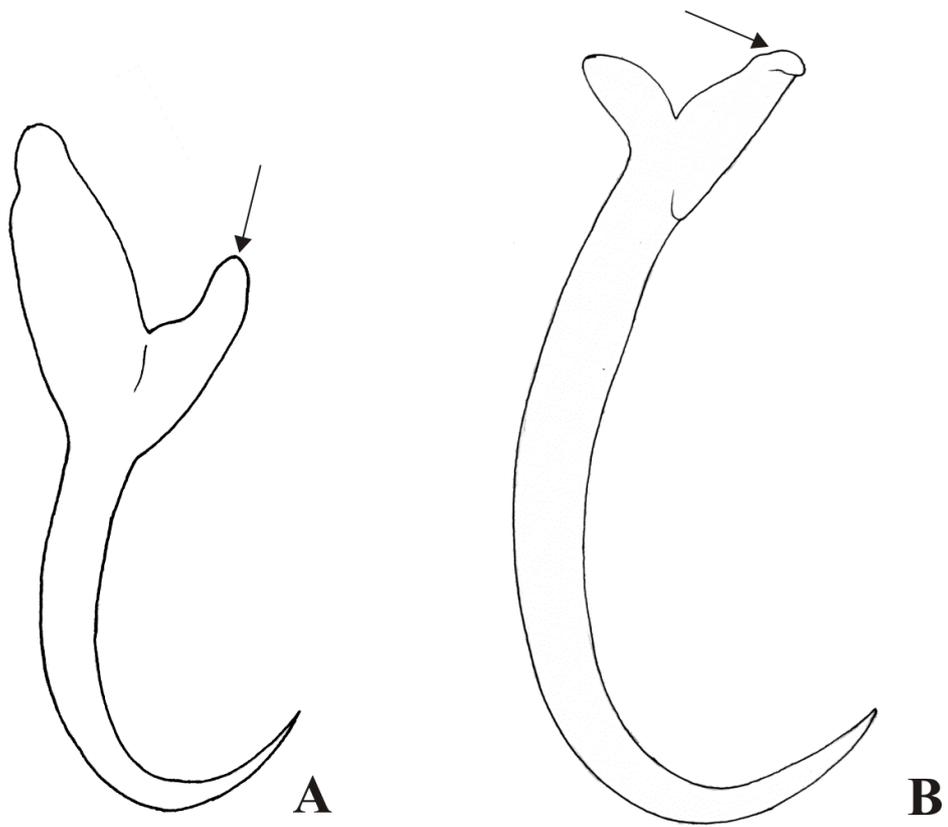


FIGURA 8

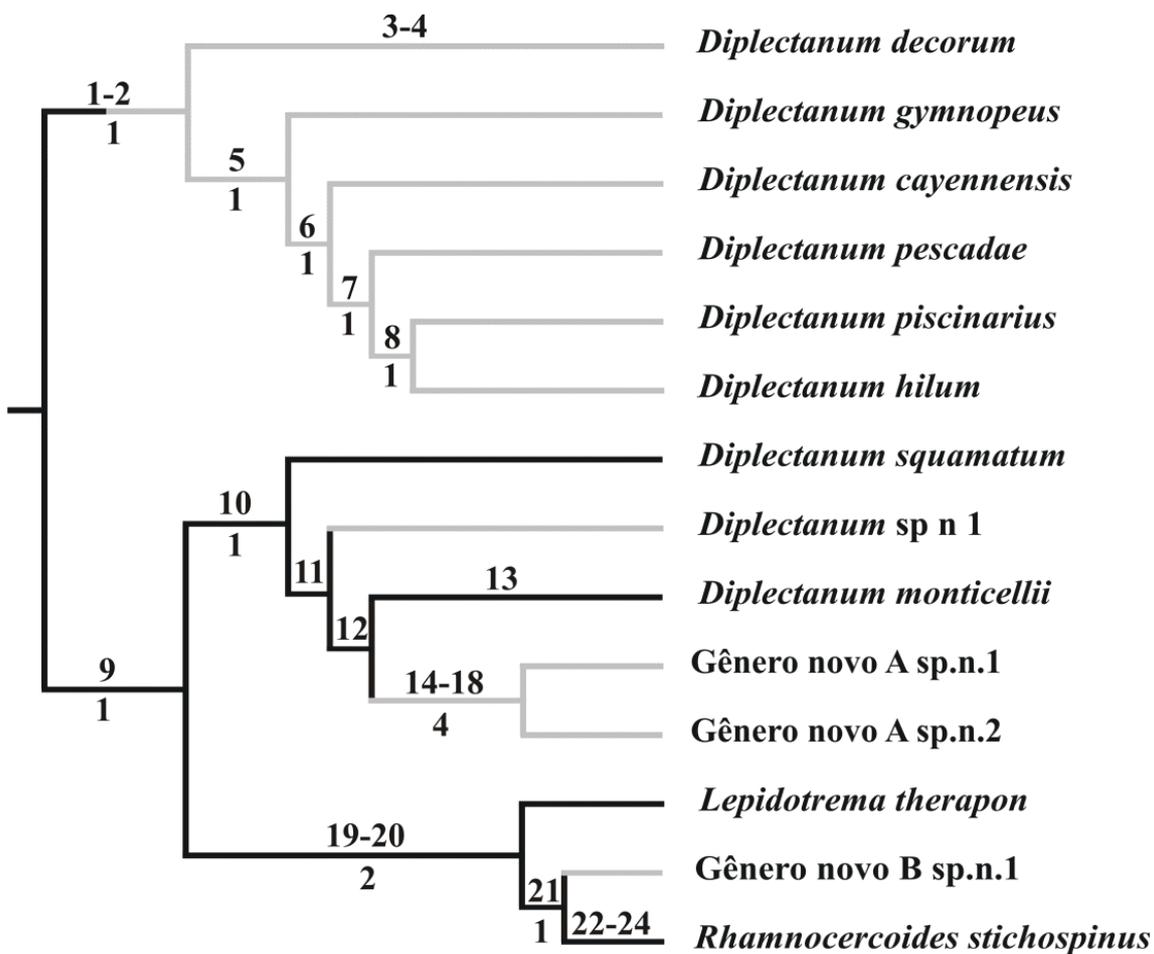


FIGURA 9

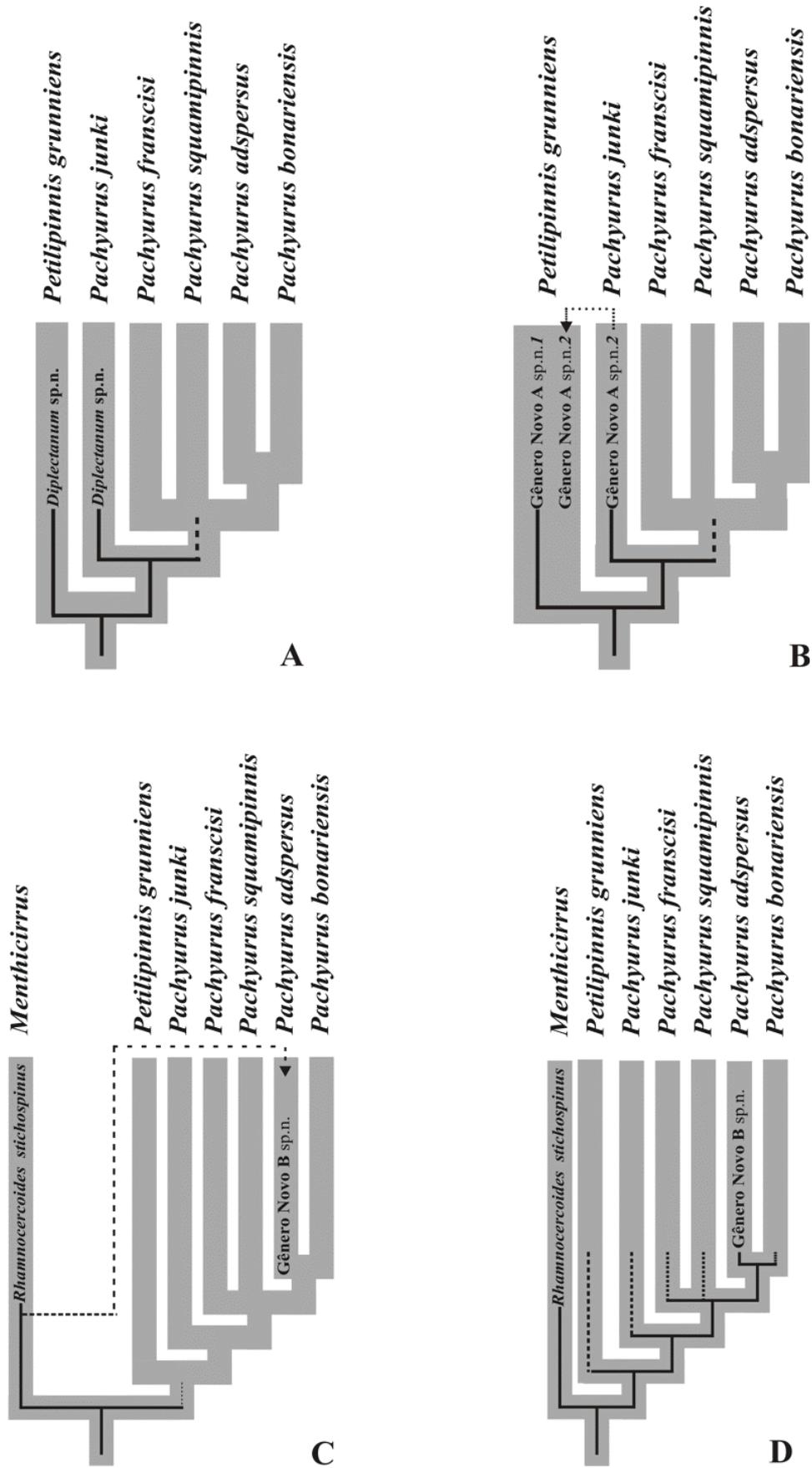


FIGURA 10

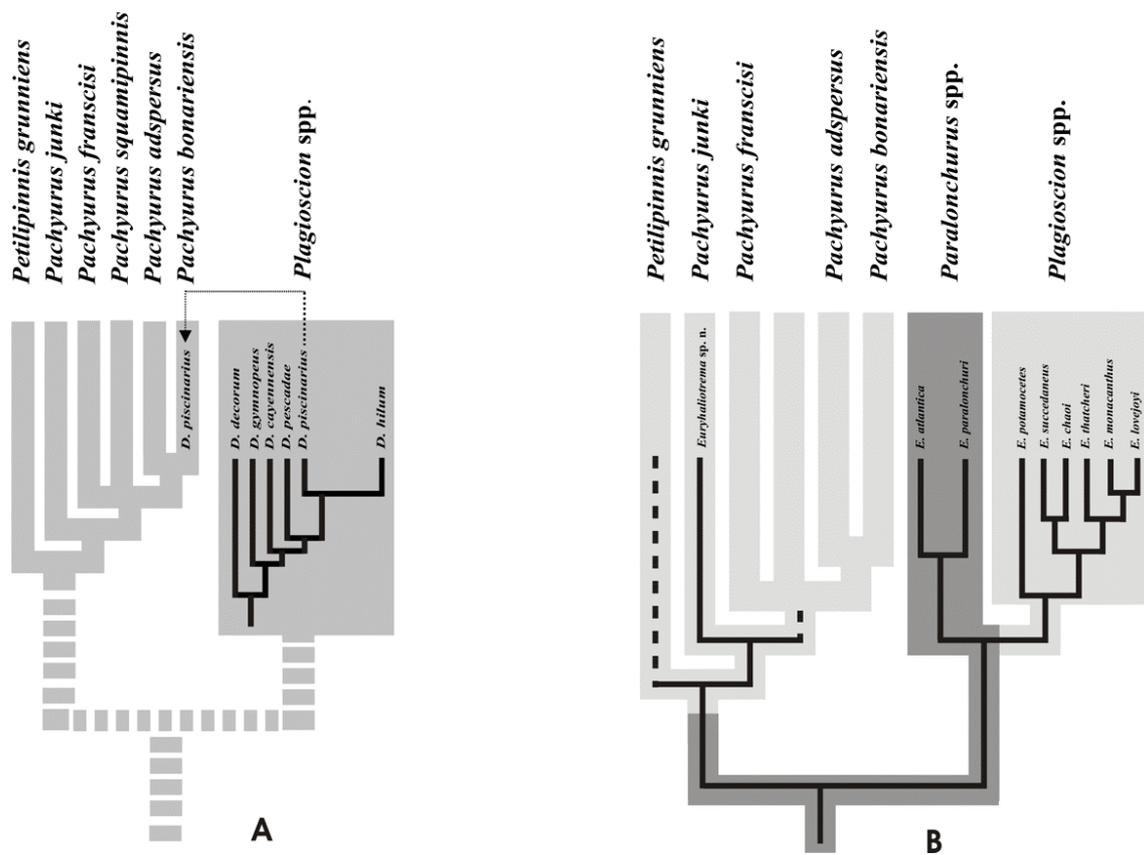


FIGURA 11

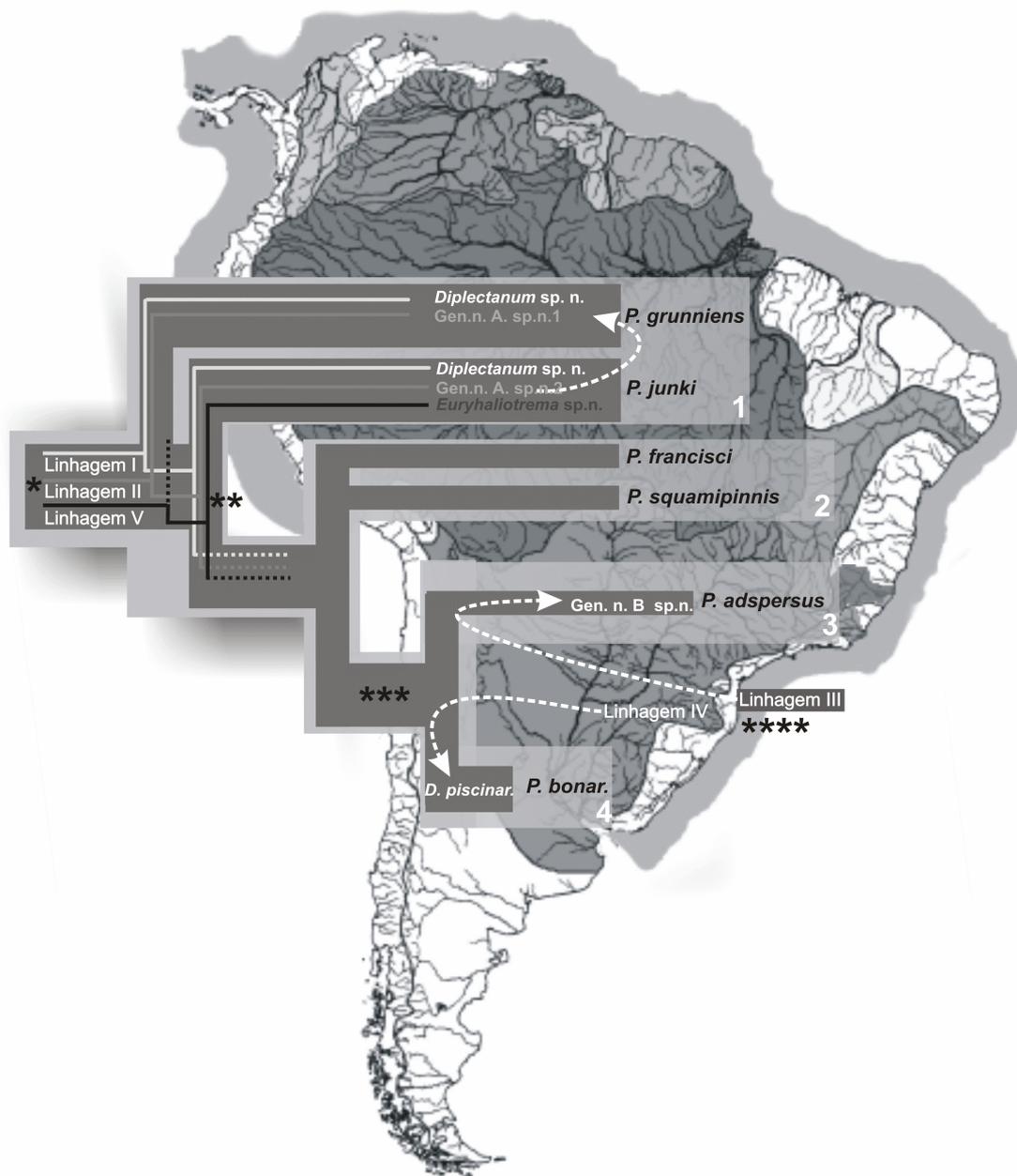


FIGURA 12

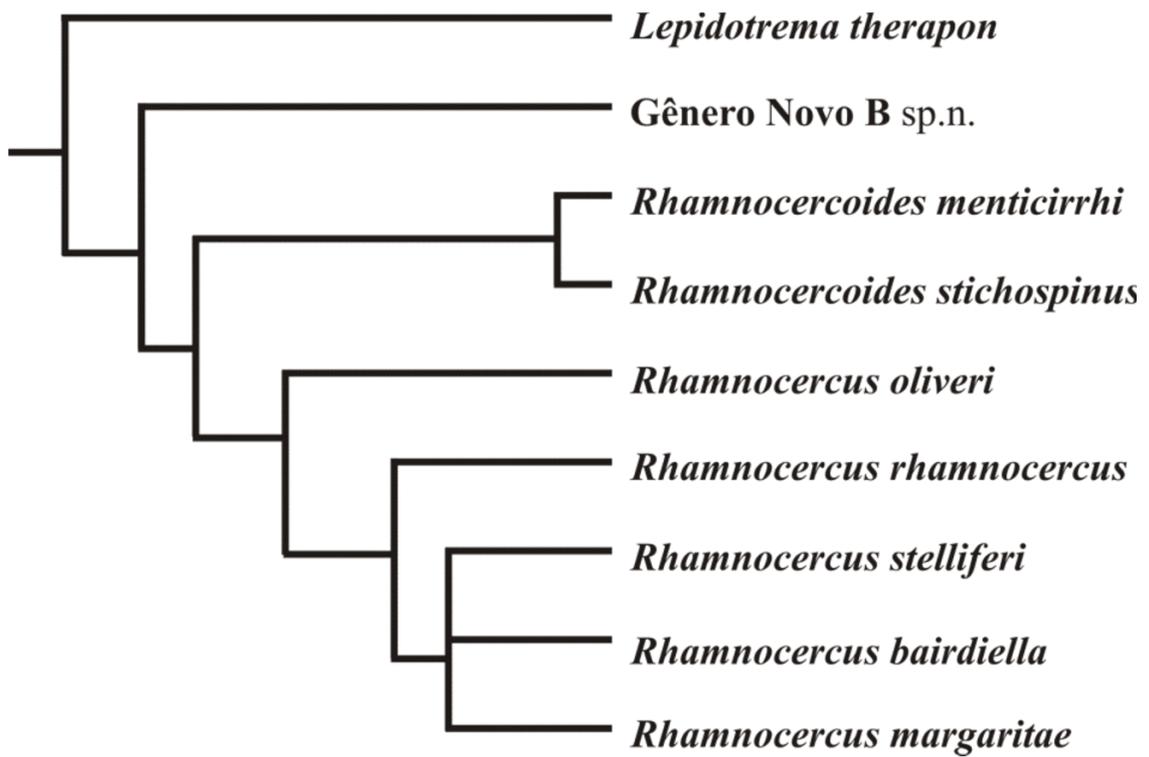


FIGURA 13