

ROGÉRIO TUBINO VIANNA

**Filogenia e biogeografia histórica dos Gyrodactylidae
(Monogenoidea): morfologia, moléculas e evidência total**

Tese apresentada como requisito parcial
à obtenção do grau de Doutor em Ciências
área de concentração Zoologia. Curso de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.

Nome do Orientador : Walter A. Boeger, Ph. D.

Co-orientador: Vernon E. Thatcher, Ph. D.

CURITIBA
2007

ROGÉRIO TUBINO VIANNA

Filogenia e biogeografia histórica dos Gyrodactylidae
(Monogenoidea): morfologia, moléculas e evidência total

Tese apresentada como requisito parcial
à obtenção do grau de Doutor em Ciências
área de concentração Zoologia. Curso de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.
Nome do Orientador : Walter A. Boeger, Ph. D.
Co-orientador: Vernon E. Thatcher, Ph. D.

CURITIBA
2007

Termo de aprovação

**Filogenia e biogeografia histórica dos
Gyrodactylidae (Monogenoidea):
morfologia, moléculas e evidência total**

por

Rogério Tubino Vianna

Dissertação aprovada em 26 de fevereiro de 2007, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zootaxonomia, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zootaxonomia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores


Dr. Walter Antonio Pereira Boeger
orientador


Dr. Joaber Pereira Junior - FURG


Dr. Marcus Vinicius Domingues - USP


Dr. Claudio José Barros de Carvalho - UFPR


Dr. Valéria Cunha Muschner - UFPR

Para Rosi e Fábio. Pela nossa vida!



Biogeografia da Região Neotropical, segundo
cientistas Gaúchos !!!

Luis Fernando Veríssimo (Separatismo, Corta Essa - LP&M,
1993: em <http://www.paginadogaicho.com.br/cart/>)

AGRADECIMENTOS

Esta tese foi sem dúvida um dos maiores desafios que encontrei em minha vida, e como em todo desafio, surgem pessoas que estão dispostas a auxiliar em alguma coisa, e essas pessoas se tornam especiais. Durante esta tese fiz grandes amigos, conheci muitas pessoas dispostas a participar e ajudar em um trabalho científico. Porém, para mim esta tese começou em 1994, quando ingressei na FURG (RS), no curso de Biologia. E pensar que comecei em Rio Grande, com girodactídeos! Essa tese está recheada de histórias paralelas de pessoas que me incentivaram, me ajudaram e que eu gostaria de agradecer agora. Vou começar agradecendo por algumas pessoas especiais que formaram a base para o que eu sou hoje como profissional e pessoa.

O primeiro e o mais importante ponto de apoio foi a minha esposa e meu filho. A ti, meu amor, tenho a dizer que o final desta tese tem um sabor muito especial para mim. Sabor de vida! Sei que daqui a alguns anos estarei parado em algum lugar e vou lembrar sorrindo do que passamos, vou lembrar também da tua coragem, do teu esforço e do teu grande amor. Amor que sacrificou momentos para que eu pudesse fazer o meu trabalho, e que, de meu sonho, se tornou nosso sonho. Rosi, te amo e sempre agradeço por estares aqui comigo... Muito obrigado! E para todos que lerem essa Tese: - Eu não existiria do jeito que sou, se não fosse esta grande (pequena) mulher. Ao filho, Fábio. Mesmo que nessa carinha de “turquinha” não haja um traço Vianna, aprendi muito contigo. Como ser tolerante, paciente, como amar querendo ser modelo, e como não conseguir ser um modelo e apenas, só isso, só poder amar. Obrigado por compartilhar e dividir teus momentos com a minha vida.

Outro grande apoio foi o meu orientador, que nesse período que estive no Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva (LEMPE) nunca mediu esforços para que todos sempre tivessem condições de trabalho e que fossem preparados para serem grandes profissionais. Deste professor, tiro grandes exemplos de profissionalismo. Poderia fazer uma biografia do prof. Walter Boeger (ele já desistiu de me xingar por chamá-lo de Professor), porém em algumas palavras posso descrever o que foi trabalhar com ele: coragem, esforço, estudo, risadas de piadas não tão engraçadas (mas é o chefe), incentivo, disciplina, determinação e muita, mas muita determinação. Este é o meu orientador. Prof. Walter, saiba que embora nós saibamos de todos os problemas, tudo que foi feito, foi feito com a responsabilidade de quem trabalha com um dos grandes pesquisadores do mundo. Muito obrigado pelas oportunidades.

O terceiro ponto desta base foi um professor da FURG, professor Joaber Pereira Jr. Foi a única pessoa que na minha vida perguntou que sonho eu tinha (no final da Graduação). Foi meu grande incentivador, orientador e agora é meu amigo. A este professor devo (se é que se pode dever aos amigos?) grande parte do que fiz nesta tese. Lembra daqueles primeiros desenhos, primeiras coletas?... Está aí, viu no que deu? Quando sai de Rio Grande o prof. Joaber me presenteou com uma caneta para assinar a tese e disse que eu tinha uma reputação e nomes a serem zelados (dele, Walter, o meu): terminar, eu terminei...e a caneta está aí...vamos ver agora!!! Obrigado meu velho!!!

E para finalizar, a última base e uma das mais importantes, minha mãe e meus irmãos. De tantas coisas que passamos juntos, de tantos sonhos, brigas, carinhos, alegrias...Dona Matilde, Fernando, Sandro e Gisele, tem um pedaço de vocês aqui, pela educação, pela honestidade, pelo carinho que de vez em quando transmito aos colegas, pelo muito obrigado, com licença, por favor (não é, mãe?), pela energia com que vejo nos amigos os meus irmãos, por toda base que tenho. Muito obrigado! Agrego a minha

família, a minha sogra, Dona Corina e o meu sogro, Romeu. São pessoas que sempre estiveram ao nosso lado, meu segundo pai e segunda mãe, a vocês, muito obrigado por tudo. Adoro vocês.

Aos amigos, Flávio Popazoglo (Popa) e Bete. Sem vocês, meu início aqui em Curitiba ficaria muito difícil. Muito obrigado pela paciência.

Tenho que agradecer a pessoas que ofereceram parte de seus momentos em quase dois anos, de um período difícil da minha família em Curitiba: Marcio e Cris, obrigado pela força. Nunca vamos esquecer o que vocês fizeram. Prof. Walter Boeger e Profa. Regina Boeger, obrigado por toda preocupação, oferta de ajuda, compreensão e conversas nesse período. À médica Janiceli B.C.H. Silvestre e toda sua equipe, obrigado por manter a nossa força viva, com esperanças e sempre com esse entusiasmo. As amigas Amélia Fanzini (Vó Amélia), Alice e Catherine por todo o carinho e amizade durante esses anos em Curitiba.

Agora de valor fundamental, todas as pessoas que participaram diariamente de tudo que envolveu essa tese. Ao “500” amigos do LEMPE: Márcio, Guilherme, Viviane, Luciana, Marlus, Rapha, Leslie, José, Letícia, Juliane, Baggio, Marcel, Flávio, Diogo, Renan, Lua...(ufa!! Espero que estejam todos). Muito obrigado pela convivência e por toda ajuda. Ao grande irmão que ganhei aqui, o Marcus, que admiro como profissional e como pessoa. Podem ter certeza que vocês têm em mim um grande amigo, que respeita e admira cada um de vocês.

Novamente, me dirijo ao leitor, saibam que ser um Doutor formado em um local, com exemplos de pessoas jovens e competentes, como os que citei até agora, é sem dúvida uma das tarefas mais difíceis da vida de uma pessoa.

Agradeço aos amigos da pós-graduação por sempre me receberem com um sorriso, conversas, cafés, churrascos e por toda ajuda que eu podia receber em certos momentos: Simone, Juliane Stabeli, Gustavo Sene, Nuno, Elaine, Robert (CEM), Zé e Marcela, Jaime, Jonny, Olívia, Kelli, Rodolfo e Joelma, Laura, Mauricio, Kelli, Evelin e em especial a Cassiana e Rafael Metri, Lisiane, Zé Francisco, Antonio, Jean, Silvio Nihei, Maria Antonia, Camila, por tudo que passamos em momentos especiais, felizes e de certo desespero. Obrigado a todos.

A dois grandes pesquisadores, que admiro há muito tempo e com os quais tive prazer de trabalhar. Professores: Delane Kritsky (ISU, EUA) e Vernon Thatcher (UFPR). Aos dois, obrigado pelas oportunidades. Thank you, Doc!!!

Ao GIA, em especial ao Prof. Antonio, Robert, Bira, Leandro, Gisele, Robson e aos “500” colegas restantes... valeu! Obrigado pelas oportunidades de aprendizado e em muitos momentos durante este doutorado.

À Sra. Vera Maria Adélio, obrigado por todas as horas de compreensão e por todo trabalho para que tudo dê certo. Mesmo de vez em quando a coisa saindo apressada. Aos professores da Pós-graduação, obrigado por transmitirem experiências, pelas amizades e por serem sábios nos meus momentos de rompantes, e me deixarem aprender com o silêncio ou com as suas discussões, Prof. Fernando, Prof. Paulo de Tarso, Profa. Rosana, Prof. Rodney, Prof. Mário Navarro, Profa. Maria Angélica, Prof. Cláudio Carvalho, Prof. Gabriel Melo, Prof. Jaime Loyola e Profa. Danuncia Urban e a todos que de certa forma fizeram parte da minha formação. À Cida, por toda sua disposição em ajudar e pelos bolos de fubá e cenoura com chocolate. Ao Sr. Sebastião (Tião) pelas conversas e pela torcida, valeu Tião !

A uma professora de longa data, Professora Rute, minha professora na quarta série primária (ensino fundamental), que chamou minha mãe na escola, e embora eu tenha levado um susto pensando no que eu teria feito, a surpresa foi que ela descobrira que eu tinha talento para desenhar e sugeriu a minha mãe que eu fosse matriculado em

uma escola de Belas Artes. Para a Sra. Professora, um dia quero lhe enviar meus esboços da ciência que faço hoje, ainda de linhas descontínuas, mas aprimorados aos olhos críticos do meu orientador. Muito obrigado!

A todos que auxiliaram em coletas, triagens, identificação de peixes e análises: Marcio, Guilherme, Luciana, Rafael, Marlus, Juliane e Diogo (LEMPE), Érico Teodósio (Pós-Zoo), Marcus (IB, USP), a Sérgio Agostinho, Elineide Marques, Paulo Lucinda e todo seu pessoal (NEAMB-UFT), Ângela T. Silva-Souza (UEL), pessoal do IIE (SP), Roberto Reis, Carlos Lucena, Vinicius A. Bertaco e Edson H. dos Santos Pereira - PUCRS (RS); A Vinicius Abilhoa e Luis Fernando Duboc do Museu do Capão da Imbuia (PR), Professores Adilson e Rogério Costa e todo pessoal de Botucatu e Bauru (SP), Alistair M. Dove (Aquário do Museu de Stony Brook, New York, USA), Marcio Freire (FURG); Dr. D. Gibson (Canadá), Pessoal do CEM-UFPR, aos pescadores em Garapuá (BA), em Rio Grande (RS) e em Porto Nacional (TO). Aos curadores dos museus e colaboradores pelo empréstimo de espécimes: F. Moraveck (IPCR), a Cláudio Luis Muniz (CHIOC); Augusto Loureiro Henriques (INPA); a Fernando Marques (MZUSP); e Eric P. Hoberg (USNPC). A Fundação Araucária (Protocolo 932) pelo financiamento parcial do projeto e ao CNPq (Processo N° 140629/3-2003) pela bolsa cedida a RTV. Sempre citamos os órgãos de fomento no final da Tese, como algo distante nos agradecimentos. Porém, a importância desses órgãos na formação de pessoal sempre me impôs a questão da responsabilidade. Essa responsabilidade sempre margeia discussões na hora do café no laboratório, em um país com tantas necessidades existe um dinheiro disponível para sustentar durante quatro anos uma pessoa. Sem dúvida que sem essa bolsa não poderia realizar um doutorado, da maneira como foi feito. Ao País, através destes órgãos, muito obrigado.

SUMÁRIO

TERMO DE APROVAÇÃO.....	iii
EPÍGRAFE.....	v
AGRADECIMENTOS.....	vi
LISTA DE ILUSTRAÇÕES.....	xii
LISTA DE TABELAS.....	xviii
LISTA DE ANEXOS.....	xviii
RESUMO GERAL.....	xix
ABSTRACT.....	xxii
Introdução da seção Taxonômica.....	2
CAPÍTULO I - Diagnose e chave dos gêneros de Gyrodactylidae da Região Neotropical.	
Introdução.....	12
Chave para os gêneros de Gyrodactylidae.....	14
Glossário.....	16
Diagnose dos gêneros de Gyrodactylidae.....	22
Literatura Citada.....	34
CAPÍTULO II - Quatro novas espécies de <i>Gyrodactylus</i> Nordmann, 1832 (Gyrodactylidae) de Characiformes do Brasil.	
Resumo.....	44
Abstract.....	44
Introdução.....	45
Material e Métodos.....	45
Resultados.....	46
Discussão.....	53
Literatura Citada.....	55

CAPÍTULO III - Quatro novas espécies vivíparas de Gyrodactylidae de hospedeiros Siluriformes (Teleostei) da Região Neotropical.

Resumo.....	63
Abstract.....	63
Introdução.....	64
Material e Métodos.....	65
Resultados.....	66
Discussão.....	73
Literatura Citada.....	75

CAPÍTULO IV - Proposta de dois novos gêneros de Gyrodactylidae vivíparas de peixes elétricos, *Electrophorus electricus* e *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Gymnotiformes) e a redescrição de *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 de *Marcusenius macrolepidotus* (Osteoglossiformes, Mormyridae).

Resumo.....	84
Abstract.....	84
Introdução.....	85
Material e Métodos.....	86
Resultados e Discussão.....	87
Literatura Citada.....	99

CAPÍTULO V - Seis novas espécies de *Gyrodactylus* de Perciformes e Atheriniformes do sul do Brasil.

Resumo.....	107
Abstract.....	107
Introdução.....	108
Material e Métodos.....	109
Resultados.....	110
Discussão.....	119
Literatura Citada.....	125

CAPÍTULO VI - Redescricao de *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000 e descricao de duas novas especies de *Polyclithrum* parasitos da “tainha” *Mugil platanus* (Perciformes, Mugilidae) do sul e sudeste do Brasil.

Resumo.....	136
Abstract.....	136
Introdução.....	137
Material e Métodos.....	137
Resultados.....	139
Discussão.....	147
Literatura Citada.....	150

CAPÍTULO VII - Filogenia de Gyrodactylidae (Monogenoidea): morfologia, moléculas, evidência total e as Implicações biogeográficas no modelo de evolução de Gyrodactyloidea

Resumo.....	160
Abstract.....	161
Introdução.....	163
Material e Métodos.....	167
Resultados.....	176
Discussão.....	201
Literatura Citada.....	226

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo I.

Figura 1	<i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	38
Figura 2	Complexo de âncoras-barras de <i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	38
Figura 3	Complexo de âncoras-barras de <i>Aglaiogyrodactylus conei</i>	38
Figura 4	Gancho de <i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	38
Figura 5	Complexo do OCM de <i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	38
Figura 6	Peça acessória do OCM de <i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	38
Figura 7	Peça acessória do OCM de <i>Aglaiogyrodactylus conei</i>	38
Figura 8	Peça acessória do OCM de <i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i>	38
Figura 9	<i>Hyperopletes malmbergi</i>	38
Figura 10	Órgão copulatório masculino (OCM) de <i>Hyperopletes malmbergi</i>	38
Figura 11	Gancho de <i>Hyperopletes malmbergi</i>	38
Figura 12	Complexo de âncoras-barras de <i>Hyperopletes malmbergi</i>	38
Figura 13	<i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	38
Figura 14	Peça acessória do OCM de <i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	38
Figura 15	Âncora de <i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	38
Figura 16	Gancho de <i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	38
Figura 17	Complexo de âncoras-barras de <i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	38
Figura 18	<i>Onychogyrodactylus sudis</i>	39
Figura 19	OCM de <i>Onychogyrodactylus sudis</i>	39
Figura 20	Bolsa da peça acessória <i>Onychogyrodactylus sudis</i>	39
Figura 21	Gancho de <i>Onychogyrodactylus sudis</i>	39
Figura 22	Complexo de âncoras-barras de <i>Onychogyrodactylus sudis</i>	39
Figura 23	<i>Oogyrodactylus farlowellae</i>	39
Figura 24	OCM de <i>Oogyrodactylus farlowellae</i>	39
Figura 25	Gancho de <i>Oogyrodactylus farlowellae</i>	39
Figura 26	Âncora de <i>Oogyrodactylus farlowellae</i>	39
Figura 27	<i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	39
Figura 28	Âncora de <i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	39
Figura 29	Háptor de <i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	39
Figura 30	OCM de <i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	39
Figura 31	<i>Phanerothecium caballeroi</i>	39
Figura 32	OCM de <i>Phanerothecium caballeroi</i>	39
Figura 33	Gancho de <i>Phanerothecium caballeroi</i>	39
Figura 34	Âncora de <i>Phanerothecium caballeroi</i>	39
Figura 35	Complexo de âncoras-barras <i>Phanerothecium caballeroi</i>	39
Figura 36	<i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 37	Esclerito tubular de <i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 38	Bulbo do OCM de <i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 39	Gancho de <i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 40	Complexo de barra superficial-escudo de <i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 41	Âncora de <i>Accessorius peruensis</i>	40
Figura 42	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	40
Figura 43	Bulbo do OCM <i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	40
Figura 44	Gancho de <i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	40

Figura 45	Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 46	Complexo do OCM Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 47	Gancho do Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 48	Bulbo do OCM Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 49	Complexo de barra superficial-escudo Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 50	Gênero novo A sp. n. 1.....	40
Figura 51	Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 52	Âncora do Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 53	Complexo do OCM Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 54	Bulbo do OCM Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 55	Gancho do Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 56	Complexo haptoral de barra superficial-âncoras-escudo Gênero novo B sp. n. 1.....	40
Figura 57	<i>Gyrodactylus geophagensis</i>	41
Figura 58	Gancho <i>Gyrodactylus geophagensis</i>	41
Figura 59	Bulbo do OCM <i>Gyrodactylus geophagensis</i>	41
Figura 60	Âncora de <i>Gyrodactylus geophagensis</i>	41
Figura 61	Complexo de âncoras-barras <i>Gyrodactylus geophagensis</i>	41
Figura 62	<i>Polyclithrum boegeri</i>	41
Figura 63	Bulbo do OCM <i>Polyclithrum boegeri</i>	41
Figura 64	Gancho de <i>Polyclithrum boegeri</i>	41
Figura 65	Complexo haptoral <i>Polyclithrum boegeri</i>	41
Figura 66	<i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 67	Gancho de <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 68	Complexo de âncoras-barra superficial <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 69	Âncora de <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 70	Vista lateral do bulbo do OCM <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 71	Complexo do OCM <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	41
Figura 72	<i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	42
Figura 73	Complexo de escleritos haptorais <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	42
Figura 74	<i>Swingleus polyclithroides</i>	42
Figura 75	<i>Fundulotrema prolongis</i>	42
Figura 76	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	42
Figura 77	OCM de espécies vivíparas de Gyrodactylidae.....	42
Figura 78	OCM de espécies ovíparas de Gyrodactylidae.....	42

Capítulo II.

Figura 1	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1.....	58
Figura 2	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1.....	58
Figura 3	Gancho <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1.....	58
Figura 4	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1.....	58
Figura 5	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1.....	58
Figura 6	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2.....	59
Figura 7	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2.....	59
Figura 8	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2.....	59
Figura 9	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2.....	59
Figura 10	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2.....	59

Figura 11	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3.....	60
Figura 12	OCM <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3.....	60
Figura 13	Gancho <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3.....	60
Figura 14	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3.....	60
Figura 15	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3.....	60
Figura 16	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 4.....	61
Figura 17	OCM <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 4.....	61
Figura 18	Gancho <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 4.....	61
Figura 19	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 4.....	61

Capítulo III.

Figura 1	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5.....	78
Figura 2	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5.....	78
Figura 3	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5.....	78
Figura 4	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5.....	78
Figura 5	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5.....	78
Figura 6	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6.....	79
Figura 7	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6.....	79
Figura 8	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6.....	79
Figura 9	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6.....	79
Figura 10	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6.....	79
Figura 11	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	80
Figura 12	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	80
Figura 13	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	80
Figura 14	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	80
Figura 15	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	80
Figura 16	<i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 17	Gancho <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 18	OCM vista ventral <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 19	OCM, visão lateral <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 20	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial de <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 21	Âncora de <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 22	Região do testículo e massa de vitelária de <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	81
Figura 23	Comparação entre âncoras dos morfotipos de <i>Scleroductus</i> propostos por Kritsky <i>et al.</i> (1995) e <i>Scleroductus</i> sp. n. 1.....	82

Capítulo IV.

Figura 1	Gênero n. A e sp. n. 1.....	102
Figura 2	OCM e complexo de vesículas do Gênero n. A e sp. n. 1.....	102
Figura 3	Bulbo do OCM do Gênero n. A e sp. n. 1.....	102
Figura 4	Gancho do Gênero n. A e sp. n. 1.....	102
Figura 5	Âncora do Gênero n. A e sp. n. 1.....	102
Figura 6	Barra superficial e escudo da barra superficial do Gênero n. A e sp. n. 1.....	102

Figura 7	Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 8	OCM, complexo de vesículas Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 9	Bulbo do OCM Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 10	Gancho do Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 11	Âncora do Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 12	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, escudo da barra superficial, escleritos R1 e almofadas. Almofada anterior (AA), almofada lateral (AL) do Gênero n. B e sp. n. 1.....	103
Figura 13	<i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	104
Figura 14	Gancho de <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	104
Figura 15	OCM do <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	104
Figura 16	Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, escudo da barra superficial, escleritos R1, R2 e barras acessórias (BA), BA1 à BA4 de <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	104
Figura 17	Barra peduncular, Testículo e Germário de <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	105
Figura 18	Complexo de âncoras e barras, mostrando a projeção antero-mediana da barra superficial <i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	105

Capítulo V.

Figura 1	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 2	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 3	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 4	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 5	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 6	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 8.....	129
Figura 7	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	130
Figura 8	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	130
Figura 9	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	130
Figura 10	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	130
Figura 11	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9.....	130
Figura 12	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 10.....	131
Figura 13	OCM <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 10.....	131
Figura 14	Gancho <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 10.....	131
Figura 15	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 10.....	131
Figura 16	Âncora <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 10.....	131
Figura 17	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11.....	132
Figura 18	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11.....	132
Figura 19	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11.....	132
Figura 20	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11.....	132
Figura 21	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11.....	132
Figura 22	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 12.....	133
Figura 23	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 12.....	133
Figura 24	Gancho <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 12.....	133
Figura 25	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 12.....	133
Figura 26	<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 13.....	134
Figura 27	OCM de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 13.....	134
Figura 28	Gancho de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 13.....	134

Figura 29	Complexo de âncoras e barras superficial e profunda de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 13.....	134
Figura 30	Âncora de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 13.....	134

Capítulo VI.

Figura 1	Medidas da barra superficial de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 2	Medidas da barra profunda de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 3	Medidas do OCM de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 4	Medidas do esclerito R1 de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 5	Medidas do esclerito R2 de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 6	Medidas do gancho de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 7	Comprimento da cabeça do gancho de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 8	Medidas da barra acessória 1 (BA1) de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 9	Medidas da barra acessória 2 (BA2) de <i>Polyclithrum</i> spp.....	153
Figura 10	<i>Polyclithrum boegeri</i> (vista ventral).....	154
Figura 11	ÓCM de <i>Polyclithrum boegeri</i>	154
Figura 12	Gancho de <i>Polyclithrum boegeri</i>	154
Figura 13	Complexo de escleritos haptorais de <i>Polyclithrum boegeri</i>	154
Figura 14	<i>Polyclithrum</i> sp. n. 1 (visão dorsal).....	155
Figura 15	OCM de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 1.....	155
Figura 16	Gancho de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 1.....	155
Figura 17	Complexo de escleritos haptorais de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 1.....	155
Figura 18	<i>Polyclithrum</i> sp. n. 2 (visão ventral).....	156
Figura 19	OCM de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 2.....	156
Figura 20	Gancho de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 2.....	156
Figura 21	Complexo de escleritos haptorais de <i>Polyclithrum</i> sp. n. 2.....	156
Figura 22	Barra acessória 1 (BA1) de <i>Polyclithrum boegeri</i> , holótipo da Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz, corado com picrato de amônia.....	157
Figura 23	Barra acessória 1 (BA1) de <i>Polyclithrum boeger</i> (Capítulo VI), montado em meio de Hoyer e fotografado com o uso de contraste de fase.....	157

Capítulo VII.

Figura 1	Hipótese filogenética de Gyrodactylidae, obtida com dados morfológicos.....	238
Figura 2	Esquema das regiões do DNA ribossomal.....	239
Figura 3	Gráfico do ponto de corte (BURNIN = 5000 gerações) utilizado na análise de inferência Bayesiana.....	240
Figura 4	Representações esquemáticas do háptor das espécies de <i>Gyrdicotylus</i> , <i>Anacanthocotyle</i> , <i>Isancistrum</i> , <i>Laminiscus</i> e <i>Archigyrodactylus</i>	241
Figura 5	Representação esquemática das estruturas esclerotizadas do háptor das espécies de <i>Paragyrodactylus</i> , <i>Accessorius</i> , <i>Fundulotrema</i> , <i>Swingleus</i> , <i>Mormyroglyrodactylus gemini</i> , Gênero n. A sp. n. 1, Gênero n. B sp. n. 1, <i>Macrogyrodactylus</i> , <i>Gyrodactyloides</i> e <i>Polyclithrum</i> sp. n. 1.....	242
Figura 6	Representação de diferentes estados do caráter distribuição da vitelária de <i>Onychogyrodactylus hydaticus</i>	243
Figura 7	Representação de diferentes estados do caráter distribuição da vitelária de <i>Phanerothecium deiropedeum</i>	243
Figura 8	Representação de diferentes estados do caráter distribuição da vitelária de <i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	243
Figura 9	Representação de diferentes estados do caráter distribuição da vitelária de <i>Gyrodactylus</i> sp. n. 7.....	243

Figura 10	OCM de <i>Phanerothecium caballeroi caballeroi</i> (esclerotizado, sacular e não-armado).....	243
Figura 11	OCM de <i>Hyperopletes malmbergi</i> (muscular, sacular e armado)	243
Figura 12	OCM de <i>Aglaiogyrodactylus</i> (muscular, sacular e não-armado, com peça acessória inclusa no saco do OCM).....	243
Figura 13	OCM de Gênero n. B sp. n. 1 (muscular, bulboso e armado).....	243
Figura 14	Desenho da barra peduncular de <i>Swingleus polyclithroides</i>	244
Figura 15	Desenho da barra peduncular de <i>Fundulotrema prolongis</i>	244
Figura 16	Desenho da barra peduncular de <i>Mormyrogrodactylus gemini</i>	244
Figura 17	Fotomicrografia da barra peduncular <i>Mormyrogrodactylus gemini</i>	244
Figura 18	Âncoras de <i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	244
Figura 19	Âncoras de <i>Gyrodactylus geophagensis</i>	244
Figura 20	Âncoras de Gênero n. A sp. n. 1.....	244
Figura 21	Representação esquemática das estruturas esclerotizadas do háptor de <i>Mormyrogrodactylus gemini</i>	245
Figura 22	Representação esquemática das estruturas esclerotizadas do háptor de <i>Polyclithrum</i> sp.	245
Figura 23	Gel de agarose (1,5%) indicando a diferença do tamanho do produto da PCR entre espécies ovíparas e vivíparas de Gyrodactylidae.....	245
Figura 24	Gráficos do testes de saturação das regiões de ITS, através da taxa de transição/transversão x distância (calculado baseado no modelo de substituição K80), realizados no programa DAMBE v 4.5.20.....	246
Figura 25	Gráfico de distribuição de escores do Teste de Permutação (PTP) dos fragmentos de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA e ITS2 (parcial).....	247
Figura 26	Gráfico do Teste G1 dos fragmentos de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA e ITS2 (parcial)	247
Figura 27	Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de máxima parcimônia.....	248
Figura 28	Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de inferência Bayesiana.....	249
Figura 29	Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados combinados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) e morfologia, através de máxima parcimônia.....	250
Figura 30	Cladograma de Monogenoidea modificado de Boeger e Kritsky (2001), mostrando as relações de Gyrodactylidae em Polychnoinea.....	251
Figura 31	Distribuição das espécies ovíparas e da primeira linhagem de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29).....	252
Figura 32	Distribuição das espécies ovíparas e das segunda e terceira linhagens de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29).....	253
Figura 33	Distribuição das espécies ovíparas e da terceira linhagem de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29).....	254
Figura 34	Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de inferência Bayesiana, com a otimização das regiões geográficas sugerindo a possível área do ancestral de cada clado.....	255

LISTA DE TABELAS

Capítulo VII.

Tabela 1	Espécimes incluídos na análise filogenética morfológica.....	232
Tabela 2	Matriz de caracteres utilizada na reconstrução das relações filogenéticas de Gyrodactylidae.....	233
Tabela 3	Seqüências utilizadas na análise filogenética molecular, número de acesso no Genbank (NGB) e número de pares de bases por região do ITS e número de pares de bases total.....	234
Tabela 4	Distribuição dos caracteres nos clados e táxons terminais com as transformações de caracteres da Figura 1, índices e mudanças de estados retirados da análise no PAUP*.....	236
Tabela 5	Taxas de transição (ti) (%), transversão (tv) (%) e a relação ti/tv da diferença pareada de bases das seqüências utilizadas na reconstrução filogenética de espécies Gyrodactylidae, com base no rDNA, ITS1 (parcial), 5.8S e ITS2 (parcial). Total = ITS1 + 5.8S + ITS2.....	237

LISTA DE ANEXOS

Anexo A	Caracteres que não foram envolvidos na análise morfológica devido a problemas de grande número de homoplasias e dificuldade no estabelecimento de homologias.....	256
Anexo B	Matriz dos dados combinados de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA (total), ITS2 (parcial) e morfológicos utilizadas na reconstrução do relacionamento filogenético das espécies de Gyrodactylidae.....	259
Anexo C	Alinhamento das seqüências de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA (total) e ITS2 (parcial), utilizadas na reconstrução do relacionamento filogenético das espécies de Gyrodactylidae.....	262

RESUMO GERAL

A hipótese desse estudo consiste de que Gyrodactylidae tem origem na região Neotropical e os grupos-irmãos de clados vivíparos de outras regiões sejam formados principalmente por grupos marinhos e/ou Neotropicais, como resultado da dispersão da Região Neotropical para outras regiões via mar. Para testar essa hipótese foram definidos objetivos como: descrever táxons específicos e supra-específicos de girodactídeos ovíparos e vivíparos; sequenciar o gene 5.8S e os espaçadores ITS1 e ITS2 do DNA ribossomal; e através de análises filogenéticas testar a hipótese de Boeger *et al.* (1994) sobre a posição basal das espécies ovíparas com a adição de informações moleculares, morfológicas e de evidência total. Finalizando, apontar as implicações biogeográficas e evolutivas de Gyrodactylidae de acordo com os dados obtidos a partir das análises filogenéticas. Durante o estudo diversas espécies foram descritas e alguns gêneros foram propostos. Esses táxons foram utilizados em análises filogenéticas com base em dados morfológicos e moleculares. Para que essa informação fosse utilizada, esse estudo foi dividido em duas partes: Parte I - a seção taxonômica contém todas as descrições e a Parte II - seção filogenética, inclui as análises filogenéticas e as propostas biogeográficas. A Parte I foi dividida em seis capítulos com o Capítulo I contendo diagnoses e chaves para os gêneros de Gyrodactylidae Neotropicais. No Capítulo II são descritas quatro novas espécies de *Gyrodactylus* de Characiformes brasileiros (*Astyanax* sp., *Characidium* spp., *Serrasalmus rhombeus*). O Capítulo III contém a descrição de novas espécies parasitas de Siluriformes, três espécies de *Gyrodactylus* de Loricariidae e de Callichthyidae, e *Scleroductus* sp. n. 1 descrita de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Pimelodidae). No Capítulo IV são propostos dois novos gêneros de Gyrodactylidae, parasitos de Gymnotidae (Gymnotiformes), Gênero n. A e Gênero n. B, ambos

monotípicos. Gênero n. A sp. n. 1 é descrito da superfície corporal do poraquê Sul-americano, *Electrophorus electricus*, da região amazônica e o Gênero n. B sp. n. 1 de *Gymnotus carapo*, do sudeste brasileiro. Além dessas duas propostas, o capítulo apresenta a redescrição de *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 do “bulldog fish” africano, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes). O Capítulo V apresenta a descrição de cinco novas espécies de *Gyrodactylus* parasitas de Perciformes e o Capítulo VI contém a descrição de duas espécies novas de *Polyclithrum* e a redescrição de *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000, ambos parasitos de *Mugil platanus* (Mugilidae, Perciformes). A Parte II apresenta as hipóteses filogenéticas de Gyrodactylidae baseadas em dados morfológicos e moleculares de DNA ribossomal, com a inclusão dos novos táxons ovíparos e vivíparos e espécies já descritas anteriormente. O teste da posição basal das espécies ovíparas, baseado em dados morfológicos, indicou que espécies de *Aglaiogyrodactylus*, *Hyperopletes*, *Nothogyrodactylus*, *Onychogyrodactylus*, *Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides* e *Phanerothecium* formaram um grupamento parafilético e basal. As espécies basais dentro do clado vivíparo pertencem à Região Neotropical, e não apresentam escudo. Essas espécies possuem uma relação próxima do clado formado por *Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus* e *Laminiscus*, que não apresentam vários caracteres, incluindo escudo. O clado formado por *Accessorius*, *Fundulotrema*, Gênero n. A sp. n. 1, Gênero n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides*, *Macrogyrodactylus*, *Mormyrogyrodactylus*, *Polyclithrum* e *Swingleus* foi o mais diverso morfológicamente. A presente filogenia indica que espécies de *Gyrodactylus* não formam um clado e possuem relação de grupo-irmão com *Scleroductus* sp. n. 1 e com *Acanthoplacatus* sp. A análise molecular utilizou 56 seqüências em análises de máxima parcimônia e inferência Bayesiana. As análises

moleculares indicaram que as espécies ovíparas formam um grupo basal, monofilético e grupo-irmão do clado de espécies vivíparas. O clado vivíparo possui três linhagens, com a mais basal delas apresentando grande diversidade morfológica em estruturas haptorais e espécies Neotropicais na base. As análises sugerem que *Gyrodactylus* é polifilético, como na análise morfológica, e espécies com seqüências do fragmento de ITS1 mais longas são agrupadas em um clado, com *Acanthoplacatus* sp. como grupo-irmão. As espécies restantes de *Gyrodactylus* de outras linhagens e as espécies ovíparas possuem seqüências do fragmento de ITS1 mais curtas. O teste ILD (“*incongruence length difference*”) indica que as árvores obtidas com dados morfológicos e moleculares utilizados na evidência total são congruentes, aceitando a hipótese nula, de que as árvores com base nesses dados possuem história evolutiva comum. A filogenia obtida a partir da análise de evidência total com máxima parcimônia indica que há grande congruência (de topologia) entre o cladograma de dados combinados e as topologias morfológicas e moleculares. Todas as análises sugerem que o clado das espécies ovíparas é basal, e mesmo sendo monofilético na análise molecular, possui proximidade com as espécies vivíparas. Os dados filogenéticos implementados na biogeografia de Gyrodactylidae, através de otimizações de ambiente e distribuição geográfica indicam que os ancestrais dos clados formados por espécies ovíparas e vivíparas tiveram origem na região Neotropical.

ABSTRACT

The null hypothesis present herein consists that Gyrodactylidae has its origin in the Neotropical Region and the sister-group of viviparous clades of other areas are formed mainly by marine groups and/or Neotropical, as a result of dispersion from the Neotropical Region for other areas through the sea. Some objectives were defined to test the null hypothesis: 1) describe specific and supra-specific taxa of oviparous and viviparous gyrodactylids; 2) sequencing the 5.8S gene and the spacers ITS1 and ITS2 of the DNA ribosomal; 3) and propose a phylogenetic analysis and test the hypothesis of Boeger *et al.* (1994) about the basal position of the oviparous species with the addition of a hypothesis based on morphological, molecular characters and total evidence. Concluding, to point the biogeographic and evolutionary implications of Gyrodactylidae in agreement with the data obtained starting from the phylogenetic analyses. During the present study, some species and genus were described and were used in phylogenetic analyses. The present dissertation was divided into two parts: Part I - Taxonomic Section containing all of the descriptions and Part II – the phylogenetic section, with the phylogenetic analyses and biogeographic proposals. Part I was divided into six chapters: Chapter I containing diagnoses and keys for the genus of Neotropical Gyrodactylidae; Chapter II four new species of *Gyrodactylus* are described from Brazilian Characiformes (*Astyanax* sp., *Characidium* spp., *Serrasalmus rhombeus*); Chapter III contains the description of new species parasites of Siluriformes, three species of *Gyrodactylus* of Loricariidae and Callichthyidae, and *Scleroductus* sp. n. 1 described of *Pseudoplatystoma fasciatum* (Pimelodidae); Chapter IV, two new genera of Gyrodactylidae are proposed, from Gymnotidae (Gymnotiformes), where Genus n. A sp. n. 1 are described from the surface “poraquê”, *Electrophorus electricus*, from

Amazonian area and the Genus n. B sp. n. 1 of *Gymnotus carapo*, of the Brazilian southeast. *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego and Khalil, 2003 from "bulldog African fish", *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes) is redescribed; Chapter V presents the description of five new species of *Gyrodactylus* parasites of Perciformes; and the Chapter VI *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington and Jones, 2000 is redescribed and two new species of *Polyclithrum* are described from *Mugil platanus* (Mugilidae, Perciformes). In the Part II a phylogenetic hypotheses of oviparous and viviparous Gyrodactylidae is proposed based in morphologic and molecular data of ribosomal DNA. The test of the basal position of oviparous species, based on morphologic data, indicated that species of *Aglaiogyrodactylus*, *Hyperopletes*, *Nothogyrodactylus*, *Onychogyrodactylus*, *Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides* and *Phanerothecium* formed a paraphyletic and basal groups. The basal viviparous species do not present shield and belong to the Neotropical Region. Those species possess a close relationship of the clade formed by *Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus* and *Laminiscus*, that do not present several characters, including shield. The clade formed by *Accessorius*, *Fundulotrema*, Genus n. A sp. n. 1, Genus n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides*, *Macrogyrodactylus*, *Mormyrogyrodactylus*, *Polyclithrum* and *Swingleus* was the most diverse morphologically. The present phylogeny indicates that species of *Gyrodactylus* do not form a clade and close related with *Scleroductus* sp. n. 1 and with *Acanthoplacatus* sp. The molecular analysis using maximum parsimony and Bayesian inference based on 56 sequences indicated that the oviparous species represents a basal, monophyletic and sister-group of the clade of viviparous species. The viviparous clade is represented by three lineages, with the most basal of them having great morphologic diversity in haptoral structures and Neotropical species in the base. As the morphologic analysis, the analyses suggest that *Gyrodactylus* is

polyphyletic. Species with long ITS1 represent a clade having *Acanthoplacatus* sp. as sister-group. The remaining species of *Gyrodactylus* and the oviparous species possess short ITS1. The ILD test indicates that the trees obtained with morphologic and molecular data used in the evidence total are appropriate are corroborate the null hypothesis, the trees with base in those data possess common evolutionary history. All of the analyses suggest that the oviparous clade is basal, and closed related with the viviparous species. The phylogenetic data included in the biogeography of Gyrodactylidae, indicates that the oviparous viviparous species can have origin in the Neotropical Region. Environment and geographical distribution optimizations indicate that the ancestral of the clades formed by viviparous and oviparous species had origin in the freshwater and in the Neotropical Region.

PARTE I
SEÇÃO TAXONÔMICA

Introdução da Seção Taxonômica

Cerca de 308 espécies de Monogenoidea de água doce, distribuídas em 70 gêneros, são conhecidas para a Região Neotropical. Essas espécies ocorrem em 144 espécies de peixes (Boeger *et al.*, 2006).

Gyrodactylidae possui 32 gêneros válidos, com espécies presentes no mundo inteiro, em diversos ambientes e parasitando uma grande diversidade de hospedeiros. Até o momento, 44 espécies e quatro morfotipos de Gyrodactylidae de 13 gêneros (sete gêneros com espécies ovíparas e seis gêneros com espécies vivíparas) foram descritas para peixes de água doce e marinhos da Região Neotropical. Na Região Neotropical, os Gyrodactylidae ovíparos parasitam 17 espécies de hospedeiros, enquanto que os vivíparos parasitam 19 espécies de peixes hospedeiros. Entretanto, a fauna de Monogenoidea na Região Neotropical ainda é considerada pouco conhecida, mesmo com o aumento do número de descrições de Gyrodactylidae para essa região (Boeger *et al.*, 2006).

Gyrodactylidae são ectoparasitos de peixes marinhos, estuarinos ou de água-doce, crustáceos, anfíbios e lulas. Esta família é composta por espécies ovíparas e vivíparas. O grupo ovíparo possui uma riqueza menor de espécies, contendo atualmente 21 espécies distribuídas em sete gêneros: *Aglaiogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (sete espécies); *Hyperopletes* Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994 (uma espécie); *Nothogyrodactylus* Kritsky e Boeger, 1991 (três espécies); *Onychogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (duas espécies); *Oogyrodactylus* Harris, 1983 (uma espécie); *Phanerothecioides* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (uma espécie) e *Phanerothecium* Kritsky e Thatcher, 1977 (seis espécies). A família Oogyrodactylidae Harris, 1983 foi proposta para conter as espécies ovíparas, nesta

época representadas apenas por *Oogyrodactylus farlowella* Harris, 1983 e *Phanerothecium caballeroi* Kritsky e Thatcher, 1977. Boeger *et al.* (1994), através de análise filogenética, não detectaram sinapomorfias que suportassem Oogyrodactylidae, rejeitando e considerando a família um sinônimo junior de Gyrodactylidae.

Girodactilídeos ovíparos ocorrem somente em hospedeiros das famílias Loricariidae e Pimelodidae (Siluriformes) da América do Sul (Kritsky *et al.*, 2007) e ocupam uma posição basal na família e formam um grupo parafilético (Boeger *et al.*, 1994; Kritsky e Boeger, 2003). Segundo Boeger *et al.* (2003), a família teve origem na América do Sul, quando seu ancestral ovíparo, de origem marinha dispersou para um novo hospedeiro de água doce. Conforme a hipótese proposta por esses autores, a nova espécie hospedeira provavelmente pertencia à Loricariidae.

Os girodactilídeos vivíparos representam o maior grupo dentro da família, com cerca de 454 espécies, distribuídas em 25 gêneros: *Acanthoplacatus* Ernst, Jones e Whittington, 2001 (sete espécies); *Accessorius* Jara, An e Cone, 1991 (uma espécie); *Anacanthocotyle* Kritsky e Fritts, 1970 (uma espécie); *Archigyrodactylus* Mizelle e Kritsky, 1967 (três espécies); *Fundulotrema* Kritsky e Thatcher, 1977 (seis espécies); Gênero novo A (uma espécie); Gênero novo B (uma espécie); *Gyrdicotylus* Vercamen-Grandjean, 1960 (uma espécie); *Gyrodactyloides* Bychowsky e Polyanski, 1953 (cinco espécies); *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (409 espécies, ver Harris *et al.*, 2004); *Isancistrum* De Beauchamp, 1912 (duas espécies); *Laminiscus* Pálsson e Beverly-Burton, 1983 (duas espécies); *Macrogyrodactylus* Malmberg, 1956 (sete espécies); *Mormyroggyrodactylus* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 (uma espécie); *Paragyrodactylus* Szidat, 1973 (duas espécies); *Polyclithrum* Rogers, 1967 (cinco espécies); *Scleroductus* Jara e Cone, 1989 (uma espécie) e *Swingleus* Rogers, 1969 (duas espécies). Além desses, outros gêneros apresentam problemas taxonômicos que

colocam em questionamento sua validade. São eles: *Afrogyrodactylus* Paperna, 1968; *Micropolyclithrum* Skinner, 1975; *Limnogyrodactylus* Gläser, 1978; *Postgyrodactylus* Gläser, 1978; *Mesogyrodactylus* Gläser, 1978; *Anguilladactylus* Gläser, 1978; *Metagyrodactylus* Yamaguti, 1963 (Kritsky e Boeger, 2003).

As espécies vivíparas formam um grupo monofilético derivado, contendo clados internos com diferentes suportes (Kritsky e Boeger, 2003). Conforme o modelo de Boeger *et al.* (2003), essas espécies dispersam devido a sua capacidade de realizar troca de hospedeiros e conseqüente habilidade de colonizar novas regiões biogeográficas. Essa capacidade está aparentemente associada a caracteres sinapomórficos (inovações chave), tais como: i) A perda da casca do ovo que proporcionou a permanência do embrião no útero, permitindo maior cuidado parental até o embrião alcançar um estágio jovem; ii) Perda do estágio de oncomiracídio livre, o que aumentou a taxa de sobrevivência dos jovens e a capacidade de infestação e; iii) Hiperviviparidade (inovação chave, ver Boeger *et al.*, 2003), que aumentou a taxa reprodutiva, na qual no útero de um mesmo “verme mãe” pode existir de 2-5 gerações de embriões, isso proporcionou o cuidado parental, aumentando a taxa de sobrevivência dos jovens e, conseqüentemente, a taxa de infestação.

A grande riqueza de espécies do clado vivíparo está vinculada principalmente a *Gyrodactylus*, com 409 espécies (Harris *et al.*, 2004). *Gyrodactylus* é um grupo parafilético (Kritsky e Boeger, 2003), cosmopolita e parasita uma variedade de hospedeiros (Bakke *et al.*, 2002). Por se tratar do grupo com a maior riqueza de espécies dentro da família e com ampla distribuição, desperta maior interesse quanto a validade de seu status filogenético. Alguns testes em relação a monofilia do gênero foram realizados baseados em dados moleculares e morfológicos. Utilizando ITS2 e 5.8S rDNA, Cable *et al.* (1999) e Harris e Cable (2000), sugerem que *Gyrodactylus* forma

um grupo natural. Esses resultados suportaram a divisão de *Gyrodactylus* em seis subgêneros, propostos por Malmberg (1964, 1970, 1998). Entretanto, esses estudos foram realizados com um limitado número de espécies da Região Paleártica (Eurásia) e não incluíram espécies de outros gêneros no grupo interno.

Kritsky e Boeger (2003), utilizando um número maior de espécies e de outras regiões biogeográficas demonstram que *Gyrodactylus* não forma um grupo monofilético, tanto por análises utilizando dados moleculares, como por análises morfológicas.

Os primeiros Gyrodactylidae descritos da Região Neotropical foram: *Gyrodactylus superbus* (Szidat, 1972) Popazoglo e Boeger, 2000, *Anacanthocotyle ancanthocotyle*, *Gyrodactylus neotropicalis* e *G. costaricensis* Kritsky e Fritts, 1970, de peixes de água doce da Costa Rica. Vários outros autores colaboraram para o conhecimento da diversidade de Gyrodactylidae na região Neotropical. Na América do Sul, as primeiras espécies de Gyrodactylidae foram descritas por An *et al.* (1991), que encontraram cinco espécies de *Gyrodactylus* em peixes do Peru.

Durante o desenvolvimento deste estudo, era esperado o registro de vários táxons novos e outros já descritos. Entretanto, somente quatro espécies de “*Gyrodactylus*” descritas anteriormente foram encontradas *G. anisopharynx*, *G. superbus* e *G. samirae* Popazoglo e Boeger, 2000 e *G. trairae* Boeger e Popazoglo, 1995 e uma espécie de parasita de *Mugil platanus*, *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000. Dezoito espécies vivíparas novas, incluindo dois novos gêneros, foram encontradas no presente estudo. Treze destas novas espécies pertencem a “*Gyrodactylus*” - quatro parasitos de Siluriformes (Callichthyidae, Loricariidae, Pimelodidae), quatro espécies de Characiformes (Characidae, Crenuchidae, Serrasalminidae), quatro espécies de Perciformes (Cichlidae, Mugilidae, Carangidae), uma espécie de Atheriniformes

(Atherinidae). Dois novos gêneros monotípicos de Gyrodactylidae parasitos de Gymnotiformes (Gymnotidae) são propostos e uma espécie de *Scleroductus*, parasita de Siluriformes (Pimelodidae), é descrita. Além dessas, duas novas espécies de *Polyclithrum* são descritas de *Mugil platanus* Günther, 1880. Aqui são feitos os primeiros registros de espécies de *Gyrodactylus* para hospedeiros Loricariidae e também de Gyrodactylidae parasitando hospedeiros Gymnotiformes.

A Parte I da tese, denominada de Seção Taxonômica, foi dividida em seis capítulos. Cada Capítulo contém a descrição de parasitos de determinadas ordens dos hospedeiros. Quando possível, foram agrupados parasitos de uma mesma ordem de hospedeiro. Esses foram organizados da seguinte maneira:

Capítulo I. *Diagnose e chave dos gêneros de Gyrodactylidae da Região Neotropical*. Nesse Capítulo são apresentados ao leitor as diagnoses e a chave de cada gênero de Gyrodactylidae Neotropical. Uma lista de espécies acompanha a diagnose de cada gênero. No final, a necessidade de obter literatura sobre termos em Língua Portuguesa gerou um glossário com os termos utilizados habitualmente na literatura de Gyrodactylidae. Todos os termos utilizados no glossário e nas diagnoses são ilustrados. Para teses e trabalhos, normalmente capítulos como esse são apresentados no final, aqui foi decidido ser o primeiro capítulo para que o leitor comece a conhecer o grupo para facilitar nos Capítulos seguintes que descrevem espécies de Gyrodactylidae.

Capítulo II. *Quatro novas espécies de Gyrodactylus Nordmann, 1832, (Gyrodactylidae) de Characiformes do Brasil*. Neste Capítulo são descritas quatro novas espécies de *Gyrodactylus* de Characiformes brasileiros. *Gyrodactylus* sp. n. 1 de *Astyanax* sp. (Characidae); duas espécies parasitando *Characidium* spp. (Crenuchidae), *Gyrodactylus* sp. n. 2 e *Gyrodactylus* sp. n. 3; e uma espécie parasita de *Serrasalmus rhombeus* (Serrasalminae), *Gyrodactylus* sp. n. 4.

Capítulo III. *Quatro novas espécies vivíparas de Gyrodactylidae de hospedeiros Siluriformes (Teleostei) da Região Neotropical.* Nesse capítulo, três novas espécies de *Gyrodactylus* são descritas. Duas espécies de Loricariidae (*Gyrodactylus* sp. n. 5 de *Kronichthys lacerta* (Nichols, 1919), e *Gyrodactylus* sp. n. 6 de *Pareioraphis parmula* Pereira, 2005) e uma espécie de Callichthyidae (*Gyrodactylus* sp. n. 7 de *Callichthys* sp). *Scleroductus* sp. n. 1 é descrita de *Pseudoplatystoma fasciatum* Linnaeus, 1766 (Pimelodidae).

Capítulo IV. *Proposta de dois novos gêneros de Gyrodactylidae vivíparos de peixes elétricos, Electrophorus electricus (Linnaeus, 1766) e Gymnotus carapo Linnaeus, 1758 (Gymnotidae, Gymnotiformes) e a redescrição de Mormyrogyrodactylus gemini Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003, de Marcusenius macrolepidotus (Peters, 1852) (Osteoglossiformes, Mormyridae).* Nesse capítulo, são propostos dois novos gêneros de Gyrodactylidae, parasitos de Gymnotidae (Gymnotiformes), Gênero n. A e Gênero n. B. Ambos os gêneros são monotípicos. Gênero n. A e sp. n. 1 é descrito da superfície corporal do poraquê Sul-americano, *Electrophorus electricus*, da região amazônica. Gênero n. B e sp. n. 1 é descrito de *Gymnotus carapo*, do sudeste brasileiro. Além destas duas novas espécies, *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 do “bulldog fish” africano, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes) é redescrito com base em espécimes tipos disponíveis.

Capítulo V. *Seis novas espécies de Gyrodactylus de Perciformes e Atheriniformes do sul do Brasil.* Neste Capítulo, cinco novas espécies de *Gyrodactylus* parasitas de Perciformes são descritas: *Gyrodactylus* sp. n. 8 e *Gyrodactylus* sp. n. 9 de *Cichlasoma* cf. *portalegrenses* (Cichlidae), *Gyrodactylus* sp. n. 12 de *Geophagus brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1824) (Cichlidae), *Gyrodactylus* sp. n. 11 de *Selene setapinnis* (Mitchill,

1815) (Carangidae) e *Gyrodactylus* sp. n. 13 de *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae), além de *Gyrodactylus* sp. n. 12 de *Atherinella brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1825) (Atherinopsidae, Atheriniformes).

Capítulo VI. *Redescricao de Polyclithrum boegeri Ernst, Whittington e Jones, 2000 e descricao de duas novas especies de Polyclithrum parasitos da "tainha" Mugil platanus Günther, 1880 (Perciformes, Mugilidae) do sul e sudeste do Brasil.* O Capítulo VI apresenta a descricao de duas especies novas de *Polyclithrum* e a redescricao de *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000, ambos parasitos de *M. platanus* (Mugilidae, Perciformes).

Literatura citada

- An, L., Jara, C. e Cone, D. K. 1991. Five species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea) from freshwater fishes of Peru. *Canadian Journal of Zoology* **69**:1199-1202.
- Bakke, T. A., Harris, P. D. e Cable, J. 2002. Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans. *International Journal for Parasitology* **32**: 281-308.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Belmont-Jégu, E. 1994. Neotropical Monogenoidea. 20. Two New Species of oviparous Gyrodactylidea (Polyonchoinea) from Loricariid Catfishes (Siluriformes) in Brazil and the Phylogenetic Status of Ooegyrodactylidae Harris, 1983. *Journal of Helminthology Society Washington* **61**:34-44.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Pie, M. R. 2003. Context of diversification of the viviparous Gyrodactylidae (Platyhelminthes, Monogenoidea). *Zoologica Scripta* **32**:437-448.
- Boeger, W. A., Vianna, R. T. e Thatcher, V. E.. 2006. *Monogenoidea*. Capítulo 3. In: Aquatic Biodiversity in Latin America. Vol. 1. Amazon fish parasites (Second

- edition), Vernon E. Thatcher. Eds. Joachim Adis, Jorge R. Arias, Guillermo Rueda-Delgado e Karl Matthias Wantzen. Pensoft Series Faunisticas. Sofia-Moscow.
- Cable, J., Harris, P. D., Tinsley, R. C. e Lazarus, C. M. 1999. Phylogenetics analysis of *Gyrodactylus* spp. (Platyhelminthes: Monogenea) using ribosomal DNA sequences. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1439-1449.
- Harris, P. D. e Cable, J. 2000. *Gyrodactylus poeciliae* n. sp. and *G. milleri* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae) from *Poecilia caucana* (Steindachner) in Venezuela. *Systematic Parasitology* **47**:79-85.
- Harris, P. D., Shinn, A. P., Cable, J. and Bakke, T. A. 2004. Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. *Systematic Parasitology* **59**: 1-27.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003. *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. In: Combes C, Jourdane J, editors. Taxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy. ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. Perpignan: p 37-58.
- Kritsky, D. C., Vianna, R. T. e Boeger, W. A. 2007. Neotropical Monogenoidea. 50. Oviparous gyrodactylids from loricariid and pimelodid catfishes, in Brazil with the proposal of *Phanerothecioides* g. n., *Onychogyrodactylus* g. n. and *Aglaiogyrodactylus* g. n. (Polyonchoinea: Gyrodactylidea). *Systematic Parasitology* **66**: 1-34.
- Malmberg, G. 1964. *Taxonomical and Ecological Problems in Gyrodactylus (Trematoda, Monogenea)*. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences. p.205-226.

Malmberg, G. 1970. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Arkiv för Zoologi* **23** (1-2): 1-235.

Malmberg, G. 1998. On the evolution within the family Gyrodactylidae (Monogenea). *International Journal for Parasitology* **28**: 1625-1635.

CAPÍTULO I

Diagnose e chave dos gêneros de Gyrodactylidae da Região Neotropical¹.

¹ Capítulo no formato da *Acta Zoologica*.

Espécies de Gyrodactylidae são ectoparasitos de peixes, crustáceos, anfíbios e lulas, e estão distribuídas em dois grandes grupos, ovíparas e vivíparas.

O grupo de espécies ovíparas possui 21 espécies distribuídas em 07 gêneros, parasitando Siluriformes das famílias Loricariidae e Pimelodidae. Atualmente são válidos os seguintes gêneros: *Aglaiogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (sete espécies); *Hyperopletes* Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994 (uma espécie); *Nothogyrodactylus* Kritsky e Boeger, 1991 (três espécies); *Onychogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (duas espécies); *Oogyrodactylus* Harris, 1983 (uma espécie); *Phanerothecioides* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 (uma espécie) e *Phanerothecium* Kritsky e Thatcher, 1977 (seis espécies).

Os girodactilídeos vivíparos formam o maior grupo, com cerca de 454 espécies, distribuídas em 25 gêneros: *Acanthoplacatus* Ernst, Jones e Whittington, 2001 (sete espécies); *Accessorius* Jara, An e Cone, 1991 (uma espécie); *Anacanthocotyle* Kritsky e Fritts, 1970 (uma espécie); *Archigyrodactylus* Mizelle e Kritsky, 1967 (três espécies); *Fundulotrema* Kritsky e Thatcher, 1977 (seis espécies); Gênero novo A sp. n. 1 (uma espécie) (Capítulo IV); Gênero n. B sp. n. 1 (uma espécie) (Capítulo IV); *Gyrdicotylus* Vercamen-Grandjean, 1960 (uma espécie); *Gyrodactyloides* Bychowsky e Polyanski, 1953 (cinco espécies); *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (409 espécies, ver Harris *et al.*, 2004); *Isancistrum* De Beauchamp, 1912 (duas espécies); *Laminiscus* Pálsson e Beverly-Burton, 1983 (duas espécies); *Macrogyrodactylus* Malmberg, 1956 (sete espécies); *Mormyroggyrodactylus* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 (uma espécie); *Paragyrodactylus* Szidat, 1973 (duas espécies); *Polyclithrum* Rogers, 1967 (cinco espécies); *Scleroductus* Jara e Cone, 1989 (duas espécies) e *Swingleus* Rogers, 1969 (duas espécies).

Na Região Neotropical foram descritas até o momento 44 espécies e oito morfotipos (pertencentes aos gêneros *Gyrodactylus* e *Scleroductus*) de girodactilídeos, distribuídos em 13 gêneros (sete com espécies ovíparas e seis com espécies vivíparas). Entretanto, a fauna de Monogenoidea na Região Neotropical ainda é considerada pouco conhecida. Dessa maneira, o número de novas descrições de espécies de Gyrodactylidae vem aumentando rapidamente (Boeger *et al.*, 2006).

Boeger *et al.* (2006) compilaram informações de Monogenoidea da Região Neotropical em uma chave e diagnose para os gêneros das famílias existentes nessa região, incluindo Gyrodactylidae. No entanto, naquele trabalho, foram incluídas somente espécies de água doce.

Nesse Capítulo, a proposta é completar as informações de Boeger *et al.* (2006) para Gyrodactylidae, através de uma chave e das diagnoses de gêneros que tenham espécies que ocorram na Região Neotropical. Os morfotipos de estudos anteriores e dessa tese foram adicionados à listagem de espécies no final da diagnose de cada gênero.

Contudo, embora seja um complemento de informações dos capítulos seguintes, sua principal função como primeiro capítulo da tese é de informar o leitor da diversidade e riqueza de Gyrodactylidae na Região Neotropical. Além disso, apresenta a terminologia utilizada para a morfologia das espécies da família e um glossário ilustrado.

Chave para os gêneros de Gyrodactylidae

A chave dicotômica que segue, abrange somente os gêneros de Gyrodactylidae que ocorrem na Região Neotropical. A diagnose das espécies depende do estudo das descrições originais ou nos capítulos existentes neste estudo. A chave foi preparada utilizando os programas DELTA Editor (Dallwitz, 1980) e KEY (Dallwitz, 1974).

- 1. Vitelária em forma de "H" 2
 - Vitelária em forma de "h", sem ramo dextro-anterior (Fig. 18)
..... *Phanerothecium*
 - Vitelária em "U" invertido, ramos anteriores ausentes 3
 - Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior..... 6

- 2(1). OCM sem espinhos; divertículo uterino presente (Fig. 5) *Aglaiogyrodactylus*
 - OCM com espinhos; divertículo uterino ausente (Figs. 10)..... *Nothogyrodactylus*

- 3(1). Raiz profunda da âncora conspícua 4
 - Raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua 5

- 4(3). Barras superficial e profunda, presentes (Fig. 3)..... *Oogyrodactylus*
 - Barras superficial e profunda, ausentes (Fig. 29) *Phanerothecioides*

- 5(3). OCM sem espinhos; peça acessória do OCM presente (Figs. 5, 19).....
..... *Onychogyrodactylus*
 - OCM com espinhos; peça acessória do OCM ausente (Fig. 10) *Hyperopletes*

6(1). Esclerito R1 ausente.....	7
- Esclerito R1 conectado a barra superficial	9
- Esclerito R1 conectado ao escudo (Fig. 49)	Gênero novo A
- Esclerito R1 livre da barra superficial e do escudo (Fig. 65).....	<i>Polyclithrum</i>
7(6). Âncoras presentes; cecos intestinais não-confluentes.....	8
- Âncoras ausentes; cecos intestinais confluentes (Fig. 42)	<i>Anacanthocotyle</i>
8(7). Dezesesseis ganchos (8 pares) distribuídos radialmente na margem do háptor; barra acessória anterior ausente (Fig. 57).....	<i>Gyrodactylus</i>
- Três pares de ganchos anteriores, cinco pares de ganchos na margem posterior do háptor; barra acessória anterior presente (Fig. 36).....	<i>Accessorius</i>
9(6). Raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; cecos intestinais não-confluentes; esclerotização na ponta da âncora ausente; expansão da raiz superficial da âncora, quilha superficial ausente (Fig. 68).....	<i>Scleroductus</i>
- Raiz profunda da âncora alongada; cecos intestinais confluentes; esclerotização na ponta da âncora presente; expansão da raiz superficial da âncora, quilha superficial presente (Figs. 52, 56).....	Gênero novo B

Glossário

Popazoglo (1997) e Boeger (2000) apresentam glossários, devido a falta de estudos referentes a taxonomia e morfologia de Monogenoidea em Língua Portuguesa. Esse glossário tem a finalidade de completar os glossários anteriores (Popazoglo, 1997; Boeger, 2000), utilizando-os também como fonte de consulta. Porém a maioria dos termos são baseados e compilados de trabalhos que originalmente foram escritos em Língua Inglesa e foram traduzidos de acordo com os termos de Mizelle e Kritsky (1967), Rogers (1967, 1969), Kritsky e Boeger (2003), Luus-Powell, *et al.* (2003), Kritsky *et al.* (2007) e Vianna *et al.* (no prelo a – b).

Estruturas da região cefálica

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Região cefálica	rc	Cephalic region	1	Região que se estende da extremidade anterior até o final da faringe .
Lobos cefálicos	lc	Cephalic lobes	1	Partes originárias da divisão da região cefálica , são duas proeminências que podem ser conspícuas ou discretas.
Sensilo cefálico	sc	Spike sensilla	1, 9	Estrutura multiciliada na extremidade do lobo cefálico , espiniformes, conectada ao sistema nervoso, com função químico- e mecano-receptora.
Órgãos da cabeça	oc	Head organs	1	Conjunto de células nervosas, com a extremidade de órgãos do sistema nervoso.
Faringe	bulbo distal (bdf) bulbo proximal (bpf)	Pharynx	2	Estrutura composta de dois bulbos; bulbo distal muscular podendo conter projeções digitiformes eversíveis, bulbo proximal glandular, geralmente maior.

Estruturas do tronco e pedúnculo

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Tronco	tr	trunk	1	Região entre a faringe e o início do pedúnculo , próximo ao final dos folículos da vitelária .
Pedúnculo	ped	Peduncle	1	Região entendida entre o final dos folículos da vitelária até a conexão com o háptor .
Cecos intestinais	ci	Intestinal caeca	27, 45	Com início no bulbo faringeal proximal (glandular) e estendendo-se bilateralmente ao útero, até próximo ou ultrapassar as gônadas. Em Gyrodactylidae podem ser confluentes ou não.
Vesícula seminal	vs	Seminal vesicle	5, 10, 19, 53, 77, 78	Bolsas com paredes musculares que armazenam esperma. As espécies ovíparas possuem duas vesículas e espécies vivíparas possuem geralmente uma vesícula seminal.
Reservatório prostático		Prostatic reservoirs	77, 78	Lúmem da bolsa do órgão copulatório muscular (OCM) em espécies ovíparas e lúmem em torno do ducto espermático que entra no bulbo do OCM, em espécies vivíparas.
Testículo	t	Testis	27, 45, 51	Em girodactilídeos ovíparos (protândricos) ocorrem nos jovens, estrutura arredondada, bem volumosa e em espécies vivíparas ocorre abaixo do útero, pode ser ovalado, arredondado e sempre próximo ao germário ; desenvolve depois do aparelho reprodutor feminino.
Receptáculo seminal	rs	Seminal receptacle	9, 45	Estrutura que armazena o esperma, localizada dentro do testículo .
Germário	ge	germarium	1, 9, 45, 51	Modificação do ovário primitivo, separado em duas porções: a vitelária e o germário que produz óvulos desprovidos de vitelo no citoplasma.
Vitelária	v (folículo da vitelária - fv)	Vitelaria	1, 9, 45, 51	Especializada na produção de células vitelínicas (que apresentam ovócitos abortivos com vitelo), que irão nutrir o embrião durante o desenvolvimento dentro do ovo. Em espécies ovíparas ocorrem distribuídas em forma de “H”, “h” (sem ramo dextro-anterior), “U” invertido e em espécies vivíparas reduzida no tronco posterior.

Estruturas do tronco e pedúnculo (continuação)

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Órgão copulatório masculino	OCM	MCO (Male copulatory organ)	5, 9, 10, 19, 24, 30, 32, 38, 43, 46, 48, 53, 55, 59, 63, 70, 71, 77, 78	Em grupos ovíparos pode ser muscular ou esclerotizado, envolvido por uma bolsa muscular ou livre, armado com múltiplas fileiras de espinhos ou desarmado, eversível ou não (quando muscular). Na cópula de espécies ovíparas é inserido no poro uterino. Em espécies vivíparas é bulboso, sempre armado com um grande espinho e uma, duas ou mais fileiras de espineletes . Participa da cópula, porém com cópula por impregnação dérmica (perfura a parede do corpo do parceiro). As denominações cirro e pênis não são mais utilizadas devido a dificuldade de estabelecer homologia entre as estruturas.
Espinho do OCM	ep	Spine	10, 43, 48,	Em espécies ovíparas e de <i>Mormyrogyrodactylus</i> possuem base alargada e ponta fina, ocorrem em várias fileiras. Nas espécies vivíparas ocorre um espinho maior que os demais, único, geralmente com uma base grande.
Espineletes	es	Spinelets	43	Espinhas que ocorrem no OCM de espécies vivíparas, menores que o espinho com base grande, podem ocorrer em uma ou duas fileiras. Apesar de menores que o espinho, possuem base arredondada ou truncada e são maiores que os espinhos das espécies ovíparas.
Bolsa do OCM	bo	Copulatory sac, MCO sac	5, 10, 19, 77, 78	Estrutura muscular, com parede fina ou grossa, em forma de saco que contém o OCM ou em espécies de <i>Aglaioogyrodactylus</i> , com a peça acessória .
Peça acessória do OCM	pa	Accessory piece of the MCO	5, 6, 7, 8, 14, 20	Estrutura que ocorre em espécies ovíparas, tem função de guia do OCM , ou de manter as paredes do saco do OCM separadas (quando dentro da bolsa do OCM).
Bolsa da peça acessória	bpa	Accessory piece of pouch	19, 20	Bolsa muscular observada em espécies de <i>Onychogyrodactylus</i> , que contém a peça acessória espiniforme, sem ramificação.
Útero	u	Uterus	5, 45	Bolsa com parede muscular que nas espécies ovíparas contém o(s) ovo(s), nas espécies vivíparas contém os embriões.
Divertículo uterino	du	Uterine diverticulum, Surface pit of tegument	5	Pequena dobra do tegumento do poro uterino, aparentemente servindo como um receptáculo para a peça acessória durante a cópula. Só ocorre em espécies de <i>Aglaioogyrodactylus</i> .
Capa de cimento do filamento do ovo	cc	- Cement cap - Cement drop - Adhesive droplet	1	Goticula de cimento na extremidade do filamento do ovo que permite que o verme-mãe deposite (fixe) o ovo em substrato rígido. Ocorre em Polyonchoinea, e podem ser encontradas várias gotas, ou uma, como em Gyrodactylidae.

Estruturas do háptor

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Háptor	hap	Haptor	1	Estrutura posterior associada à fixação, muscular, contém ventosas e escleritos de fixação.
Âncora		Anchor	15, 41, 50, 52	Esclerito haptoral com associado à fixação do parasito ao hospedeiro. Em Gyrodactylidae as âncoras ocorrem em um par ventral. Em outros Monogenoidea podem existir 2 pares ventrais ou dorsais.
Raiz superficial	rs	Superficial root	15, 28	Extremidade oposta da ponta da âncora, pode ser alongada, curta, truncada, com dobra e pode conter escleritos acessórios associados.
Dobra da raiz superficial		Fold	28	Dobra existente na extremidade da raiz superficial .
Quilha da raiz superficial	qrs	Keel of the superficial root	50, 52	Extensão esclerotizada muito delgada que aumenta a largura da raiz superficial.
Base		base	15	Conjunto das raízes superficial e profunda .
Lâmina	lm	shaft	15	Região da âncora entre a base e a ponta .
Raiz profunda - conspicua (28)	rp	Deep root - conspicuous	15, 28, 50	Localizada na face ventral da âncora ; pode ser encontrada como raiz profunda conspicua: que se projeta além do limite da face dorsal da âncora; a raiz profunda tipo botão é um nódulo, que pode ser projetado discretamente; e a raiz profunda alongada é aquela que possui um comprimento, no mínimo, quatro vezes maior do que a largura.
- tipo botão (15)		- knob		
- alongada (50)		- elongate		
Ponta da âncora	p	Point	15, 28	Extremidade em forma de gancho, afilada; próximo da margem distal do háptor .
Esclerito acessório	ea	Accessory sclerite	50, 52	Esclerito associado a extremidade distal da raiz superficial .
Barra		Bar	3, 40, 49, 56, 61, 65,73	Esclerito haptoral geralmente articulado com a âncora .
Barra superficial	bs	Superficial bar	3, 40, 49, 56, 61, 65,73	Esclerito na face ventral da âncora e pode estar articulada com dobras existentes na âncora .
Barra profunda	bp	Deep bar	3, 56, 61 65,73	Esclerito na face dorsal da âncora e está conectada a raiz profunda da âncora .
Projeção antero-lateral da barra superficial	pbs	Anterolateral projection of the superficial bar	40, 49, 61	Projeções nas extremidades anteriores e laterais da barra superficial , podem ser cilíndricas ou espatuladas.
Escudo tipo placa	e	Shield plate-like	40, 49, 61, 73	Expansão esclerotizada conectada a porção distal da barra superficial em forma de placa, pode conter sulcos.

Estruturas do háptor (continuação)

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Escudo tipo fita		Shield thread-like	65	Expansão esclerotizada conectada a porção distal da barra superficial em forma de fita, como uma projeção mediana posterior alongada, pode conter finas expansões esclerotizadas laterais.
Projeção antero-mediana da barra superficial	pam	AMP (anteromedian projection of the superficial bar)	56, 73	Extensão esclerotizada da barra superficial , que pode possuir engrossamentos observados em espécies de <i>Acanthoplacatus</i> , <i>Mormyrogyrodactylus</i> , Gênero n. B sp. n. 1 e <i>Polyclithrum</i> sp. n. 1
Esclerito R1	r1	R1 sclerite	49, 56, 65, 68, 73	Peça esclerotizada que ocorre aos pares e entre as âncoras . Quando livre do escudo e da barra superficial geralmente possui uma forma cilíndrica, porém quando é encontrado conectado ao escudo , apresenta-se como um engrossamento do escudo e contém grande quantidade de sulcos.
Esclerito R2	r2	R2 sclerite	65, 73	Estruturas esclerotizadas que ocorrem aos pares, entre as âncoras e na região distal do háptor . Quando livre do escudo apresenta a extremidade distal achatada. Quando ligado ao escudo é encontrado de duas formas, como um engrossamento sulcado e como uma única estrutura triangular na porção distal do escudo .
Barras acessórias	ba (ba1, ba2...)	Accessory bars	65, 72, 73	São consideradas barras acessórias anteriores todas as barras onde grande parte dessa estrutura está acima ou próxima da raiz superficial da âncora e barra acessória lateral é aquela estrutura que está posicionada ou contenha sua maior parte no nível da barra superficial. Podem ter forma de placas, cilíndricas ou de estruturas compostas como em espécies de <i>Polyclithrum</i> .
Costelas	c	Ribs	65, 74	Escleritos que possuem a forma achatada como “costelas” (origem do nome) e podem ocorrer individualizadas ou fundidas, sempre bilaterais as âncoras, nas margens do háptor.
Almofadas	a (almofada lateral - al; almofada anterior - aa)	Pads	56, 73	Estruturas provavelmente composta de tecido conectivo. Possuem forma similar às barras acessórias, porém não coram de vermelho com tricrômico de Gomori e possuem textura diferenciada, mostrando certa estriação em algumas regiões.

Estruturas do háptor (continuação)

Termo em Português	Sigla	Termo em Inglês	Figuras	Definição
Barra peduncular	bp	Peduncular bar	72, 74, 75	Estrutura esclerotizada ou parcialmente celular, localizada no pedúnculo, para auxiliar na fixação do animal ou proteção do pedúnculo, contra raiz superficial da âncora.
Gancho		Hook	4, 11, 16, 21, 25, 29, 33, 39, 44, 47, 54	Escleritos articuláveis na junção das suas porções distal (hooklet) e proximal (haste), encontrados em Gyrodactylidae, com exceção de Udonellidae e Anoplodiscidae.
Cabeça do gancho	cg	Hooklet	4	Porção distal do gancho, articulada com a haste do gancho.
Ponta	pt	Point	44	Extremidade afilada da lâmina do gancho, que tem função associada à fixação do parasito no hospedeiro.
Lâmina	la	Shaft	44	Estrutura entre a base do gancho e a ponta, pode ser reta ou inclinada, larga ou estreita.
Bico	b	Toe	44	Uma das estrutura que formam a base do gancho, extremidade quase sempre alinhada com a ponta do gancho, pode ser truncada, arredondada ou afilada.
Calcanhar	ca	Heel	44	Outra parte que forma a base do gancho, oposta ao bico. Pode ser truncada, convexa e com pequenas projeções.
Plataforma	pl	Shelf	44	Parte superior do bico. Geralmente é inclinada, mas pode ser côncava, convexa ou reta.
Haste do gancho	hg	Shank	44	Haste que fixa o gancho na musculatura da projeção digitiforme onde o gancho é encontrado.
Quilha da haste do gancho	qh	Keel of shank of the hook	16, 33	Extensão mediana esclerotizada, muito delgada, na haste do gancho. Encontrada em espécies ovíparas como de <i>Nothogyrodactylus</i> , <i>Phanerothecium</i> e <i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i> .
Filamento do gancho	Fh	Fhloop (filament hook loop)	44	Filamento conectado a ponta do gancho formando uma alça para fixação de músculo que movimenta o gancho. Muito delgada, de difícil observação.

Diagnose dos gêneros de Gyrodactylidae

Nos últimos anos, o conhecimento sobre a diversidade e riqueza de Gyrodactylidae da Região Neotropical tem aumentado. Novos gêneros ovíparos e vivíparos têm sido propostos por Kritsky *et al.* (2007) e Vianna *et al.* (no prelo), respectivamente. As diagnoses, lista de espécies e morfotipos de cada gênero são apresentadas. As descrições foram preparadas com o programa DELTA Editor (Dallwitz, 1980). As espécies de hospeiros *Hypostomus* sp. 7 e sp. 9 foram identificadas por Paulo Lucinda do NEAMB (Núcleo de Estudos Ambientais da UFT). O restante das espécies hospedeiras foram identificadas por Roberto Reis, Carlos Lucena, Vinicius Bertaco e Edson Pererira (MCT-PUCRS).

Gyrodactylidae

Ovíparos ou vivíparos. Protândrico ou protogínico. Presença de sensilo cefálico. Ausência de olhos. Faringe com duas sub-unidades bulbosas, a distal freqüentemente com projeções digitiformes. Cecos confluentes ou não confluentes. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular alongado ou bulboso, ou esclerotizado; espinhos do OCM presentes ou ausentes; peça acessória do OCM presente ou ausente. Germário usualmente ovalado, câmara de fertilização interna presente. Dezesesseis ganchos marginais, distribuídos radialmente ou em dois grupamentos; um par de âncoras ventrais presentes ou ausentes; com raiz superficial longa, com ou sem quilha e raiz profunda tipo botão ou alongada. Âncoras e barras dorsais ausentes; barra profunda, quando as âncoras ventrais estão presentes. A barra profunda está associada com a raiz profunda da âncora.

Gêneros Ovíparos

***Aglaiogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) esclerotizado ou muscular, sem espinhos; bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM presente; bolsa da peça acessória ausente. Útero com um ovo somente. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em forma de "h", sem o ramo dextro-ventral. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente ou presente (*A. coneii*). Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente ou presente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino presente. Parasita de superfície corporal de Loricariidae (Siluriformes).

A. coneii Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Pareioraphis parmula*.

A. forficulatus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Kronichthys lacerta* (Espécie tipo)
(Figs. 1-8)

A. forficuloides Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Schizolecis guntheri*.

A. guttus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Pseudotothyris obtusa*.

A. pedunculatus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Hisonotus notatus*.

A. ctenistus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Pareioraphis parmula*.

A. salebrosus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Pareioraphis parmula*.

***Hyperopletes* Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino

(OCM) muscular, com espinhos; bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Útero com um ovo somente. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em "U" invertido, ramos anteriores ausentes. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita de superfície corporal de Loricariidae (Siluriformes).

Espécie tipo e única espécie: *Hyperopletes malmbergi* Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994 de *Rineloricaria* sp. (Figs. 9-12).

***Nothogyrodactylus* Kritsky e Boeger, 1991**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos, bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Útero com um ovo somente. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em forma de "h", sem ramo dextro-ventral. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita da superfície corporal de Loricariidae (Siluriformes).

N. amazonicus Kritsky e Boeger, 1991 de *Ancistrus* sp.

N. clavatus Kritsky e Boeger, 1991 de *Ancistrus* sp.

N. plaesiophallus Kritsky e Boeger, 1991 de *Ancistrus* sp. (Espécie tipo) (Figs. 13-17)

***Onychogyrodactylus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos, bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória presente. Útero com um ovo somente. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em "U" invertido, ramos anteriores ausentes. Âncoras presente; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita da superfície corporal de Loricariidae (Siluriformes).

O. delorrhypidius Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Ancistrus multispinnis*.

O. sudis Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Ancistrus multispinnis* (Espécie tipo) (Figs. 18-22).

***Oogyrodactylus* Harris, 1983**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; sem espinhos; bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Útero somente com um ovo. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em "U" invertido, ramos anteriores ausentes. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora conspícua. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal

ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita da superfície corporal de Pimelodidae (Siluriformes).

Espécie tipo e única espécie: *Oogyrodactylus farlowellae* Harris, 1983 de *Farlowella amazonum* (Figs. 23-26)

***Phanerothecioides* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; sem espinhos; bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM e bolsa da peça acessória ausente. Útero com um ovo somente. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em "U" invertido, ramos anteriores ausentes. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora conspícua. Barras superficial e profunda, ausentes. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita da superfície corporal de Loricariidae (Siluriformes).

Espécie tipo e única espécie: *Phanerothecioides agostinhoi* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Hypostomus* sp. 5, sp. 7 e sp. 9 (Figs. 27-30).

***Phanerothecium* Kritsky e Thatcher, 1977**

Ovíparo, protândrico. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM sacular, com parede fina; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Útero com mais de dois ovos. Glândula de Mehlis conspícua, massiva. Vitelária em forma de "h", sem ramo dextro-anterior. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Processo

antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente ou presente. Cecos intestinais não-confluentes. Divertículo uterino ausente. Parasita da superfície corporal de Loricariidae e Pimelodidae (Siluriformes).

P. caballeroi Kritsky e Thatcher, 1977 de *Cephalosilurus zungaro* (Espécie tipo) (Figs. 31-35).

P. deiropedus Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Hypostomus* sp.

P. harrisi Kritsky e Boeger, 1991 de *Plecostomus plecostomus*.

P. spinatus Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994 de *Hypostomus punctatus*.

P. spinatoides Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Hypostomus* sp. 7 e sp. 9.

P. spinulatum Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 de *Hypostomus* sp.

Gêneros Vivíparos

***Accessorius* Jara, An e Cone, 1991**

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; quilha da raiz superficial da âncora ausente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial tipo placa. Esclerito R1 e R2 ausentes. Processo antero-lateral da barra superficial ausente. Esclerito tubular presente no háptor. Três pares de ganchos bilateralmente distribuídos nos lobos anteriores, cinco pares na margem posterior do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-

confluentes. Barra acessória anterior presente; barra acessória lateral ausente. Parasita da superfície corporal de Characidae (Characiformes).

Espécie tipo e única espécie: *Accessorius peruensis* Jara, An e Cone 1991 de *Lebiasina bimaculata* (Figs. 36-41).

***Anacanthocotyle* Kritsky e Fritts, 1970**

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras ausentes. Esclerito tipo costela no háptor ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais confluentes. Barras acessórias anterior e lateral ausente. Parasita da superfície corporal de Characidae (Characiformes).

Espécie tipo e única espécie: *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky e Fritts, 1970 de *Astyanax fasciatus* (Figs. 42-44).

Gênero novo A Vianna, Boeger e Dove, no prelo

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora alongada; esclerotização na ponta da âncora presente; quilha da raiz superficial da âncora presente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial tipo placa. Esclerito R1 conectado ao escudo; esclerito R2 ausente. Processo antero-lateral da barra superficial presente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal

ausente. Esclerito tipo costela do háptor ausente. Quatro pares de ganchos em cada lobo lateral anterior, o restante dos quatro pares, na margem posterior do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Barras acessórias anterior e lateral ausente. Parasita da superfície corporal de Gymnotidae (Gymnotiformes).

Espécie tipo e única espécie: Gênero novo A *et sp. n. 1* Vianna, Boeger e Dove, no prelo (Capítulo IV) de *Electrophorus electricus* (Figs. 45-50).

Gênero novo B Vianna, Boeger e Silva-Souza, no prelo

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora alongada; esclerotização na ponta da âncora presente; quilha da raiz superficial da âncora presente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Esclerito R1 conectado a barra superficial; esclerito R2 ausente. Projeção antero-mediana sobre a barra dorsal presente. Esclerito tipo costela do háptor ausente. Cinco pares de ganchos em cada lobo lateral anterior, 3 pares na margem posterior do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais confluentes. Barra acessória anterior presente; barra acessória lateral ausente. Parasita da superfície corporal de Gymnotidae (Gymnotiformes).

Espécie tipo e única espécie: Gênero novo B *et sp. n. 1* Vianna, Boeger e Silva-Souza, no prelo (Capítulo IV) de *Gymnotus carapo* (Figs. 51-56).

***Gyrodactylus* Nordmann, 1832**

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Um par de âncoras ventrais presente; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; quilha da raiz superficial da âncora ausente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial tipo placa, ou espatulado, quando presente. Esclerito R1 e R2 ausentes. Processo antero-lateral da barra superficial ausente ou presente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Esclerito tipo costela do háptor ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Barras acessórias anterior e lateral ausente. Nos Neotrópicos parasita a superfície corporal de Characidae, Crenuchidae, Erythrinidae, Curimatidae, Serrasalminae (Characiformes); Pimelodidae, Loricariidae, Callichthyidae (Siluriformes), Mugilidae, Carangidae, Cichlidae (Perciformes), Atherinopsidae (Atheriniformes); Poecilidae (Cyprinodontiformes)

Gyrodactylus bimaculatus An, Jara e Cone, 1991 *Lebiasina bimaculata*.

G. bullatarudis Kritsky e Fritts, 1970 de *Poecilia sphenops*, *Poecilia reticulata*.

G. costaricensis Kritsky e Fritts, 1970 de *Poecilia sphenops*.

G. curemae Conroy e Conroy, 1985 de *Mugil curema*.

G. gemini Ferraz, Shinn e Sommerville, 1994 de *Semaprochilodus taeniurus*.

G. geophagensis Boeger e Popazoglo, 1995 de *Geophagus brasiliensis* (Figs. 57-61).

G. lebiasinus An, Jara e Cone, 1991 de *Lebiasina bimaculata*.

G. milleri Harris e Cable, 2000 de *Poecilia caucana*.

G. neotropicalis Kritsky e Fritts, 1970 de *Astyanax fasciatus*; Mendonza-Franco, Scholz, Viva-Rodriguez, Vargas-Vásques, 1999 de *Astyanax fasciatus*.

G. pictae Cable, van Oosterhout, Banson e Harris, 2005 de *Poecilia picta*.
G. pimelodellus An, Jara e Cone, 1991 de *Pimelodella yuncensis*.
G. poeciliae Harris e Cable, 2000 de *Poecilia caucana*.
G. samirae Popazoglo e Boeger, 2000 de *Corydoras erhardtii*, *Corydoras paleatus*.
G. slendrus An, Jara e Cone, 1991 de *Lebiasina bimaculata*.
G. superbus Popazoglo e Boeger, 2000 de *Corydoras paleatus*, *Corydoras erhardtii*.
G. trairae Boeger e Popazoglo, 1995 de *Hoplias malabaricus*.
G. turnbulli Harris, 1986 de *Poecilia reticulata*.

Morfotipos

Gyrodactylus sp. 1 Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo, Scholz, Mendanza-Franco, 2001 de *Cichlasoma helleri*, *C. meeki*, *Herichthys geddesi*

Gyrodactylus sp. 2 Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo, Scholz, Mendanza-Franco, 2001 de *Cichlasoma managuense*.

Gyrodactylus sp. 3 Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo, Scholz, Mendanza-Franco, 2001 de *Cichlasoma aureum*.

Gyrodactylus sp. Mendanza-Franco, Scholz, Viva-Rodriguez, Vargas-Vásques, 1999 de *Gambusia yucatana*.

Gyrodactylus sp. n. 1, neste estudo, Capítulo II de *Astyanax* sp.

Gyrodactylus sp. n. 2, neste estudo, Capítulo II de *Characidium* sp.

Gyrodactylus sp. n. 3, neste estudo, Capítulo II *Characidium* sp.

Gyrodactylus sp. n. 4, neste estudo, Capítulo II de *Serrasalmus rhombeus*.

Gyrodactylus sp. n. 5, neste estudo, Capítulo III de *Kronichthys lacerta*.

Gyrodactylus sp. n. 6, neste estudo, Capítulo III de *Pareioraphis parmula*.

Gyrodactylus sp. n. 7, neste estudo, Capítulo III de *Callichthys* sp.

Gyrodactylus sp. n. 8, neste estudo, Capítulo V de *Cichlasoma portalegrensis*.

Gyrodactylus sp. n. 9, neste estudo, Capítulo V de *Cichlasoma facetum*.

Gyrodactylus sp. n. 10, neste estudo, Capítulo V de *Geophagus brasiliensis*.

Gyrodactylus sp. n. 11, neste estudo, Capítulo V de *Selene setapinnis*.

Gyrodactylus sp. n. 12, neste estudo, Capítulo V de *Atherinella brasiliensis*.

Gyrodactylus sp. n. 13, neste estudo, Capítulo V de *Mugil platanus*.

***Polyclithrum* Rogers, 1967**

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, conspícua; esclerotização na ponta da âncora presente; quilha da raiz superficial da âncora ausente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial tipo fita. Esclerito R1 livre da barra superficial e do escudo; esclerito R2 livre do escudo. Processo antero-lateral da barra superficial ausente ou presente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente ou presente. Esclerito tipo costela do háptor presente. Quatro pares de ganchos anteriores, distribuídos em lobos anteriores bilaterais, quatro pares na margem posterior do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Barra acessória anterior presente; barra acessória lateral presente. Parasita da superfície corporal e brânquias de Mugilidae (Perciformes).

Polyclithrum boegeri Ernst, Witthington e Jones, 2001 de *Mugil platanus* (Figs. 62-65).

Polyclithrum sp. n. 1, Capítulo VI de *Mugil platanus*.

Polyclithrum sp. n. 2, Capítulo VI de *Mugil platanus*.

***Scleroductus* Jara e Cone, 1989**

Vivípara, protogínica. Sensilo cefálico presente. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; com espinhos; bolsa do OCM bulboso; peça acessória do OCM ausente; bolsa da peça acessória ausente. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior. Barra peduncular ausente. Âncoras presentes; raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; quilha da raiz superficial da âncora ausente. Barras superficial e profunda, presentes. Escudo da barra superficial ausente. Esclerito R1 conectado a barra superficial; esclerito R2 ausente. Processo antero-lateral da barra superficial ausente; projeção antero-mediana sobre a barra dorsal ausente. Esclerito tipo costela no háptor ausente. Ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor; quilha na haste do gancho ausente. Cecos intestinais não-confluentes. Barras acessórias anterior e lateral ausente. Parasita da superfície corporal de Pimelodidae, Heptapteridae e Auchenipteridae (Siluriformes).

Espécie tipo e única espécie: *Scleroductus yuncensi* Jara e Cone, 1989 de *Pimelodella yuncensis*.

Morfotipos

Scleroductus sp. Kritsky, Boeger e Popazoglo, 1995 de *Glanidium melanopterum*.

Scleroductus sp. Kritsky, Boeger e Popazoglo, 1995 de *Parauchenipterus striatulus*.

Scleroductus sp. Kritsky, Boeger e Popazoglo, 1995 de *Pimelodella* sp.

Scleroductus sp. Kritsky, Boeger e Popazoglo, 1995 de *Rhamdia quelen*.

Scleroductus sp. n. 1, neste estudo, Capítulo III de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Figs. 66-71).

Literatura citada

- Boeger, W. A. 2000. Filogenia morfológica e molecular de Monogenoidea (Platyhelminthes) e revisão da classificação filogenética da Classe. Tese para concurso de Professor titular. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná. p. 134.
- Boeger, W. A., Vianna, R. T. e Thatcher, V. E. 2006. *Monogenoidea*. Capítulo 3. In: Aquatic Biodiversity in Latin America. Vol. 1. Amazon fish parasites (Second edition), Vernon E. Thatcher. Eds. Joachim Adis, Jorge R. Arias, Guillermo Rueda-Delgado e Karl Matthias Wantzen. Pensoft Series Faunisticas. Sofia-Moscow. p. 42-116.
- Dallwitz, M.J. 1974. A flexible computer program for generating identification keys. *Systematic Zoology* **23**: 50-57.
- Dallwitz, M.J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* **29**: 41-46.
- Kritsky, D. C., Vianna, R. T. e Boeger, W. A. 2007. Neotropical Monogenoidea. 50. Oviparous gyrodactylids from loriciariid and pimelodid catfishes, in Brazil with the proposal of *Phanerothecioides* g. n., *Onychogyrodactylus* g. n. and *Aglaioogyrodactylus* g.n. (Polyonchoinea: Gyrodactylidea). *Systematic Parasitology* **87**: 1-34.
- Harris, P.D.; Shinn, A.P.; Bakke, T.A. 2004. Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. *Systematic Parasitology* **59**: 1-27.
- Luus-Powell, Mashego e Khalil. 2003. *Mormyrogyrodactylus gemini* gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae), a new gyrodactylid from *Macusenius macrolepidotus* (Mormyridae) from South Africa. *Folia Parasitologica* **50**: 49-55.

- Mizelle, R. e Kritsky, D. C. 1967. Studies on Monogenetic Trematodes. XXXIII. New species of *Gyrodactylus* and a key to the North American species. Trans. Amer. Microsc. Soc. **86**: 390-401.
- Popazoglo, F. 1997. Monogenoidea (Platyhelminthes) de *Corydoras* spp. (Siluriformes, Callichthyidae) e avaliação da sua utilidade na discriminação de espécies simpátricas de seus hospedeiros. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná. p. 48-52.
- Rogers, W. 1967. *Polyclithrum mugilini* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae: Polyclithrinae subfam. n.) from *Mugil cephalus* L. Journal of Parasitology **53**: 274-276.
- Rogers, W. 1969. *Swingleus Polyclithroides* Gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae) from *Fundulus Grandis* Baird and Girard. Tulane Studies in Zoology and Botany **16**: 22-25.
- Vianna, Boeger e Silva-Souza. no prelo b. Neotropical Monogenoidea. 52. *Diechodactylus joaberi* n. gen., n. sp. from the Banded Knifefish (“Tuvira”), *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Gymnotiformes), from Southeast Brazil. Systematic Parasitology.
- Vianna, R.T., Boeger, W.A. e Dove, A.D.M. No prelo a. Neotropical Monogenoidea. 51. *Scutalatus magniancoratus* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae) from the South-American electric eel, *electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), and redescription of *Mormyrogyrodactylus gemini* from the African bulldog, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes). *Acta Zoologica*. **87**.

Legendas

Figura 1-8. *Aglaiogyrodactylus forficulatus*. 1. corpo inteiro, rc. região cefálica, tr. tronco, ped. pedúnculo, hap. háptor, sc. sensilo cefálico, oc. órgão da cabeça, lc. lobo cefálico, bdt. bulbo distal da faringe, bpf. bulbo proximal da faringe, gc. glândula cefálica, pa. peça acessória, pg. poro genital, fv. folículo da vitelária, o. ovo, cc. capa de cimento do filamento do ovo, gm. glândula de Mehlis, ge. germário; 2. complexo de âncoras-barras; 3. complexo de âncoras-barras de *A. coneii*, bp. barra profunda, bs. barra superficial; 4. gancho, cg. cabeça do gancho, hg. haste do gancho, fh. FHloop; 5. complexo do OCM, pg. poro genital, du. divertículo uterino, u. útero, vs. vesícula seminal, pa. peça acessória, bo. bolsa do OCM, ocm. órgão copulatório masculino; 6. peça acessória do OCM de *A. forficulatus*; 7. peça acessória do OCM de *A. coneii*; 8. peça acessória do OCM de *A. ctenistus*.

Figura 9-12. *Hyperopletes malmbergi*. 9. corpo inteiro, sc. sensilo cefálico, ocm. órgão copulatório masculino, vs. vesícula seminal, gm. glândula de Mehlis, rs. receptáculo seminal, ge. Germário, fv. folículo da vitelária; 10. OCM, ocm. órgão copulatório masculino, bo. bolsa do ocm, vs. vesícula seminal, ep. espinho; 11. gancho; 12. complexo de âncoras-barras.

Figura 13-17. *Nothogyrodactylus plaesiophallus*. 13. corpo inteiro; 14. peça acessória do OCM; 15. âncora, ers. extremidade da raiz superficial, rs. raiz superficial, rp. raiz profunda, lm. lâmina, p. ponta; 16. gancho; 17. complexo de âncoras-barras.

Figura 18-22. *Onychogyrodactylus sudis*. 18. corpo inteiro; 19. OCM, bpa. bolsa da peça acessória, vs. vesícula seminal, ocm. órgão copulatório masculino, bo. bolsa da peça acessória; 20. bolsa da peça acessória (bpa), pa. peça acessória; 21. gancho; 22. complexo de âncoras-barras.

Figura 23-26. *Oogyrodactylus farlowellae*. 23. corpo inteiro; 24. OCM; 25. gancho; 26. âncora.

Figura 27-30. *Phanerothecioides agostinhoi*. 27. corpo inteiro, ci. ceco intestinal, t. testículo; 28. âncora, rp. raiz profunda da âncora, rs. raiz superficial da âncora, da. dobra da âncora, lm. lâmina, p. ponta da âncora; 29. háptor; 30. OCM.

Figura 31-35. *Phanerothecium caballeroi*. 31. corpo inteiro; 32. OCM; 33. gancho, qh. quilha da haste do gancho; 34. âncora; 35. complexo de âncoras-barras.

Figura 36-41. *Accessorius peruensis*. 36. corpo inteiro; 37. esclerito tubular; 38. bulbo do OCM; 39. gancho; 40. complexo de barra superficial-escudo, bs. barra superficial, e. escudo; 41. âncora.

Figura 42-44. *Anacanthocotyle anacanthocotyle*. 42. corpo inteiro; 43. bulbo do OCM, ep. espinho, es. espineletes; 44. gancho, pt. ponta, b. bico, pl. plataforma, la. lâmina, ca. calcanhar, hg. haste do gancho, fh. FHloop;

Figura 45-50. Gênero n. A sp. n. 1. 45. corpo inteiro, ci. ceco intestinal, u. útero, ge. germário, rc. receptáculo seminal, t. testículo, fv. folículo da vitelária, lah. lobo anterior do háptor, mph. margem posterior do háptor; 46. complexo do OCM; 47. gancho; 48. bulbo do OCM; 49. complexo de barra superficial-escudo, bs. barra superficial, pbs.

projeção da barra superficial, r1. esclerito r1, e. escudo; 50. âncora, ea. esclerito acessório na extremidade da raiz superficial da âncora, qrs. quilha da raiz superficial da âncora.

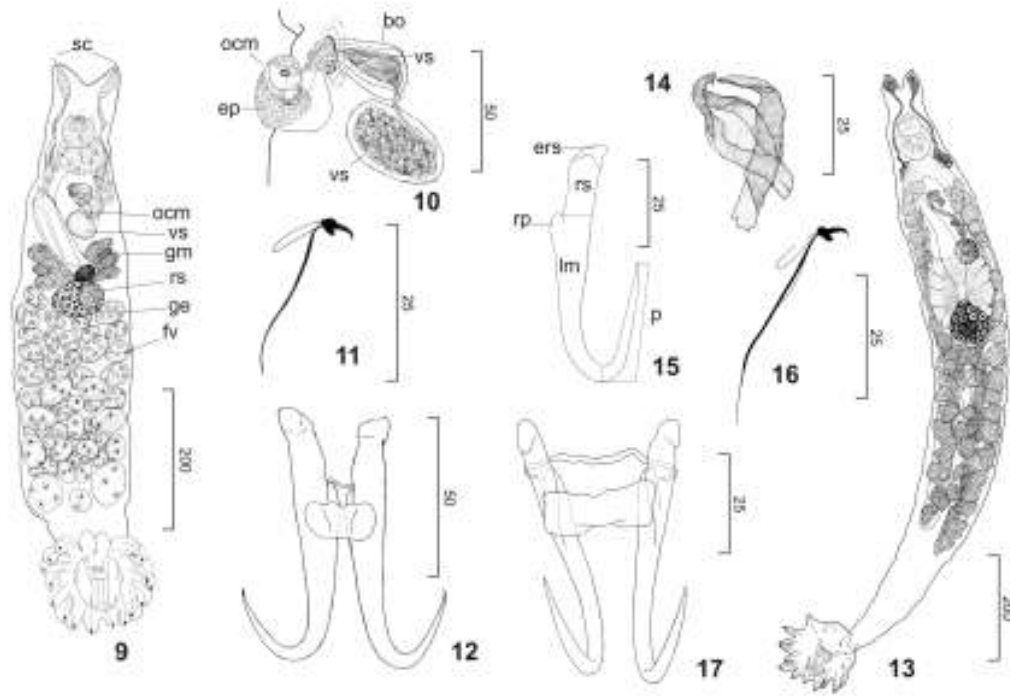
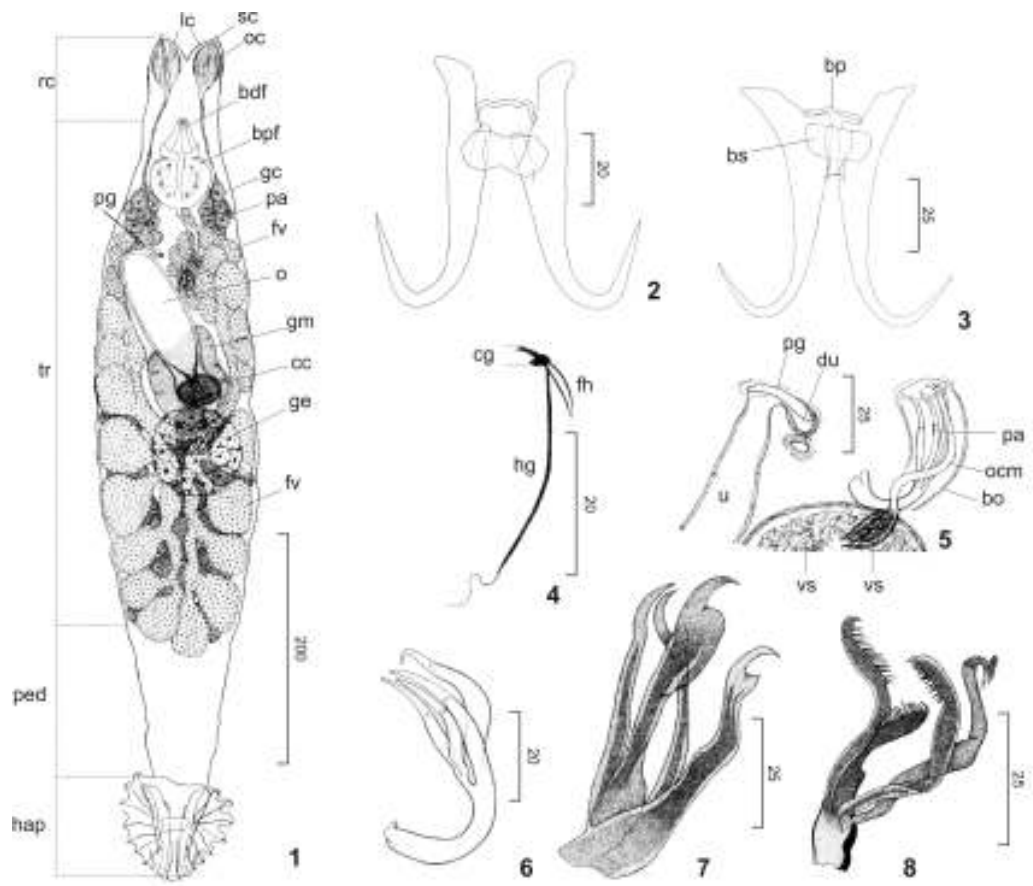
Figura 51-56. Gênero n. B sp. n. 1. 51. corpo inteiro, 1em. embrião da primeira geração, 2em. embrião da segunda geração, ge. germário, t. testículo, fv. folículo da vitelária; 52. âncora, ea. esclerito acessório na extremidade da raiz superficial da âncora, qrs. quilha da raiz superficial da âncora; 53. complexo do OCM, vs. vesícula seminal; 54. gancho; 55. bulbo do OCM; 56. complexo haptoral de barra superficial-âncoras-escudo; aa. almofada anterior; al. almofada lateral; bs. barra superficial; ea. esclerito acessório; pam. projeção antero-mediana da barra superficial; r1. esclerito R1.

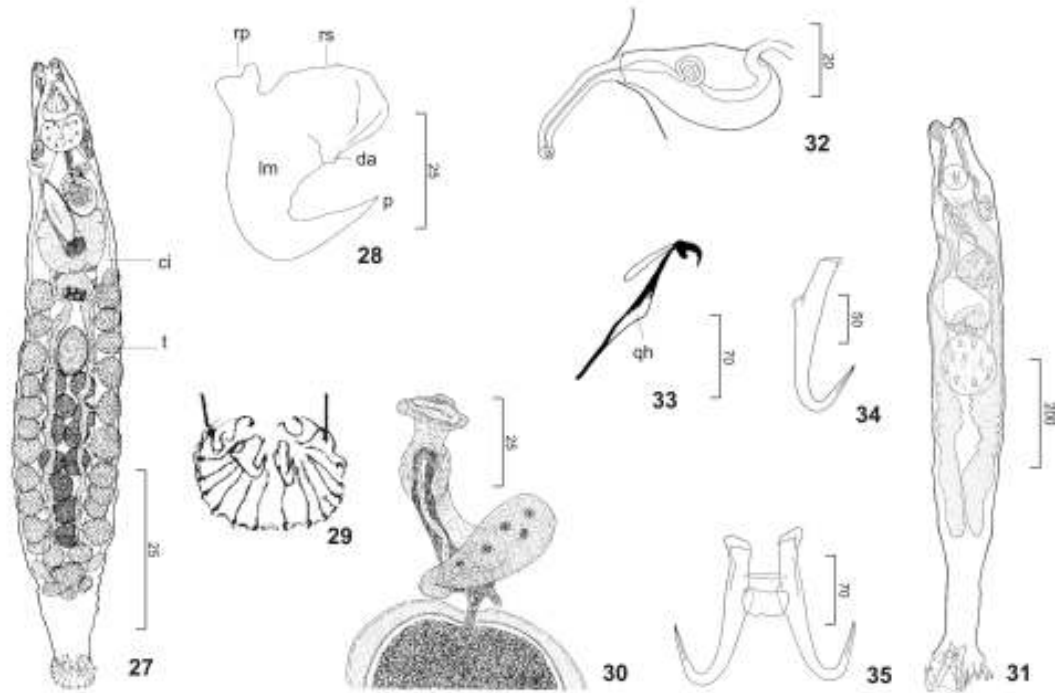
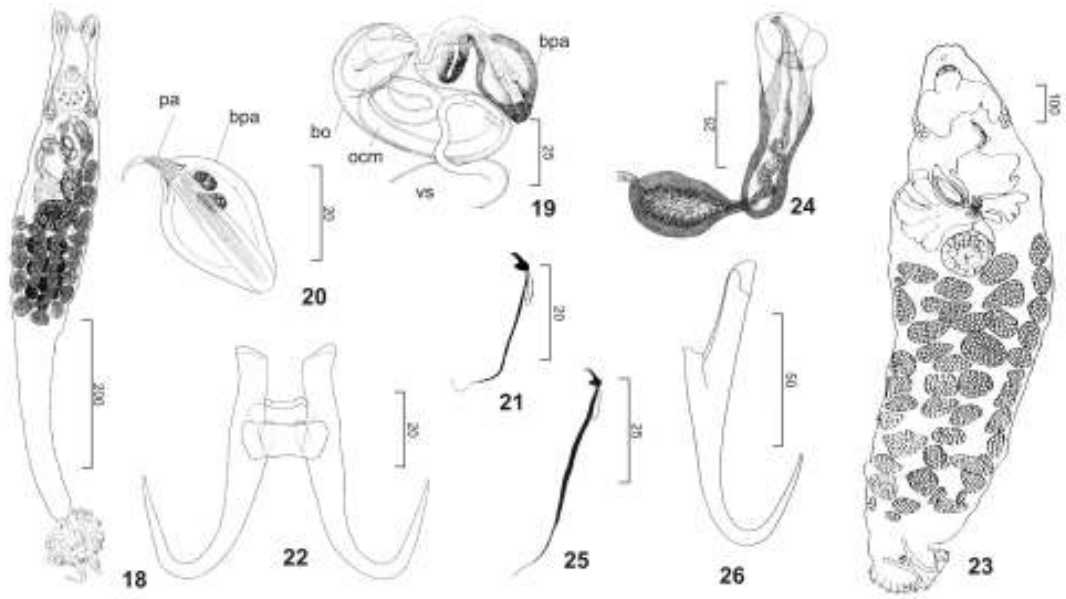
Figura 57-61. *Gyrodactylus geophagensis*. 57. corpo inteiro; 58. gancho; 59. bulbo do OCM; 60. âncora; 61. complexo de âncoras-barras, bp. barra profunda, bs. barra superficial, e. escudo.

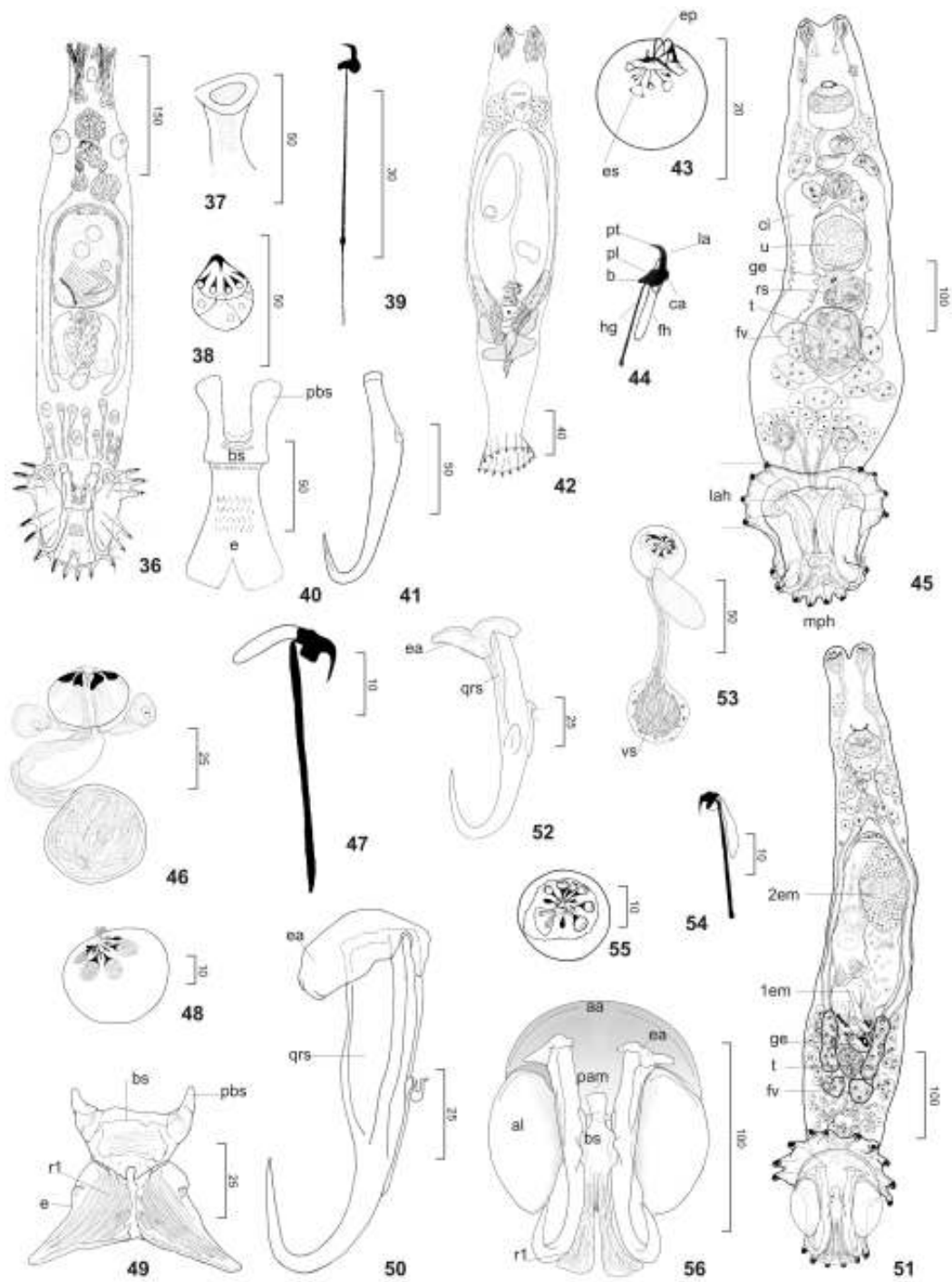
Figura 62-65. *Polyclithrum boegeri*. 62. corpo inteiro; 63. bulbo do OCM; 64. gancho; 65. complexo haptoral; ba1. barra acessória 1; ba2. barra acessória 2; ba3. barra acessória 3; ba4. barra acessória 4 (haste da ba3); bp. barra profunda; bs. barra superficial; e. escudo; r1. esclerito R1; r2. esclerito R2; c. costelas.

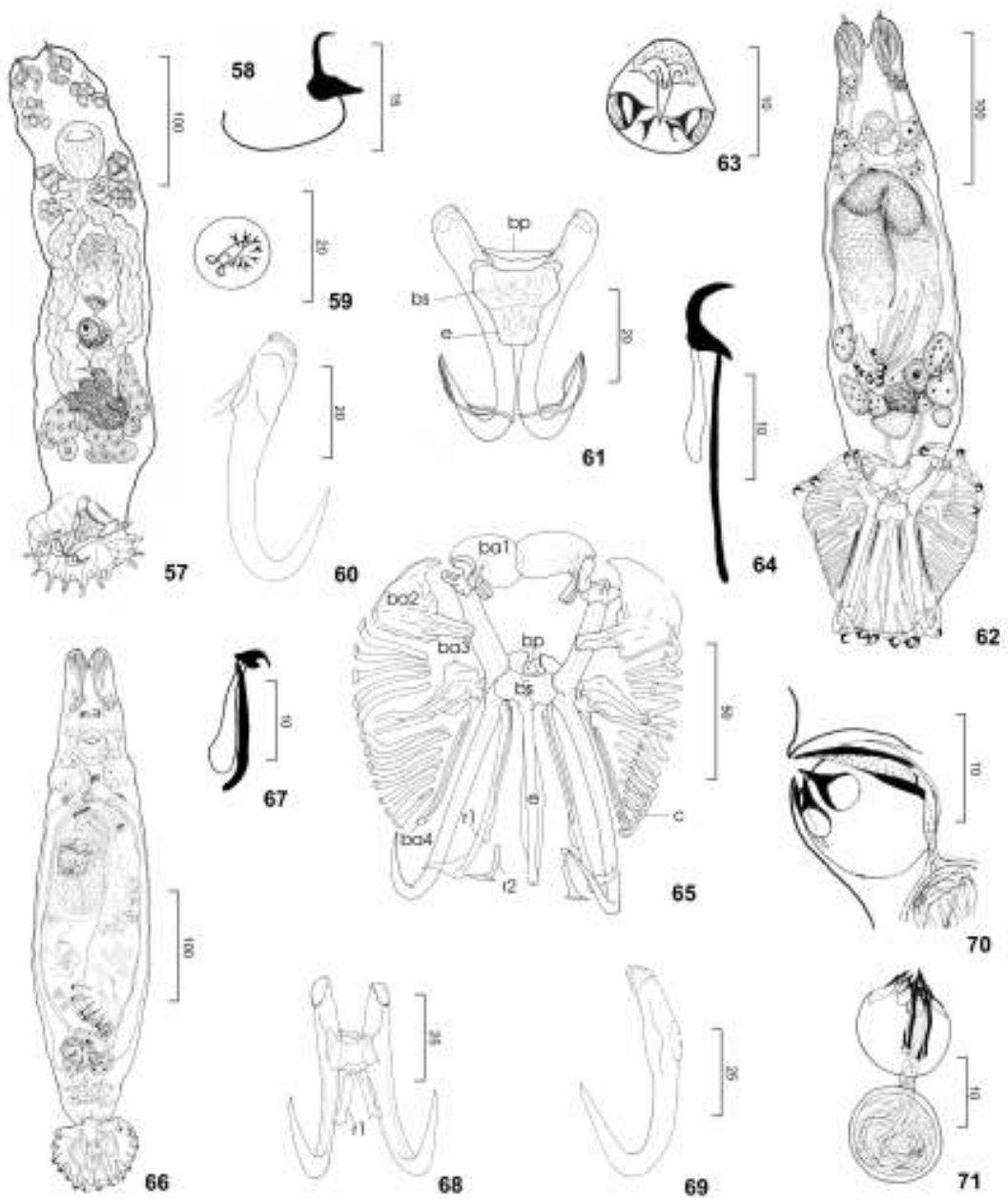
Figura 66-71. *Scleroductus* sp. n. 1. 66. corpo inteiro; 67. gancho; 68. complexo de âncoras-barra superficial, r1. esclerito R1; 69. âncora; 70. vista lateral do bulbo do OCM; 71. Complexo OCM.

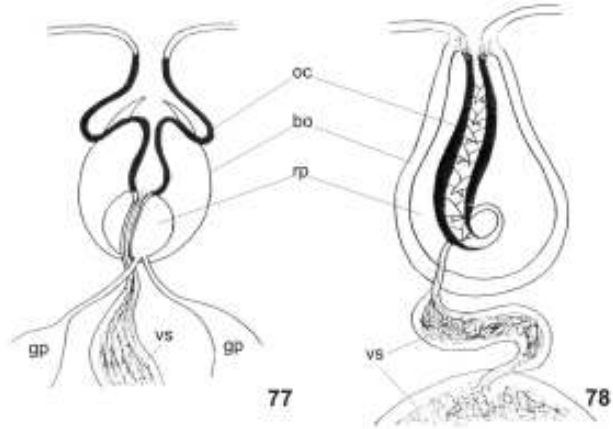
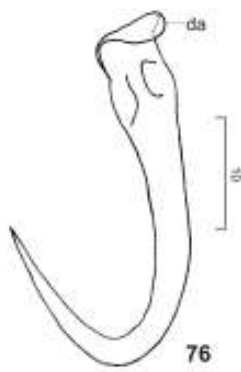
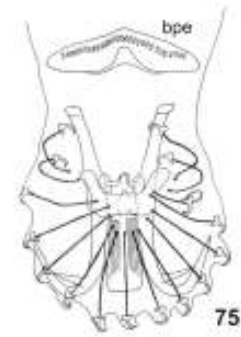
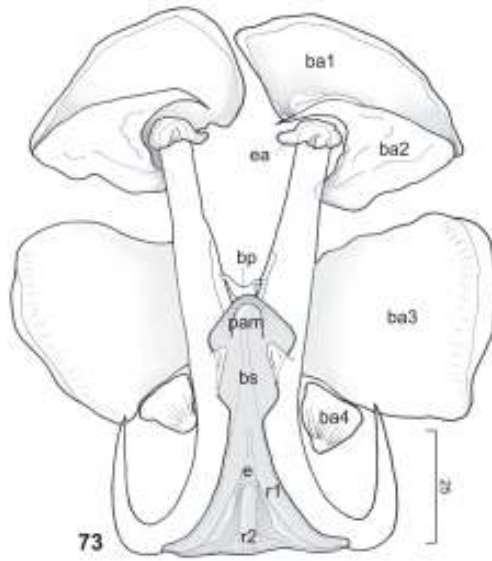
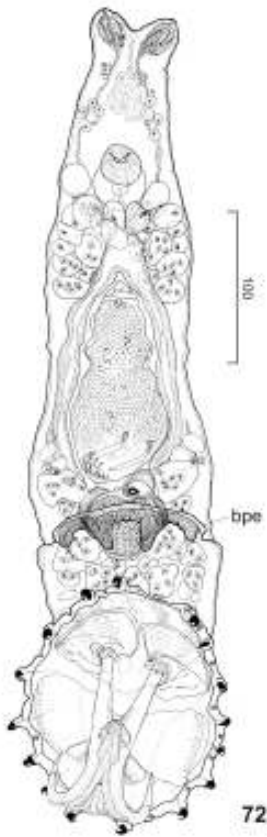
Figura 72-78. *Mormyrogyrodactylus gemini*. 72. corpo inteiro, bpe. barra peduncular; 73. complexo de escleritos haptorais, ba1. barra acessória 1; ba2. barra acessória 2; ba3. barra acessória 3 (ou almofada lateral); ba4. barra acessória 4; bp. barra profunda; bs. barra superficial; pam. projeção antero-mediana, e. escudo; r1. esclerito R1; r2. esclerito R2; ea. esclerito acessório; 74. *Swingleus polyclithroides* (de Rogers, 1969), bpe. barra peduncular; 75. *Fundulotrema prolongis* (de Williams e Rogers, 1971), bpe. barra peduncular; 76. âncora de *Gyrodactylus* sp. n. 9 (Capítulo V); 77. ocm de espécies de Gyrodactylidae vivíparas; 78. ocm de espécies de Gyrodactylidae ovíparas; oc. órgão copulatório, bo. bolsa do ocm, rp. reservatório prostático, vs. vesícula seminal, gp. glândula prostática.











CAPÍTULO II

**Quatro novas espécies de *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Gyrodactylidae) de
Characiformes do Brasil².**

² Este Capítulo foi preparado segundo “Guia para autores” da *Acta Zoologica*.

Resumo

Quatro novas espécies de *Gyrodactylus* são descritas da superfície corporal de Characiformes de rios brasileiros. *Gyrodactylus* sp. n. 1 de *Astyanax* sp. (Characidae); *Gyrodactylus* sp. n. 2 e *Gyrodactylus* sp. n. 3 de *Characidium* spp. (Crenuchidae); e *Gyrodactylus* sp. n. 4 de *Serrasalmus rhombeus* (Serrasalminae). *Gyrodactylus* sp. n. 1 é similar a *G. neotropicalis*, todavia difere desta espécie por apresentar projeções antero-laterais da barra superficial e ausência da dobra da raiz superficial da âncora. *Gyrodactylus* sp. n. 2 se caracteriza por apresentar uma barra profunda com uma constrição central pronunciada. *Gyrodactylus* sp. n. 3 e *Gyrodactylus* sp. n. 4 são caracterizados por não apresentarem escudo da barra superficial. Além disso, *Gyrodactylus* sp. n. 4 apresenta âncoras que ultrapassam os limites da margem do háptor. A ausência de um escudo pode denotar uma condição plesiomórfica para estas duas espécies.

Abstract

Four new species of *Gyrodactylus* are described from the body surface of Brazilian Characiformes. *Gyrodactylus* sp. n. 1 from *Astyanax* sp. (Characidae); *Gyrodactylus* sp. n. 2 and *Gyrodactylus* sp. n. 3 from *Characidium* spp. (Crenuchidae); and *Gyrodactylus* sp. n. 4 from *Serrasalmus rhombeus* (Serrasalminae). *Gyrodactylus* sp. n. 1 is closed related to *G. neotropicalis*, however it differs from *G. neotropicalis* by having anterolateral projections on the superficial bar and lacking a fold in the superficial root of the anchor. *Gyrodactylus* sp. n. 2 is characterized by having a deep bar with pronounced central constriction. *Gyrodactylus* sp. n. 3 e *Gyrodactylus* sp. n. 4 are characterized by lacking a shield on the superficial bar. Furthermore, *Gyrodactylus* sp.

n. 4 presents anchor that extends over the margin of the haptor. The lack of shield may denote a plesiomorphic condition for this species.

Introdução

Espécies de três gêneros de Gyrodactylidae parasitam Characiformes Neotropicais: *Anacanthocotyle* Kristky e Fritts, 1970, *Accessorius* Jara, An e Cone, 1991 e *Gyrodactylus* Nordmann, 1832. Dentre estes gêneros, o único que apresenta grande riqueza de espécies é *Gyrodactylus* (Zietara *et al.*, 2002), com aproximadamente 409 espécies válidas (Harris *et al.*, 2004).

Das dezoito espécies de *Gyrodactylus* conhecidas para a região Neotropical seis espécies são reportadas para Characiformes: *Gyrodactylus bimaculatus*, *G. lebiasinus* e *G. slendrus* An, Jara e Cone, 1991 de *Lebiasina bimaculata* (Characidae) do Peru; *G. neotropicalis* Kritsky e Fritts, 1970 de *Astyanax fasciatus* (Characidae) da Costa Rica; *G. gemini* Ferraz, Shinn e Sommerville, 1994 de *Semaprochilodus taeniurus* (Curimatidae) na Venezuela e *G. trairae* Boeger e Popazoglo, 1995 de *Hoplias malabaricus* (Erytrinidae) no Brasil.

No presente trabalho, quatro novas espécies de *Gyrodactylus* são descritas da superfície corporal de Characiformes de rios do Brasil: *Gyrodactylus* sp. n. 1 parasito de *Astyanax* sp. (Characidae), *Gyrodactylus* sp. n. 2 e *Gyrodactylus* sp. n. 3 de *Characidium* spp. (Crenuchidae), e *Gyrodactylus* sp. n. 4 de *Serrasalmus rhombeus* (Serrasalminae).

Material e Métodos

Espécimes de *Gyrodactylus* foram coletados no Riacho da Cascata, Balsa Nova, Paraná, Brasil (25° 29' 28,9435" S e 49° 39' 12,9745" W), Riacho das Conchas, Ribeirão

Bonito, São Paulo, Brasil (24° 9' 23,7282" S e 48° 18' 4,1637" W), Rio das Almas, Ribeirão Bonito, São Paulo, Brasil (24° 8' 51,6223" S e 48° 20' 52,4650" W) e no Lago do Prato, Manaus, Amazonas, Brasil (coordenadas desconhecidas).

Os hospedeiros foram acondicionados em frascos com água quente (60 - 70°C) que foram agitados vigorosamente (Kristky e Stockwell, 2005). Formalina foi adicionada posteriormente ao frasco para alcançar uma concentração de 5%. No laboratório, os parasitos foram corados com tricrômico de Gomori, ou montados em meio de Hoyer (Kritsky *et al.*, 1995). Os desenhos foram feitos com uma câmara clara e contraste de fase, acoplados em um microscópio Olympus BX 51. As medidas foram feitas com uma ocular micrométrica e são dadas em micrometros (μm); a média é apresentada, seguida pela amplitude da medida das estruturas e pelo número de estruturas medidas (n) em parênteses.

Os espécimes tipos foram depositados na Coleção Helminológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) - Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, na Coleção Helminológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) - Manaus, Amazonas, Brasil, Coleção Helminológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo, São Paulo, Brasil e na United States National Parasite Collection (USNPC) – Estados Unidos da América, como apresentado na descrição.

Resultados

Polygonchoinea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidae Van Beneden e Hesse, 1863

***Gyrodactylus* sp. n. 1**

(Figuras 1 - 5)

Descrição (baseada em seis espécimes): corpo fusiforme, 517 (501 – 543, n = 3) de comprimento, maior largura próximo à região das gônadas, 110 (101 – 124, n = 3). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 38 (30 – 49, n = 3) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal muscular 33 (31 - 35, n = 3) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 14,5 (14 – 15, n = 2) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 8 espineletes, dispostos em uma fileira. Vesícula seminal ovalada. Testículo 29 (25 – 32, n = 3) de diâmetro, dorsal, arredondado. Germário 31 (25 - 38, n = 3) de diâmetro, ventral, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos de folículos glandulares na região pós-testicular, sinciciais; um grupo alongado, lobado, pós-testicular; o segundo grupo de corpos multinucleados. Háptor 92 (89 - 96, n = 2) de comprimento, 98 (90 – 106, n = 2) de largura. Âncora 79 (70 – 86, n = 6) de comprimento, lâmina 51 (45 – 57, n = 4) de comprimento, levemente curva (Fig. 5); ponta 29,5 (29 - 30, n = 2) de comprimento, recurvada; raiz superficial robusta, curta; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 32,5 (32 - 33, n = 2) de comprimento, 10,5 (7 - 14, n = 2) de largura, robusta, retangular com projeções antero-laterais; escudo da barra superficial robusto, superfície ventral com ranhuras. Barra profunda 31 (29 - 32, n = 2) de comprimento, 2,5 (2 - 3, n = 2) de largura, mais fina nas extremidades, com pequenas projeções subterminais e mediana. Haste do gancho 28 (26 - 30, n = 5) de comprimento; cabeça do gancho, 7 (6 - 9, n = 5) de comprimento; ponta curta; lâmina reta; bico afilado; calcanhar arredondado; plataforma reta, inclinada.

Hospedeiro tipo: *Astyanax* sp. (Characidae).

Localidade tipo: Riacho da Cascata (25° 29' 28, 9435" S e 49° 39' 12, 9745" W), Balsa Nova, Paraná, Brasil, julho de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 1 difere de *G. neotropicalis* por não apresentar a extremidade da raiz superficial da âncora dobrada, por apresentar projeções anterolaterais na barra superficial e o OCM com oito espineletes (mais que oito espineletes em *G. neotropicalis*, ver Kritsky e Fritts, 1970).

***Gyrodactylus* sp. n. 2**

(Figuras 6 - 10)

Descrição (baseada em seis espécimes): corpo fusiforme 517 (336 – 681, n = 6) de comprimento, maior largura próximo à região das gônadas, 98 (67 – 136, n = 6). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Vesículas envolvidas pelas glândulas cefálicas. Bulbo faringeal proximal 32 (29 - 35, n = 3) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 26 (24 - 28, n = 3) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 15 (13 - 16, n = 2) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 5 espineletes, dispostos em uma fileira. Testículo 22 (14 - 26, n = 3) de diâmetro, dorsal, arredondado. Germário ventral 25 (20 - 30, n = 4) de diâmetro, arredondado. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos de folículos glandulares na região pós-testicular; um grupo de células sinciciais; o segundo grupo de células arredondadas com um único núcleo. Háptor 72 (65 - 79, n = 3) de comprimento, 71 (65 - 77, n = 3) de largura. Âncora 57 (53 - 60, n = 5) de comprimento; lâmina 37 (35 - 38, n = 5) de comprimento, reta; ponta 22 (17 - 26, n = 5) de comprimento; raiz superficial da âncora 20 (15 - 25, n = 5) de comprimento, robusta, curta; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 20 (18 - 22, n = 2) de comprimento, 8

(7 - 9, n = 2) de largura, robusta, sub-retangular, com projeções antero-laterais. Escudo da barra superficial robusto, com ranhuras na superfície ventral. Barra profunda com constrição na região mediana e extremidades afiladas. Haste do gancho 21 (19 - 22, n = 5) de comprimento; cabeça do gancho 5 (4 - 6, n = 5) de comprimento; ponta reta; lâmina reta; bico afilado; calcanhar arredondado; plataforma alongada, ligeiramente convexa.

Hospedeiro tipo: *Characidium* sp. (Crenuchidae).

Localidade tipo: Rio das Conchas (24° 9' 23, 7282" S e 48° 18' 4, 1637" W), Ribeirão Bonito, São Paulo, Brasil, novembro de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 2 apresenta escudo e projeções da barra superficial semelhante àquelas de *Gyrodactylus* sp. n. 1. Entretanto, *Gyrodactylus* sp. n. 2 é diferente de *Gyrodactylus* sp. n. 1 por apresentar apenas 5 espineletes no OCM, a barra profunda com uma constrição mediana conspícua, pelo bico da cabeça do gancho arredondado e a plataforma convexa. *Gyrodactylus* sp. n. 2 apresenta inúmeras células mononucleadas no pedúnculo, o que não é observado em *Gyrodactylus* sp. n. 1.

***Gyrodactylus* sp. n. 3**

(Figuras 11 - 15)

Descrição (baseada em três espécimes): corpo alongado, fusiforme, 421 (388 – 474, n = 3) de comprimento, maior largura próximo à metade do corpo, 71 (62 – 86, n = 3). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Um par de vesículas

arredondadas parcialmente envolvidas pelas glândulas cefálicas. Bulbo faringeal proximal 33,5 (31 - 36, n = 2) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 30 (26 - 35, n = 3) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 11 (n = 1) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 2 fileiras de espineletes, fileira externa com 6 espineletes, fileira interna com 3 espineletes. Vesícula seminal arredondada, com parede fina. Testículo 21 (17 - 25, n = 2) de comprimento, 23 (18 - 28, n = 2) de largura, dorsal, ovalado. Germário 22,5 (22 - 23, n = 2) de comprimento, 24,5 (24 - 25, n = 2) de largura, ventral, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos de folículos glandulares sinciciais; um grupo alongado, lateral ao germário; outro grupo na região pós-testicular, ovalado. Células mononucleadas presentes no pedúnculo. Háptor 61 (60 - 62, n = 2) de diâmetro, circular. Âncora 42 (40 - 43, n = 2) de comprimento, robusta ; lâmina reta; ponta reta; raiz superficial, curta; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 12,5 (10 - 15, n = 2) de comprimento, 7 (n = 2) de largura, robusta, sub-retangular, com pequenas projeções antero-laterais. Escudo ausente. Barra profunda delicada. Haste do gancho 17 (17 - 18, n = 4) de comprimento; cabeça do gancho 7 (n = 4) de comprimento, robusto; ponta reta; lâmina reta, robusta; bico afilado, côncavo na superfície inferior; calcanhar anguloso; plataforma curta, convexa.

Hospedeiro tipo: Characidium sp. (Characidae).

Localidade tipo: Riacho das Almas (24° 7' 16, 2246" S e 48° 19' 45, 3643" W), Ribeirão Bonito, São Paulo, Brasil, novembro de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: A ausência de escudo da barra superficial é descrita para as espécies ovíparas (ver Harris, 1983; Boeger *et al*, 1994) e *Gyrodactylus* sp. n. 3. O escudo está ausente em outras espécies de *Gyrodactylus*, como *G. funduli*, *G. menschikowi*, *G. longidactylus* e *G. emembranatus*. Entretanto, esse caráter pode ser perdido ou de difícil observação. Kritsky *et al.* (1978) demonstraram que dependendo do tipo de corante e técnica de coloração escleritos haptorais podem deixar de serem observados. *Gyrodactylus* sp. n. 3 difere das outras espécies registradas para Characiformes Neotropicais por possuir diminutas projeções antero-laterais na barra superficial e uma pequena projeção mediana arredondada no calcanhar da cabeça do gancho. Esses caracteres diferenciam *Gyrodactylus* sp. n. 3 de *Gyrodactylus* sp. n. 2, que também parasita *Characidium* sp. e que possui um escudo robusto, projeções antero-laterais na barra superficial e um par de grandes vesículas arredondadas, que são envolvidas parcialmente pelos órgãos da cabeça e pelas glândulas cefálicas posteriores a faringe. .

***Gyrodactylus* sp. n. 4**

(Figuras 16 - 19)

Descrição (baseada em 18 espécimes): corpo alongado, fusiforme, 692 (232 – 889, n = 9) de comprimento, maior largura na metade do corpo, 235 (172 – 293, n = 10). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 91 (82 – 101, n = 6) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 81 (72 – 91, n = 6) de diâmetro, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 34 (26 - 40, n = 11) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 2 fileiras de espineletes; fileira externa com 6 - 9 espineletes, fileira interna com 5 - 6 espineletes. Testículo dorsal ao germário, arredondado. Germário 62 (52 - 77, n = 5) de comprimento, 47 (37 - 60, n = 5) de largura, ventral, ovalado. Útero com até duas

gerações de embriões. Folículos glandulares na região pós-testicular, sinciciais. Háptor 198 (163 – 227, n = 9) de comprimento, 163 (121 – 188, n = 9) de largura. Âncora 105 (98 – 111, n = 8) de comprimento; lâmina, ponta contínuas; lâmina, 72 (67 – 75, n = 8) de comprimento; ponta 40 (36 – 45, n = 8) de comprimento, ligeiramente curva; raiz superficial 54 (46 – 61, n = 8) de comprimento alongada, delgada; raiz profunda tipo botão, conspícua. Barra superficial 49 (43 - 61, n = 10) de comprimento, 22 (20 - 25, n = 10) de largura, estreita, sub-retangular. Escudo ausente. Barra profunda, fina mais longa do que larga. Haste do gancho 42 (36 - 46, n = 9) de comprimento; cabeça do gancho 17 (14 - 19, n = 11) de comprimento; lâmina, ponta contínuas ligeiramente curvas; bico afilado; calcanhar arredondado; plataforma inclinada, ligeiramente convexa próxima a base da haste.

Hospedeiro tipo: *Serrasalmus rhombeus* Linnaeus, 1766 (Characidae, Serrasalminae).

Localidade tipo: Lago do Prato, Anavilhanas, Manaus, Amazonas, Brasil, julho de 1989. As coordenadas não foram disponibilizadas.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 4 apresenta um par de âncoras com a raiz superficial e a ponta ultrapassando os limites da margem do háptor. Esta característica é observada também em *G. trairae*, parasita de *Hoplias malabaricus*, também um Characiforme. A ausência do escudo da barra superficial de *Gyrodactylus* sp. n. 4 é observada também em *Gyrodactylus* sp. n. 3, parasito de *Characidium* sp. (neste capítulo). Todavia, *Gyrodactylus* sp. n. 3 possui pequenas projeções antero-laterais da barra superficial e a

plataforma da cabeça do gancho convexa, características que estão ausentes em *Gyrodactylus* sp. n. 4.

Discussão

A ausência de escudo associado à barra superficial é uma característica diagnóstica compartilhada por Gyrodactylidae ovíparos (Harris, 1983; Kritsky e Boeger, 1991; Boeger *et al.*, 1994). Somente *Agelaiogyrodactylus coneii* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 possui uma projeção retangular postero-mediana da barra superficial. Todavia, estes autores não consideraram este caráter um escudo (Kritsky *et al.*, 2007).

Algumas espécies de girodactilídeos vivíparos também não possuem escudo: *Afrogyrodactylus* Paperna, 1968, *Metagyrodactylus* (Baugh, 1957) Yamaguti, 1963, *Archigyrodactylus* Mizelle e Kritsky, 1967, *Laminiscus* Pálsson e Beverley-Burton, 1983, *Scleroductus* Jara e Cone, 1989, *Gyrodactylus funduli* Hargis, 1955, *G. menschikowi* Gvosdev, 1950, *G. emembranatus* Malmberg, 1970, *Gyrodactylus* sp. n. 3 e *Gyrodactylus* sp. n. 4.

Dentre as espécies de *Gyrodactylus* que parasitam Characiformes Neotropicais, somente *Gyrodactylus* sp. n. 3 e *Gyrodactylus* sp. n. 4 não apresentam escudo.

De acordo com Kritsky e Thatcher (1977), diversas descrições de *Gyrodactylus* foram realizadas na América do Norte e em nenhuma delas foi observada a ausência de escudo. Dessa maneira, os autores chamam a atenção para a realização de revisões do material já descrito sem escudo. Nesse aspecto, o método de coloração dos animais pode ser fundamental para uma nova interpretação das estruturas esclerotizadas.

Kritsky *et al.*(1978) descrevem uma técnica de coloração com tricrômico de Gomori que permite a observação de escleritos como as barras superficial e profunda, e o escudo. Os autores comentam ainda que, muitas vezes espécimes montados em meio

de Hoyer ou picrato de amônia, perdem a transparência e o contraste com o tempo. Portanto, a ausência do escudo pode ser um artefato do tipo de coloração e montagem do espécime, e deve ser considerado no momento da interpretação dessas estruturas.

A ausência do escudo da barra superficial, observada em diferentes gêneros, parece representar a manutenção de um estado plesiomórfico de Gyrodactylidae. Isso é aceito por Kritsky e Boeger (2003), desde a transferência das espécies ovíparas para Gyrodactylidae. A ausência de escudo em algumas espécies de *Gyrodactylus* pode sugerir uma posição basal dos girodactilídeos vivíparos. Como ocorre em *Scleroductus*, que aparece na base do clado vivíparo em uma politomia com *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Gyrdicotylus*, *Laminiscus* e *Archigyrodactylus*, todos sem escudo (Kritsky e Boeger, 2003).

Os Characiformes Neotropicais hospedam espécies que mostram grande diversidade morfológica dentre os Gyrodactylidae, tais como: *Anacanthocotyle anacanthocotyle*, que não possui âncoras e barras no háptor; *Accessorius peruensis*, que apresenta escleritos acessórios e ganchos divididos em duas porções do háptor; e algumas espécies de *Gyrodactylus*. Dentre espécies de *Gyrodactylus* de Characiformes estão *G. trairae*, que apresenta um escudo espatulado; *G. gemini* que possui hiperviviparidade associada à gemiparidade; e *Gyrodactylus* sp. n. 4, com grandes âncoras.

Agradecimentos

Os autores agradecem as seguintes pessoas/ instituições Vinícius Abilhoa e Luis Fernando Duboc (Museu do Capão do Imbuia, Curitiba, PR) que auxiliaram nas coletas dos hospedeiros. Roberto Reis, Carlos A. Lucena, Vinicius A. Bertaco e Edson H. dos Santos Pereira (Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do

Rio Grande do Sul), que identificaram os hospedeiros. A Fundação Araucária (Protocolo 932) pelo financiamento ao projeto e ao CNPq (Processo N° 140629/3-2003) pela bolsa concedida a RTV.

Literatura Citada

- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Belmont-Jégu, E. 1994. Neotropical Monogenoidea. 20. Two new species of oviparous Gyrodactylidae (Polyonchoinea) from Loricariid catfishes (Siluriformes) in Brazil and the phylogenetic status of Oogyrodactylidae Harris, 1983. *Journal of Helminthology Society of Washington* **61** (1): 34-44.
- Harris, P. D. 1983. The morphology and life-cycle of the oviparous *Oogyrodactylus farlowellae* gen. et sp. nov. (Monogenea, Gyrodactylidea). *Parasitology* **87**: 405-420.
- Harris, P. D., Shinn, A. P., Cable, J. e Bakke, T. A. 2004. Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. *Systematic Parasitology* **59**: 1-27.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003. *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832*. Taxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. Eds. Combes,C.; Jourdane,J. PUP, Perpignan France. pp. 37-58.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W.A. 1991. Neotropical Monogenea. 16. New species of Oviparous Gyrodactylidea with proposal of *Nothogyrodactylus* gen. n. (Oogyrodactylidae). *Journal of Helminthology Society of Washington* **58** (1): 7-15.

- Kritsky, D. C. e Fritts, T. H., 1970. Monogenetic Trematodes from Costa Rica with the proposal of *Anacanthocotyle gen. n.* (Gyrodactylidae: Isancistrinae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **37** (1): 63 – 68.
- Kritsky, D. C. e Thatcher, V. E. 1977. *Phanerothecium gen. nov.* and *Fundulotrema gen. nov.* Two new genera of viviparous Monogenoidea (Gyrodactylidae), with a description of *P. caballeroi* sp. nov. and a key to the subfamilies and genera of the family. *Excerta Parasitológica em memória Del doctor Eduardo Caballero y Caballero, Instituto de Biología, Publicaciones Especiales* **4**: 53 – 60.
- Kritsky, D. C., Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogenoidea. 22. variation in *Scleroductus* species (Gyrodactylidea, Gyrodactylidae) from Siluriformes fishes of Southeastern Brazil. *Journal of Helminthology Society of Washington* **62** (1): 53-56.
- Kritsky, D. C., Leiby, P. D. e Kayton, R. J. 1978. A rapid stain technique for the haptor bars of *Gyrodactylus* species (Monogenea). *Journal of Parasitology* **64** (1): 172-174.
- Kritsky, D. C., Vianna, R. T. e Boeger, W. A. 2007. Neotropical Monogenoidea. 50. Oviparous gyrodactylids from loricariid and pimelodid catfishes, in Brazil with the proposal of *Phanerothecioides g. n.*, *Onychogyrodactylus g. n.* and *Aglaigyrodactylus g. n.* (Polyonchoinea: Gyrodactylidea). *Systematic Parasitology*. **66**: 1-34.
- Kritsky, D.C. e Stockwell, C. A. 2005. New species of *Gyrodactylus* (Monogenoidea, Gyrodactylidae) from the white sands pupfish, *Cyprinodon tularosa*, in New Mexico. *The Southwestern Naturalist* **50** (3): 312-317.

Zietara, M. S., Huyse, T., Lumme, J. e Volckaert, F.A. 2002. Deep divergence among subgenera of *Gyrodactylus* inferred from rDNA ITS region. *Parasitology* **124**: 39-52.

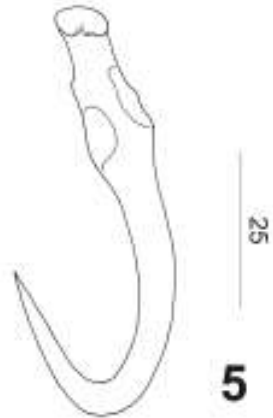
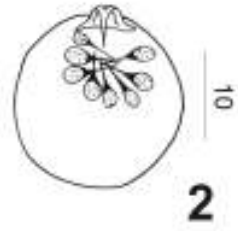
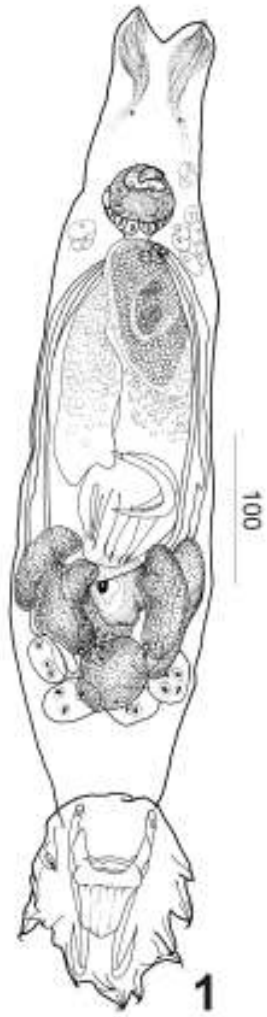
Legendas

Figuras 1 – 5. *Gyrodactylus* sp. n. 1. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Astyanax* sp. (Characidae), holótipo, visão ventral. **1.** Corpo inteiro. **2.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **3.** Gancho **4.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **5.** Âncora.

Figuras 6 – 10. *Gyrodactylus* sp. n. 2. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Characidium* sp. (Crenuchidae), holótipo, visão ventral. **6.** Corpo inteiro. **7.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **8.** Gancho. **9.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **10.** Âncora.

Figuras 11 – 15. *Gyrodactylus* sp. n. 3. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Characidium* sp. (Crenuchidae), holótipo, visão ventral. **11.** Corpo inteiro. **12.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **13.** Gancho. **14.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **15.** Âncora.

Figuras 16 – 19. *Gyrodactylus* sp. n. 4. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Serrasalmus rhombeus* (Characidae), holótipo, visão ventral. **16.** Corpo inteiro. **17.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **18.** Gancho. **19.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial.





6



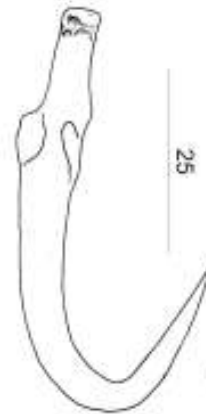
7



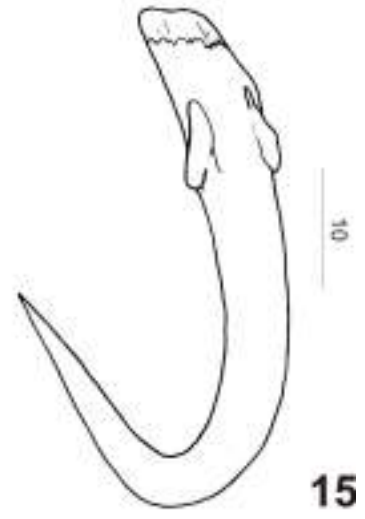
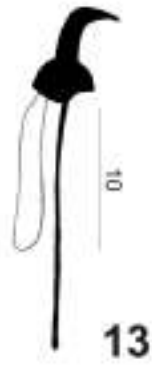
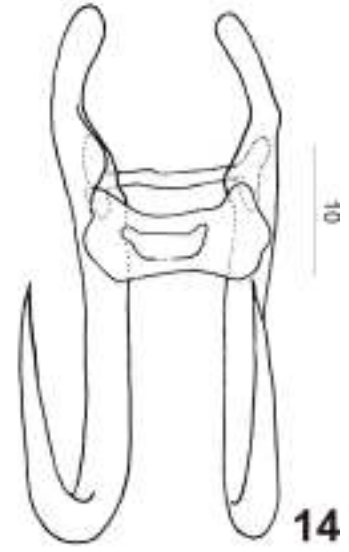
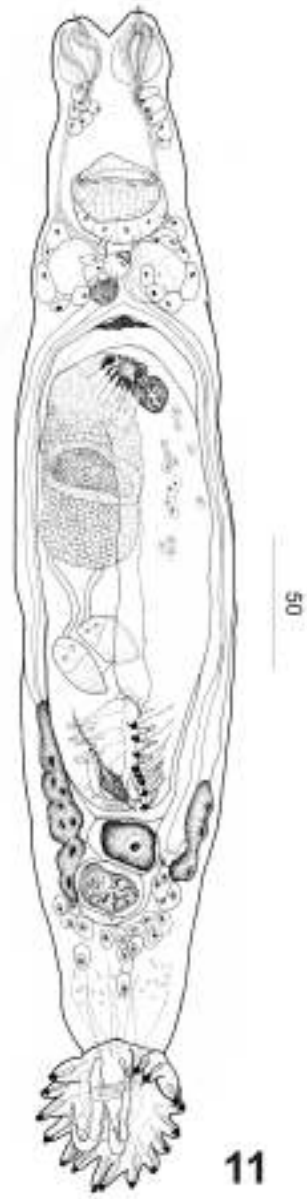
8

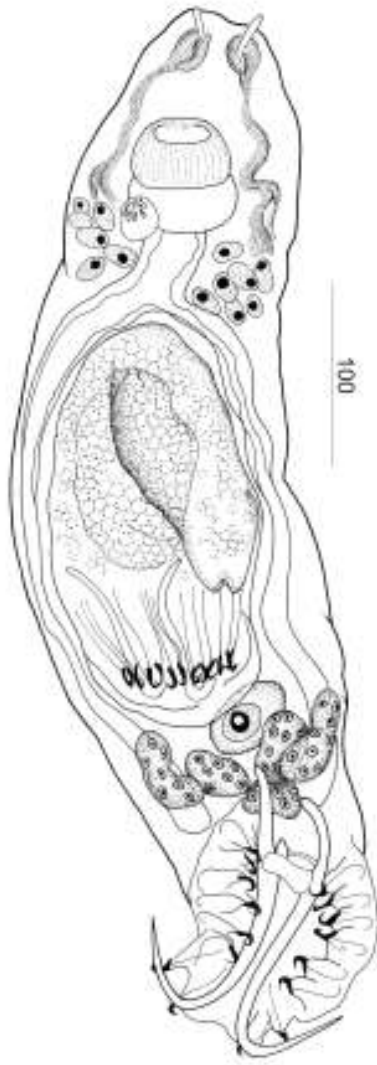


9



10





17

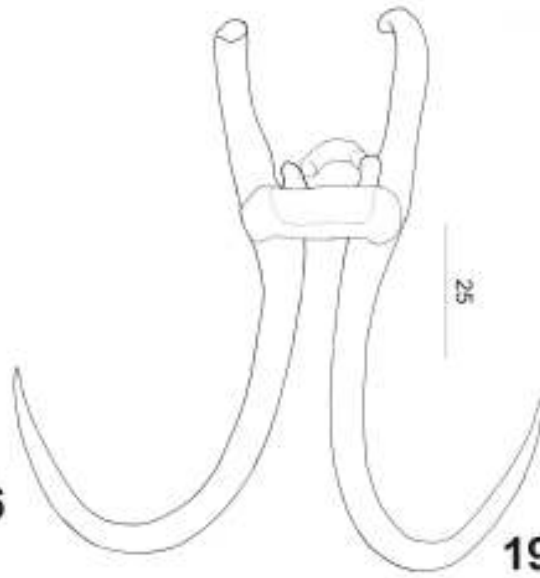
10



18

10

16



19

25

CAPÍTULO III

Quatro novas espécies vivíparas de Gyrodactylidae de hospedeiros Siluriformes (Teleostei) da Região Neotropical.*

* Este Capítulo foi preparado segundo “Guia para autores” da *Acta Zoologica*.

Resumo

Quatro novas espécies de Gyrodactylidae vivíparos são descritas da superfície corporal de Siluriformes de rios brasileiros: *Gyrodactylus* sp. n. 5 de *Kronichthys lacerta* Armbruster e Page, 1997 (Loricariidae); *Gyrodactylus* sp. n. 6 de *Pareioraphis parmula* Pereira, 2005 (Loricariidae); *Gyrodactylus* sp. n. 7 de *Callichthys* sp. (Callichthyidae); e *Scleroductus* sp. n. 1 de *Pseudoplatystoma fasciatum* Linnaeus, 1766 (Pimelodidae). Algumas características diferenciam estas novas espécies daquelas anteriormente descritas para Siluriformes Neotropicais. *Gyrodactylus* sp. n. 5 é caracterizado pela ausência de escudo associado à barra superficial e por possuir barra profunda com projeções antero-laterais; *Gyrodactylus* sp. n. 6 apresenta escudo reduzido associado à barra superficial sub-retangular. *Gyrodactylus* sp. n. 7 também possui escudo reduzido, apresenta barra superficial com pequenas projeções antero-laterais e barra profunda com estreitamento das extremidades ligadas às âncoras, e apresenta bico e calcanhar afilados, ponta curta e fechada na cabeça do gancho. *Scleroductus* sp. n. 1 diferencia-se de todas as outras espécies e morfotipos previamente descritos no gênero pela morfologia da extremidade livre do esclerito R1 e pela lâmina mais robusta de âncoras e ganchos.

Abstract

Four new species of viviparous Gyrodactylidae are described of the corporal surface of Siluriformes of Brazilian rivers: *Gyrodactylus* sp. n. 5 of *Kronichthys lacerta* Armbruster and Page, 1997 (Loricariidae); *Gyrodactylus* sp. n. 6 of *Pareioraphis parmula* Pereira, 2005 (Loricariidae); *Gyrodactylus* sp. n. 7 of *Callichthys* sp. (Callichthyidae); and *Scleroductus* sp. n. 1 of *Pseudoplatystoma fasciatum* Linnaeus, 1766 (Pimelodidae). Some characteristics differentiate these new species of those previously described for Siluriformes Neotropicais. *Gyrodactylus* sp. n. 5 are

characterized by the shield absence associated to the superficial bar and for possessing deep bar with anterolateral projections; *Gyrodactylus* sp. n. 6 present associate shield to the sub-rectangular superficial bar. *Gyrodactylus* sp. n. 7 also possess reduced shield, it presents superficial bar with small anterolateral projections and deep bar with narrowing of the linked extremities to the anchors, and it presents toe and thin heel, point tans and closed in the hooklet. *Scleroductus* sp. n. 1 differ of all the other species and morfotypes described previously in the genus by the morphology of the free extremity from R1 sclerite and for the most robust shaft of anchors and hooks.

Introdução

Das 18 espécies de *Gyrodactylus* descritas da Região Neotropical, somente quatro ocorrem em peixes Siluriformes: *G. anisopharynx* Popazoglo e Boeger, 2000 e *G. superbus* (Szsdat, 19672) Popazoglo e Boeger, 2000, ambos de *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842) e *C. ehrhardti* Steindachner, 1910 (Callichthyidae); *G. samirae* Popazoglo e Boeger, 2000, de *Corydoras ehrhardti*, e *G. pimelodellus* An, Jara e Cone, 1991, de *Pimelodella yuncensis* Steindachner, 1912 (Pimelodidae). Três novas espécies são descritas no presente estudo, sendo que duas representam os primeiros registros de espécies de *Gyrodactylus* de hospedeiros Loricariidae.

O reconhecimento de novas espécies de *Scleroductus* é geralmente difícil devido às similaridades morfológicas dos escleritos e estruturas corporais sobre os espécimes de espécies de hospedeiros distantemente relacionadas. Kritsky *et al.* (1995), por exemplo, preferiram não propor espécies para diferentes morfotipos de *Scleroductus* encontrados em quatro espécies de Pimelodidae. Esses morfotipos foram caraterizados de acordo, principalmente, com base na morfometria das âncoras. Nesse trabalho,

Scleroductus sp. n. 1 é descrito e caracteriza-se por apresentar extremidade livre do esclerito R1 e pela lâmina mais robusta de âncoras e ganchos.

Material e Métodos

Os hospedeiros foram coletados e colocados em recipientes com água quente (60-70°C) que foram vigorosamente agitados. Posteriormente, formalina foi adicionada a esses recipientes até obter uma concentração final de 5%. Parátipos dos morfotipos de *Scleroductus* de Kritsky *et al.* (1995) foram emprestados da Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) [*Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) (Pimelodidae) – CHIOC 33150e, 33150i, 33151b, 33151c; *Pimelodella* sp. (Pimelodidae) – CHIOC 33145a, 33145c, 33152a, 33152b, 33156a; *Trachelyopterus striatulus* (Steindachner, 1877) (= *Parauchenipterus striatulus*) (Auchenipteridae) CHIOC 33146, 33153; *Glanidium melanopterum* Miranda-Ribeiro, 1918 (Auchenipteridae) CHIOC 33147c, 33147d, 33148b, 33148c, 33154d], para comparação com os espécimes de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766) (Pimelodidae).

Os parasitos foram corados com tricrômico de Gomori (para estudo da morfologia interna) e montados em bálsamo do Canadá, ou montados em meios de Hoyer (para estudo dos escleritos) (Kritsky *et al.*, 1995). Os desenhos foram feitos com câmara clara e fotografias foram obtidas com uma câmera Olympus Q Color 5, ambos acoplados em um microscópio Olympus BX51 com iluminação de contraste de fase. Medidas foram obtidas com o programa SigmaScan Pro Image Analysis v 5.0 e são dadas em micrometros (μm); a média é seguida pela amplitude das medidas das estruturas e o número de estruturas medidas (n) entre parênteses.

Para diferenciar as âncoras de *Scleroductus* sp. n. 1 e dos morfotipos propostos por Kritsky *et al.* (1995), foram realizadas fotos das âncoras dos espécimes emprestados

da CHIOC. A partir dessas fotografias desenhos foram preparados e sobrepostos com o desenho da âncora de *Scleroductus* sp. n. 1.

Espécimes tipos foram depositados na Coleção Helminológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) - Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, na Coleção Helminológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) - Manaus, Amazonas, Brasil, na Coleção Helminológica do Museu da Universidade de São Paulo (MZUSP) e no United States National Parasite Collection (USNPC) – United States of America como apresentado na descrição.

Resultados

Polyonchoinea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidae Van Beneden e Hesse, 1863

***Gyrodactylus* sp. n. 5.**

(Figuras 1 - 5)

Descrição (baseada em sete espécimes): corpo fusiforme, 274 (230 - 346, n = 5) de comprimento, maior largura na metade do corpo, 58 (44 - 72, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 20 (17 - 23, n = 5) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 31 (15 - 26, n = 5) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 11 (9 - 13, n = 4) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, seis espineletes, dispostos em uma fileira. Vesícula seminal 11 (10 - 11, n = 2) de comprimento, 6 (n = 2) de largura, com parede fina. Testículo 23 (18 - 30, n = 5) de diâmetro, dorsal, arredondado. Germário 14 (11 - 18, n = 5) de comprimento, 20 (16 - 22, n = 5) de largura, ventral, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Folículos glandulares sinciciais na

região pós-testicular. Háptor 51 (44 - 62, n = 5) de comprimento, 61 (55 - 72, n = 4) de largura. Âncora 38 (36 - 39, n = 5) de comprimento, robusta; lâmina reta 27 (26 - 27, n = 4) de comprimento; ponta 21 (21 - 22, n = 4) de comprimento; raiz superficial da âncora 14 (12 - 16, n = 4) de comprimento, robusta, curta; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 11 (10 - 11, n = 2) de comprimento, 6 (n = 1) de largura, sub-retangular, apresentando uma pequena porção membranosa postero-mediana. Barra profunda 9 (8 - 11, n = 2) de comprimento, com extremidade afilada. Haste do gancho 14 (13 - 15, n = 7) de comprimento; cabeça do gancho 6 (4 - 8, n = 7) de comprimento; ponta curta; lâmina reta; bico afilado, depresso, côncavo na porção inferior; calcanhar anguloso; plataforma curta, convexa.

Hospedeiro tipo: *Kronichthys lacerta* (Nichols, 1919) (Loricariidae).

Localidade tipo: Rio Cabral (25° 14' 980 S e 48° 44' 889 W), Antonina, Paraná, Brasil, Julho de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 5 é diferente das outras espécies co-genéricas que ocorrem em Siluriformes por não possuir um escudo da barra superficial. Barra superficial com uma pequena porção, representada por uma fina membrana postero-mediana. OCM com seis espineletes dispostos em uma fileira de espineletes.

Gyrodactylus sp. n. 6

(Figuras 6 – 10)

Descrição (baseada em sete espécimes): corpo fusiforme, 271 (235 - 299, n = 7) de comprimento, maior largura na metade do corpo, 66 (42 - 84, n = 7). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo proximal da faringe 22 (17 - 30, n = 7) de comprimento, 25 (18 - 33, n = 7) de largura, ovalado, glandular; bulbo distal 26 (23 - 35, n = 7) de comprimento, 31 (25 - 38, n = 7) de largura, ovalado, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 9 (8 - 11, n = 3) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, duas fileiras de espineletes, fileira externa com 6 grandes espineletes; fileira interna com 3-5 espineletes pequenos. Vesícula seminal 13 (11 - 14, n = 2) de comprimento, 7 (6 - 8, n = 2) de largura. Testículo 20 (15 - 30, n = 5) de diâmetro, arredondado, ventral. Germário 15 (13 - 17, n = 5) de comprimento, 18 (14 - 25, n = 5) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Folículo glandular disposto ventralmente, em forma de "U" aberto, intercecal, ao nível da extremidade dos cecos intestinais. Háptor 59 (50 - 74, n = 5) de comprimento, 63 (56 - 70, n = 3) de largura. Âncora 43 (41 - 45, n = 6) de comprimento; lâmina curvada 31 (29 - 34, n = 5) de comprimento; ponta 22 (19 - 24, n = 5) de comprimento; raiz superficial 14 (12 - 16, n = 4) de comprimento; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 16 (12 - 20, n = 4) de comprimento, 6 (7 - 9, n = 4) de largura, sub-retangular, com pequenas projeções antero-laterais. Escudo reduzido. Barra profunda 11 (10 - 13, n = 3) de comprimento, 1 (1 - 2, n = 3) de largura, fina. Haste do gancho 16 (14 - 19, n = 6) de comprimento; cabeça do gancho 8 (6 - 10, n = 6) de comprimento; ponta, lâmina ligeiramente curvas, contínuas; porção inferior do bico côncava; calcanhar arredondado; plataforma curta, convexa.

Hospedeiro tipo: Pareioraphis parmula Pereira, 2005 (Loricariidae).

Localidade tipo: Rio dos Patos (25° 50,646'S e 49° 43, 263'W), Lapa, Paraná, Brasil, Abril de 2004.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: O escudo da barra superficial reduzido e as pequenas projeções anterolaterais da barra superficial diferenciam *Gyrodactylus* sp. n. 6 de *Gyrodactylus* sp. n. 5, *G. anisopharynx*, *G. samirae* (ver Popazoglo e Boeger, 2000) e *G. pimelodellus* (ver An *et al.*, 1991). Ganchos em forma de foice, similares aos de *Gyrodactylus* sp. n. 6, são observados em *G. anisopharynx* e *G. superbus*. No entanto, estas duas espécies são diferentes da nova espécie por apresentarem um escudo conspícuo.

***Gyrodactylus* sp. n. 7**

(Figuras 11 – 15)

Descrição (baseada em 15 espécimes): corpo fusiforme, alongado, 570 (460 – 659, n = 15) de comprimento, maior largura na metade do corpo, na altura das gônadas, 89 (66 – 110, n = 15). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo proximal da faringe 28 (22 – 33, n = 9) de diâmetro, glandular; bulbo distal 24 (19 – 27, n = 9) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 14 (13 – 17, n = 6) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 6-8 espineletes dispostos em uma fileira; Vesícula seminal ovalada, conectada ao OCM por um curto ducto. Testículo 34 (28 - 42, n = 7) de comprimento, 27 (21 – 37, n = 7) de largura, ovalado, ventral. Germário 25 (18 – 38, n = 8) de comprimento, 20 (12 - 37, n = 8) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Folículos

glandulares nas regiões testicular e pós-testicular. Háptor 70 (69 - 71, n = 3) de comprimento, 67 (59 - 73, n = 3) de largura, triangular. Glândulas pedunculares mononucleadas presentes. Âncora 49 (47 - 50, n = 4) de comprimento; lâmina 39 (38 - 42, n = 4) de comprimento, reta; ponta 24 (21 - 25, n = 5) de comprimento, reta. Barra superficial 13 (10 - 14, n = 5) de comprimento, 9 (8 - 9, n = 5) de largura, sub-retangular, com pequenas projeções antero-laterais. Escudo da barra superficial inconspícuo. Barra profunda 9 (7 - 13, n = 5) de comprimento, 3 (2 - 4, n = 5) de largura, larga, com estreitamento das extremidades ligadas as âncoras. Haste do gancho 14 (12 - 15, n = 3) de comprimento; cabeça do gancho 6 (4 - 7, n = 3) de comprimento; ponta reta; lâmina reta; bico arredondado, porção inferior côncava; calcanhar arredondado, porção inferior reta e superior inclinada; plataforma levemente convexa.

Hospedeiro tipo: Callichthys sp. (Callichthyidae).

Localidade tipo: córrego dos Macacos (Trecho 07) (22° 06' 35,2"S e 47° 49' 12,5"W), São Carlos, São Paulo, Brasil, 18 de maio de 2005.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: três espécies de *Gyrodactylus* parasitando espécies de Callichthyidae são reportadas para a Região Neotropical: *Gyrodactylus superbis*, *G. anisopharynx* e *G. samirae* (ver Popazoglo e Boeger, 2000). Essas espécies apresentam escudo da barra superficial conspícuo e ganchos robustos, com a base da cabeça do gancho (bico + calcanhar) arredondada. *Gyrodactylus sp. n. 7* diferencia-se destas espécies por apresentar um escudo da barra superficial reduzido, cabeça do gancho com base estreita, barra profunda espessa apresentando projeções postero-laterais e OCM com um maior

número de espineletes (7-8), dispostos em uma única fileira. As demais espécies de *Gyrodactylus* que ocorrem em Siluriformes Neotropicais, de famílias distintas de Callichthyidae também apresentam diferenças em relação a *Gyrodactylus* sp. n. 7. *Gyrodactylus pimelodellus* possui o escudo da barra superficial conspícuo; *Gyrodactylus* sp. n. 5, não apresenta escudo e *Gyrodactylus* sp. n. 6 possui uma barra profunda cilíndrica e OCM com duas fileiras de espineletes.

***Scleroductus* sp. n. 1**

(Figuras 16 – 22)

Descrição (baseada em 15 espécimes): corpo fusiforme, 433 (388 - 477, n = 7) de comprimento, maior largura próxima a metade do corpo, 84 (67 - 109, n = 8). Glândulas cefálicas unicelulares, dispostas ao redor das vesículas excretoras bilaterais, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 31 (29 - 33, n = 7) de diâmetro, glandular; bulbo distal 31 (32 - 36, n = 7) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 13 (12 - 15, n = 6) de comprimento, 11 (10 - 11, n = 6) de largura, bulboso, armado com espinho longo, 5-6 espineletes, arranjados em uma fileira; o espinho longo é composto por duas bordas engrossadas, com origem dentro do bulbo do OCM; na parte externa do bulbo, bordas conectadas medianamente por fina membrana esclerotizada, aparentemente formando um conduto para o esperma. Vesícula seminal 18 (12 - 26, n = 4) de comprimento, 12 (8 - 16, n = 4) de largura, com parede fina. Testículo 38 (29 - 50, n = 7) de comprimento, 36 (30 - 40, n = 7) de largura, ovalado. Germário 21 (15 - 30, n = 7) de comprimento, 25 (18 - 30, n = 7) de largura, ovalado. Útero com até três gerações de embriões. Folículos glandulares sinciciais, dorsais, ovalados, ao nível do testículo. Háptor 67 (55 - 82, n = 7) de comprimento, 76 (61 - 90, n = 4) de largura. Glândulas pedunculares

mononucleadas presentes. Âncora 60 (50 - 68, n = 9) de comprimento; lâmina 38 (34 - 42, n = 9) de comprimento, reta; ponta 28 (20 - 32, n = 8) de comprimento, reta; raiz superficial 24 (17 - 30, n = 9) de comprimento; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 14 (12 - 15, n = 6) de comprimento, 8 (7 - 9, n = 6) de largura. Escudo ausente. Dois escleritos R1 16 (12 - 19, n = 8) de comprimento, 3 (2 - 3, n = 7) de largura, conectados a barra superficial, com a extremidade truncada. Barra profunda 10 (10 - 11, n = 6) de comprimento, 1 (n = 7) de largura, fina, cilíndrica. Gancho 17 (15 - 20, n = 8) de comprimento, com haste robusta; cabeça do gancho 3 (2 - 4, n = 8) de comprimento; ponta fina, reta; lâmina curta, robusta; bico ereto, arredondado; calcanhar inconspícuo; plataforma curta.

Hospedeiro tipo: *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766) (Pimelodidae).

Localidade tipo: Rio Tocantins (10° 41' 45,6172"S e 48° 25' 54,5387"W), Porto Nacional, Tocantins, Brasil, Julho de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); INPA xxx (n = xx); CHIOC xxx (n = xx); USNCP xxx (n = xx).

Comentários: Jara e Cone (1989) propuseram *Scleroductus* para alocar *S. yucensi*, um parasito de superfície corporal de *Pimelodella yucensis* Steindachner, 1912 (Pimelodidae), do Peru. Kritsky *et al.* (1995) relataram cinco morfotipos de *Scleroductus*, parasitos de Siluriformes do Brasil e citam que o espinho alongado, que forma o conduto para o esperma parece ser uma sinapomorfia para o gênero. Os autores não propuseram novas espécies devido à grande similaridade dessas espécies com *S. yucensi*. Baseados em morfometria das âncoras, Kritsky *et al.* (1995) separaram os espécimes de *Scleroductus* em três grupos morfológicos. Um grupo formado pelo

morfotipo de *Rhamdia quelen*, outro formado por parasitos de *P. yucensis*, *Glanidium melanopterum* e *Trachelyopterus striatulus* (Auchenipteridae), e um último grupo formado por *S. yucensi*, parasito de *P. yucensis*. Um dos caracteres que difere *Scleroductus* sp. n. 1 das outras espécies e morfotipos reconhecidos até o momento é a presença de uma lâmina da âncora significativamente mais robusta (Fig. 23).

Discussão

A grande maioria das espécies ovíparas não possui escudo e esse é considerado um estado plesiomórfico para Gyrodactylidae (Boeger *et al.*, 1994; Kritsky e Boeger, 2003). Assim, é esperado que linhagens de girodactilídeos vivíparos, que apresentem este estado de caráter, ocorram na base do clado vivíparo. Esta visão é apoiada pela análise filogenética de Kritsky e Boeger (2003), que sugere uma posição basal para *Scleroductus* no clado vivíparo. A posição basal de *Scleroductus* parece ser determinada pela ausência de escudo, já que as fitas esclerotizadas ligadas à barra superficial foram inicialmente consideradas homólogas aos escleritos R1 (Kritsky e Boeger, 2003). Porém, o resultado obtido por esses autores indica que este caráter não é homólogo aos escleritos R1 de outras espécies.

Outros gêneros possuem o esclerito R1 no háptor e a grande maioria faz parte de um clado que possui escleritos R1 e/ou R2, livres (*e.g.* *Polyclithrum*, *Macrogyrodactylus*, Gênero novo B – Capítulo IV) ou conectados ao escudo (*e.g.* *Fundulotrema*, *Swingleus*, Gênero novo A – Capítulo IV) (Kritsky e Boeger, 2003).

Espécies de *Gyrodactylus* de outras regiões biogeográficas que não possuem escudo da barra superficial incluem *G. menschikowi* Gvosdev, 1950 (Região Paleártica), *G. funduli* Hargis, 1955 (Região Neártica), *G. emembranatus* Malmberg, 1970 (Região Paleártica) e *G. longidactylus* Geets, Malmberg e Ollevier, 1998 (Região Paleártica). A

ausência do escudo é também observada em espécies de *Afrogyrodactylus* Paperna, 1965, *Metagyrodactylus* Yamaguti, 1963, (veja Kritsky e Thatcher, 1977), *Archigyrodactylus* Mizelle e Kritsky, 1967, *Laminiscus* Pálsson e Beverley-Burton, 1983 (veja Pálsson e Beverley-Burton, 1983). Adicionalmente, quase todas as espécies de Gyrodactylidae ovíparos não apresentam escudo (Kritsky e Boeger, 1991; Boeger *et al.*, 1994). Outras duas espécies de *Gyrodactylus* de Siluriformes, *Gyrodactylus* sp. n. 6 e *Gyrodactylus* sp. n. 7 apresentam escudo reduzido. Já espécies de *Gyrodactylus* que ocorrem em *Corydoras* spp. como *G. anisopharynx*, *G. samirae* e *G. superbus*, e *G. pimelodellus* que parasita um pimelodídeo, possuem um escudo conspicuo na barra superficial.

Agradecimentos

Os autores agradecem aos pesquisadores Elineide Marques, Sérgio Agostinho e ao grupo do NEAMB (Núcleo de Estudos Ambientais, Universidade Federal de Tocantins) pelo apoio durante a coleta e identificação dos hospedeiros. À Ângela T. Silva-Souza (UEL, PR), à Daniele F. Rosim (IIE, São Carlos, SP) e a José Galizia Tundisi (IIE, São Carlos, SP) por auxiliarem na fase de campo e por disponibilizarem material e equipe em São Carlos. Aos pesquisadores Roberto Reis, Carlos A. Lucena, Vinicius A. Bertaco e Edson H. dos Santos Pereira (Museu de Ciência e Tecnologia da Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), pela identificação dos hospedeiros. A Fundação Araucária (Protocolo 932) pelo financiamento parcial do projeto e ao CNPq (Processo N^o 140629/3-2003) pela bolsa concedida a RTV.

Literatura Citada

- An, L., Jara, C. e Cone, D. K. 1991. Five species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea) from freshwater fishes of Peru. *Canadian Journal of Zoology* **69**: 1199-1202.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Belmont-Jégu, E. 1994. Neotropical Monogenoidea. 20. Two new species of oviparous Gyrodactylidea (Polyonchoinea) from Loricariid catfishes (Siluriformes) in Brazil and the Phylogenetic status of Ooegyrodactylidae Harris, 1983. *Journal of Helminthology Society of Washington* **61**(1): 24-44.
- Jara, C. A. e Cone, D. K. 1989. *Scleroductus yuncensi* gen. et sp. n. (Monogenea) from *Pimelodella yuncensis* (Siluriformes: Pimelodidae) in Peru. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. **56** (2): 125-127.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003 *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. In: Taxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy. ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. (Combes, C. and Jourdane, J., eds.), Perpignan. pp. 37-58.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 1991. Neotropical Monogenea. 16. New species of Oviparous Gyrodactylidea with proposal of *Nothogyrodactylus* gen. n. (Ooegyrodactylidae). *Journal of Helminthology Society of Washington*. **58** (1): 7-15.
- Kritsky, D. C. e Thatcher, V. E. 1977. *Phanerothecium* gen. nov. and *Fundulotrema* gen. nov. Two new genera of viviparous Monogenoidea (Gyrodactylidae), with a description of *P. caballeroi* sp. nov. and a key to the subfamilies and genera of the family. *Excerta Parasitológica em memória Del doctor Eduardo Caballero y Caballero, Instituto de Biología, Publicaciones Especiales* **4**: 53-60.

- Kritsky, D. C., Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogenoidea. 22. Variation in *Scleroductus* species (Gyrodactylidea, Gyrodactylidae) from Siluriformes fishes of Southeastern Brazil. *Journal of Helminthology Society of Washington* **62** (1): 53-56.
- Pálsson, J. e Beverly-Burton, M. 1983. *Laminiscus* n. g. (Monogenea: Gyrodactylidae) from capelin, *Mallotus villosus* (Müller), (Pisces: Osmoridae) in the northwest Atlantic with redescription of *L. gussevi* n. comb., *Gyrodactyloides petruchewskii*, and *G. andriaschewi*. *Canadian Journal of Zoology* **61** (2): 298-306.
- Popazoglo, F. e Boeger, W. A. 2000. Neotropical Monogenoidea. 37. Redescription of *Gyrodactylus superbis* (Szidat, 1973) comb. N. and description of two new species of *Gyrodactylus* (Gyrodactylidea: Gyrodactylidae) from *Corydoras paleatus* and *C. ehrhardti* (Teleostei: Siluriformes: Callichthyidae) of Southern Brazil. *Folia Parasitologica* **47**: 105 – 110.

Legendas

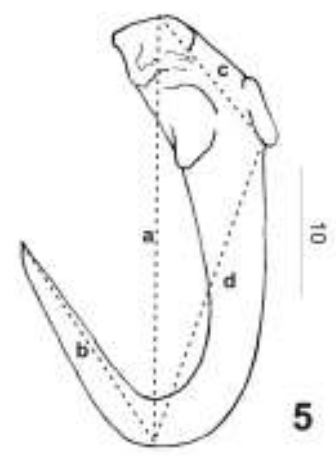
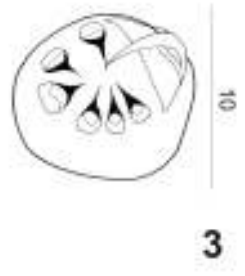
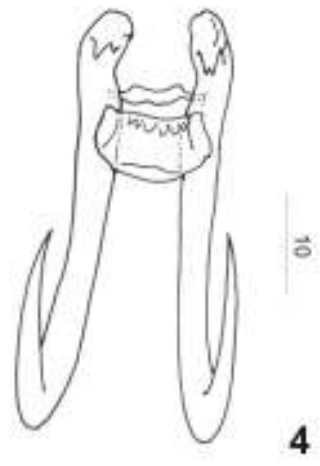
Figura 1 – 5. *Gyrodactylus* sp. n. 5. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Kronichthys lacerta* (Loricariidae), holótipo, vista ventral. **1.** Corpo inteiro. **2.** Gancho. **3.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **4.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **5.** Âncora; Medidas – **a.** Comprimento total da âncora, **b.** Comprimento da ponta da âncora, **c.** Comprimento da raiz superficial da âncora, **d.** Comprimento da lâmina da âncora.

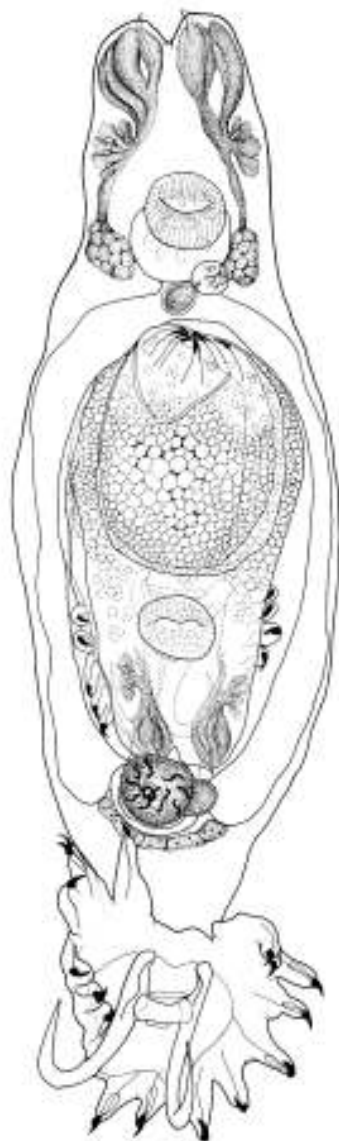
Figura 6 – 10. *Gyrodactylus* sp. n. 6. (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Pareioraphis parmula* Pereira, 2005 (Loricariidae), holótipo, vista ventral. **6.** Corpo inteiro. **7.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **8.** Gancho. **9.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **10.** Âncora.

Figura 11 – 15. *Gyrodactylus* sp. n. 7 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Callichthys* sp. (Callichthyidae), holótipo, vista ventral. **11.** Corpo inteiro. **12.** Gancho. **13.** Órgão Copulatório Masculino (OCM) e vesícula seminal. **14.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **15.** Âncora.

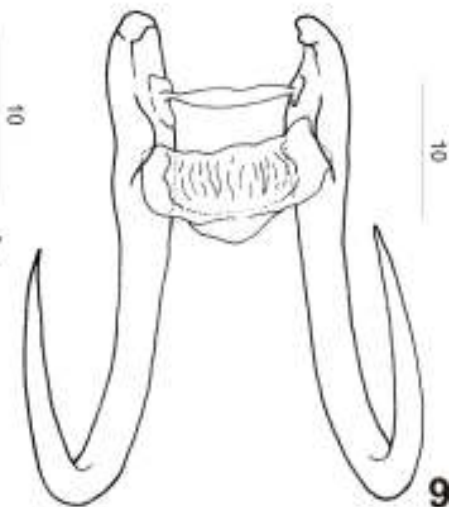
Figura 16 – 22. *Scleroductus* sp. n. 1 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Pimelodidae), holótipo, vista ventral. **16.** Corpo inteiro. **17.** Gancho. **18.** Órgão Copulatório Masculino (OCM), vista ventral. **19.** OCM, visão lateral. **20.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, e escudo da barra superficial. **21.** Âncora. **22.** Região do testículo e massa de vitelária.

Figura **23.** Comparação entre âncoras dos morfotipos de *Scleroductus* propostos por Kritsky *et al.* (1995) e *Scleroductus* sp. n. 1. As âncoras em cinza escuro são dos morfotipos de Kritsky *et al.* (1995) e em cinza claro são as âncoras de *Scleroductus* sp. n. 1 sp. n. **A.** Âncora de *Scleroductus* de *Rhamdia quelen*; **B.** Âncora de *Scleroductus* de *Pimelodella* sp. **C.** Âncora de *Scleroductus* de *Trachelyopterus striatulus*. **D.** Âncora de *Scleroductus* de *Glanidium melanopteron*. Todos os desenhos estão na mesma escala. Barra da escala = 25 µm.





7



10

9



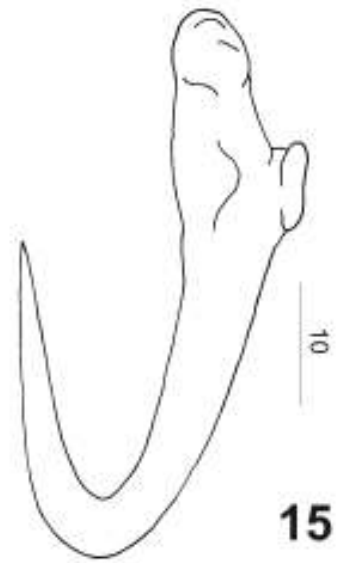
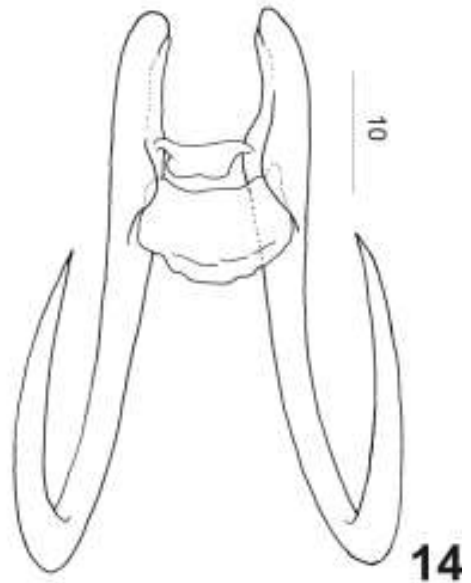
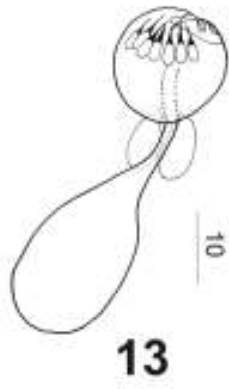
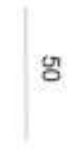
10

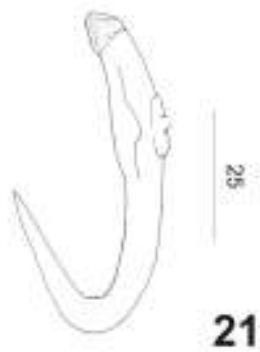
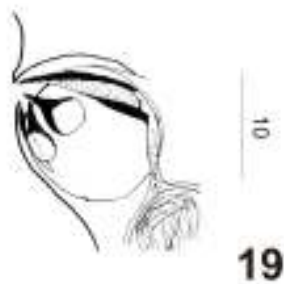
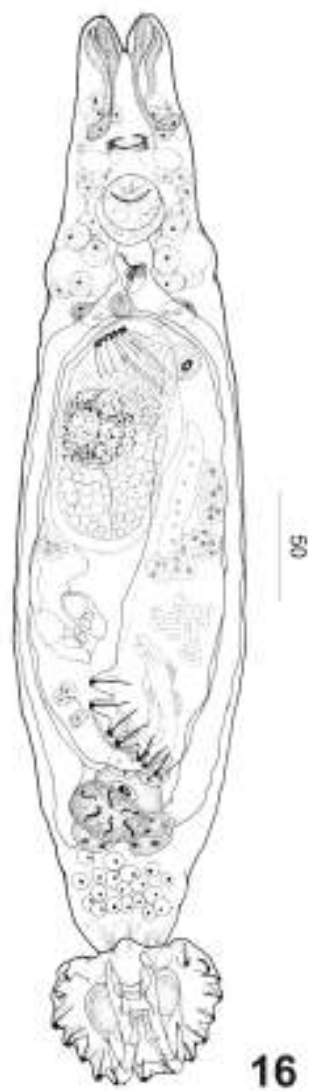
8



10

10





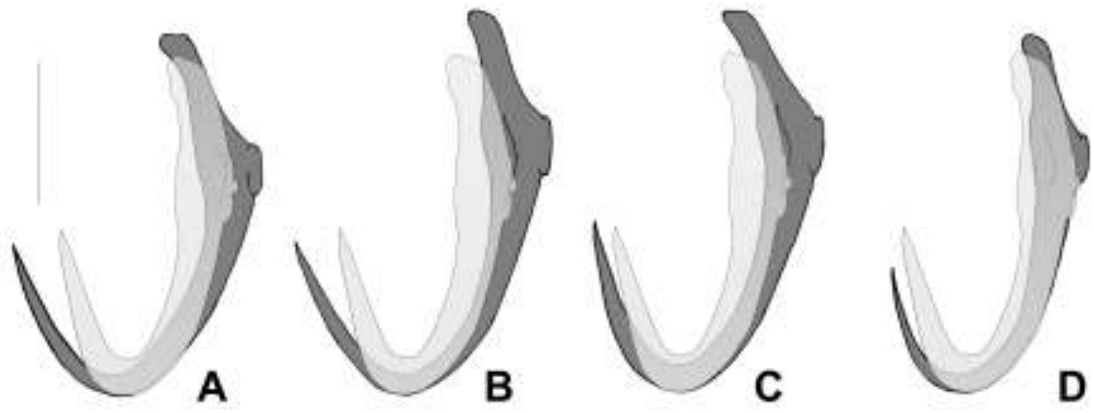


Figura 23

CAPÍTULO IV

Proposta de dois novos gêneros de Gyrodactylidae vivíparos de peixes elétricos, *Electrophorus electricus* (Linnaeus, 1766) e *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 (Gymnotidae, Gymnotiformes) e a redescrição de *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003, de *Marcusenius macrolepidotus* (Peters, 1852) (Osteoglossiformes, Mormyridae)*.

* Este Capítulo foi preparado segundo “Guia para autores” da *Acta Zoologica*. Foram preparados dois artigos desse capítulo, um para a *Acta Zoologica* e outro para a *Systematic Parasitology*.

Resumo

Dois novos gêneros de Gyrodactylidae são propostos, Gênero n. A e Gênero n. B, ambos parasitos de superfície externa de Gymnotidae (Gymnotiformes). Gênero n. A é proposto para alocar Gênero n. A sp. n. 1 da superfície corporal do poraquê da América do Sul, *Electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), da região amazônica. O novo gênero é caracterizado por ter uma quilha superficial sobre a âncora e um esclerito R1 em forma de asas associado ao escudo da barra superficial. Gênero n. B sp. n. 1 é proposto parasitando a superfície corporal de *Gymnotus carapo*, do sudeste brasileiro. Gênero n. B sp. n. 1 assemelha-se a Gênero n. A sp. n. 1 pela presença de uma quilha na raiz superficial da âncora, porém, o esclerito R1 é alongado, contendo ranhuras e não está associado ao escudo; e cecos intestinais confluentes ao nível das gônadas. *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 do peixe buldogue africano, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes) é redescrito baseado em espécimes tipos disponíveis (parátipos). Contrário a descrição original, a barra superficial nesta espécie consiste de uma única peça e escleritos R1 e R2 conectados ao escudo. Ambas as espécies são similares a espécies que são membros de um grande clado, as quais apresentam barras acessórias, escleritos acessórios e/ou ganchos distribuídos em grupos anterior e posterior na margem do háptor.

Abstract

Two new genus are proposed, Gênero n. A is proposed to allocate Gênero n. A sp. n. 1 from the body surface of the Southamerican electric eel, *Electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), from the Amazon Region. The new genus is characterized by have an superficial keel on the anchor and a wing-shape shield of the superficial bar. Gênero n. B sp. n. 1 is proposed parasitizing the body surface of the

Gymnotus carapo, from Brazilian southeast. Genus n. B sp. n. 1 resemble to the Genus n. A. sp. n. 1 for the presence of a keel in the superficial root of the anchor, however, the R1 sclerite is elongated, containing grooves and it is not associated to the shield; and confluent intestinal ceca at the level of the gonads. *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003 from the African bulldog fish, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes) is redescribed based on available type specimens. Contrary to the original description, the superficial bar in this species consists of a single piece and sclerites R1 and R2 embedded within the shield. Both species are similar to species that are members of a great clade, which present accessory bars, accessory escleritos and/or hooks distributed in anterior and posterior groups in the margin of the haptor.

Introdução

Espécies de Gyrodactylidae geralmente apresentam um háptor armado com 16 ganchos uniformemente distribuídos em torno da sua margem, um par de âncoras ventrais, uma barra superficial (freqüentemente provida de um escudo posterior nas espécies vivíparas) e uma barra profunda conectada as raízes profundas das âncoras (Kritsky e Boeger, 2003). Todavia, em algumas espécies, os ganchos estão separados em agrupamentos posteriores e anteriores (*e.g. Macrogyrodactylus* spp., *Fundulotrema* spp.), enquanto outros podem apresentar um número variável de escleritos haptorais adicionais (*e.g. Swingleus* spp., *Polyclithrum* spp.). Kritsky e Boeger (2003) sugerem que estes grupos representam um agrupamento monofilético dentro de Gyrodactylidae, suportado principalmente pela distribuição desigual de ganchos em torno do háptor.

Embora apresente o estado primitivo de distribuição de ganchos e não tenha sido incluído na análise de Kritsky e Boeger (2003), *Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-

Powell, Mashego e Khalil, 2003, de *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes), da África do Sul, parece ser um membro do grupo de espécies que apresenta modificações em escleritos haptorais. A espécie é redescrita neste estudo e o gênero é redefinido baseado no estudo de espécimes tipos disponíveis. (parátipos)

Outras duas espécies, recentemente coletadas de peixes-elétricos sul americanos, são também possíveis membros desse clado de girodactídeos. Estas espécies são propostas aqui como membros únicos de dois novos gêneros de Gyrodactylidae.

Material e Métodos

Espécimes de Gênero n. A sp. n. 1 foram coletados da superfície corporal de *Electrophorus electricus* por Alistair D. M. Dove do aquário do “Marine Science Research Center, Stony Brook University” e fixados em álcool. Os indivíduos do Gênero n. B sp. n. 1 foram coletados da superfície de *Gymnotus carapo* coletado em um riacho no estado de São Paulo. Os indivíduos de Gênero n. A sp. n. 1 foram montados em meio de picrato de amônia (Malmberg, 1956). Espécimes do Gênero n. B sp. n. 1 foram montados em meio de Hoyer (evidencia estruturas do háptor) e corados com tricrômico de Gomori (para estudo da morfologia interna). Desenhos e fotografias foram feitos com o auxílio de uma câmara clara e câmera Olympus Q Color 5, respectivamente, acoplados em um microscópio com contraste de fase (Olympus BX 51). As medidas foram feitas com programa SigmaScan Pro Image Analysis v 5.0 e são dadas em micromêtros (μm); a média é dada, seguida pela amplitude da medida das estruturas (n) entre parênteses. Escalas (todas em micromêtros) foram adicionadas às fotografias com o software ImageJ 1.33u (Wayne Rasband, National Institute of Health, USA). A nomenclatura dos escleritos acessórios haptorais é aquele utilizado por Kritsky e Boeger (2003) (ver também Capítulo I, nesse estudo).

A redescritção de *Mormyrogyrodactylus gemini* foi baseada na análise de parátipos (M-348) obtidos do “Institute of Parasitology, Academy of Science of the Czech Republic, České Budějovice”.

Espécimes foram depositados na Coleção Helminológica da fundação Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) - Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, na Coleção Helminológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) - Manaus, Amazonas, Brasil, no United States National Parasite Collection (USNPC) – United States of America, e na Coleção de Parasitos do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) como apresentado na descrição.

Resultados e Discussão

Subclasse Polyonchoinea Bychowsky, 1937

Ordem Gyrodactylidea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidae Van Beneden e Hesse, 1863

Gênero novo A

Diagnose genérica: Gyrodactylidae. Corpo dividido em região cefálica, tronco, pedúnculo, háptor. Dois lobos cefálicos, cada um contendo um órgão da cabeça, sensila. Glândulas cefálicas presentes. Olhos ausentes. Faringe composta por dois bulbos semi-esféricos, bulbo proximal glandular, bulbo distal da faringe muscular, contendo oito projeções digitiformes; esôfago curto; dois cecos intestinais, não confluentes. Gônadas tandem. Órgão copulatório masculino (OCM) bulboso, ventral, submediano, posterior a faringe, armado com um espinho, uma fileira de espineletes; vesícula seminal esférica, conectada ao OCM por um canal sinuoso duas glândulas prostáticas, postero-bilaterais. Útero com embriões. Glândulas presentes nas regiões pré, pós-uterina. Háptor com um par de âncoras ventrais, barra superficial e profunda;

16 ganchos distribuídos em grupos anteriores e posteriores; grupos bilaterais anteriores com 4 ganchos cada um; ganchos distribuídos em dois grupos, quatro pares nos lobos anteriores, quatro pares anteriores, sobre lobos haptoriais bilaterais, quatro pares sobre a margem posterior do háptor.; âncora com raiz superficial robusta contendo quilha superficial, raiz profunda alongada; esclerito acessório presente na extremidade da raiz superficial; barra superficial subtriangular com projeções antero-laterais; escudo uma placa única em forma de asas.

Gênero n. A sp. n. 1

(Figuras 1 - 6)

Descrição (baseada em oito espécimes): corpo fusiforme 978 (808 - 1162, n = 6) de comprimento, maior largura na região do testículo, 232 (191 - 293, n = 6). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspicuos; Bulbo faringeal proximal 76 (70 - 90, n = 5) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 69 (65 - 80, n = 5) de diâmetro, muscular, com projeções digitiformes . Órgão copulatório masculino (OCM) 34 (30 - 38, n = 5) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e 4 espineletes, dispostos em uma fileira. Vesícula seminal esférica com parede fina, conectada ao OCM por um canal sinuoso (vesícula seminal distal). Vesícula associada de função desconhecida, com fina parede, conectada a base do OCM. Testículo 92 (68 - 105, n = 5) de comprimento, 89 (60 - 105, n = 5) de largura, pós-germario, ovalado. Receptáculo seminal entre o testículo e o germário. Germário 51 (28 - 70, n = 5) de comprimento, 59 (38 - 70, n = 5) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos de glândulas, um grupo ao nível da bifurcação dos cecos e um grupo na região testicular. Dois pares bilaterais de células ovais no pedúnculo, aparentemente glândulas; cada par envolvido por membrana, com ductos estendendo-se do pedúnculo a base do háptor.

Háptor 212 (203 - 225, n = 6) de comprimento, 228 (220 - 243, n = 6) de largura, cordiforme. Âncora 158 (153 - 165, n = 6) de comprimento; lâmina levemente curvada 99 (88 - 103, n = 6) de comprimento; ponta recurvada 55 (50 - 58, n = 6) de comprimento; raiz superficial robusta, com quilha superficial interna, ampla esclerotização na extremidade distal; raiz profunda alongada. Esclerito na extremidade da raiz superficial presente. Barra superficial 45 (43 - 48, n = 6) de comprimento, 25 (23 - 25, n = 6) de largura, subtriangular, com projeções antero-laterais curtas. Escudo da barra superficial extensamente sulcado, em forma de asa. Barra profunda cilíndrica, fina. Gancho 48 (47 - 49, n = 9) de comprimento; cabeça do gancho 6 (5 - 6, n = 3) de comprimento; ponta alongada, curta; lâmina robusta; bico e calcanhar quadrados.

Hospedeiro tipo: *Electrophorus electricus* (Linnaeus, 1766) (Electrophoridae, Gymnotiformes).

Localidade tipo: aquário de água doce do “Marine Science Research Center”, Stony Brook University, USA; originalmente coletado de uma localidade desconhecida no rio Amazonas, Amazonas Brasil.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP 6352; parátipos – MZUSP 6353 a-c (n = 3); UNPC 98771-98772 (n = 2); INPA 497a-d (n = 4).

Comentários: sete outros gêneros de girodactilídeos incluem espécies com pares de ganchos, formando grupos anteriores e posteriores no háptor. Somente *Laminiscus* Pálsson e Beverly-Burton, 1983, *Gyroductyloides* Bychowsky e Polyanski, 1953, e *Polyclithrum* Rogers, 1967 incluem espécies com 4 pares de ganchos localizados em dois grupos antero-laterais, os quais sugerem uma afinidade filogenética destes grupos com o novo gênero. A espécie tipo é única espécie do Gênero n. A sp. n. 1 pode ser

facilmente diferenciada de espécies daqueles gênero, principalmente, pela combinação dos seguintes caracteres: escudo da barra superficial com sulcos longitudinais em forma de asa e uma forte quilha sobre a face interna da raiz superficial da âncora. Adicionalmente, nenhum outro girodactilídeo vivíparo conhecido apresenta uma vesícula tipo receptáculo seminal como observado nessa nova espécie. Gênero n. A sp. n. 1 possui uma vesícula seminal que lembra muito aquelas observadas em espécies de Gyrodactylidae ovíparos. Uma grande vesícula esférica está conectada à base do OCM por um ducto sigmóide. Esta similaridade entre Gênero n. A sp. n. 1 e as espécies ovíparas, entretanto, são provavelmente homoplásticas.

Embora os espécimes de Gênero n. A sp. n. 1 tenham sido coletados de poraquê mantidos em aquário, é provável que esta espécie de peixe represente seu hospedeiro tipo na natureza. Os espécimes de hospedeiros, desde a captura nunca entraram em contato com membros de outras espécies de peixe, reduzindo a possibilidade de troca de hospedeiro (Alistair Dove, comunicação pessoal).

Gênero n. B

Diagnose genérica: Gyrodactylidae. Corpo dividido em região cefálica, tronco, pedúnculo curto, háptor. Dois lobos cefálicos, cada um contendo um órgão da cabeça, sensila. Glândulas cefálicas presentes. Olhos ausentes. Faringe composta por dois bulbos semi-esféricos, bulbo proximal glandular, bulbo distal da faringe muscular, contendo oito projeções digitiformes; esôfago longo; dois cecos intestinais, confluentes próximos das gônadas. Gônadas tandem; testículo pós-germário. Órgão copulatório masculino (OCM) bulboso, ventral, submediano, posterior a faringe, armado com um espinho, duas fileiras de espineletes; vesícula seminal esférica, conectada ao OCM por um canal sinuoso; uma glândula prostática, impar. Útero com até duas gerações de

embriões. Glândulas presentes na região pós-uterina. Háptor com um par de âncoras ventrais, barra superficial, com projeção antero-mediana e barra profunda; 16 ganchos distribuídos em grupos anteriores e posteriores; grupos bilaterais anteriores com 5 ganchos cada um; âncora com raiz superficial contendo quilha superficial, raiz profunda alongada; barra superficial sub-retangular com pequenas projeções antero e postero-laterais; escudo ausente, esclerito R1 presente.

Espécie tipo e única espécie: Gênero n. B sp. n. 1, de *Gymnotus carapo* (Linnaeus, 1758) (Gymnotidae).

Gênero n. B sp. n. 1

(Figs. 7 – 12)

Descrição (baseada em 12 espécimes): corpo fusiforme, alongado, 746 (654 – 858, n = 8) de comprimento, maior largura próximo ao testículo, 128 (109 – 161, n = 8). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspicuos. Bulbo faringeal proximal 44 (34 – 53, n = 9) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 47 (43 – 52, n = 9) de diâmetro, muscular, com projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 23 (17 – 40, n = 6) de diâmetro, bulboso, armado com espinho, 2 fileiras de espineletes, oito espineletes na fileira externa, 8 espineletes menores na fileira interna. Vesícula seminal arredondada com uma parede grossa, conectada ao OCM por um canal alongado, levemente sinuoso, com parede grossa. Glândula prostática impar, fusiforme, com parede fina; glândulas prostáticas unicelulares pareadas não foram observadas. Testículo 48 (35 – 64, n = 3) de comprimento, 40 (24 – 52, n = 3) de largura, pós-germinal, subtriangular. Vesícula próxima ao testículo, menor que o germário, de função desconhecida. Germário 27 (26 – 30, n = 3) de diâmetro, ventral, arredondado. Útero com até duas gerações de embriões. Um grupo de glândulas, na região testicular. Um par de células arredondadas, aparentemente glândulas na base do háptor. Háptor

181 (157 – 205, n = 7) de comprimento, 168 (140 – 205, n = 7) de largura. Âncora 145 (110 – 283, n = 7) de comprimento; lâmina 88 (73 – 116, n = 7) de comprimento, levemente curvada; ponta 33 (25 – 40, n = 7) de comprimento; raiz superficial robusta; raiz profunda alongada. Quilha superficial iniciando na raiz superficial até o início da lâmina da âncora. Esclerito na extremidade da raiz superficial presente. Barra superficial 33 (31 – 35, n = 2) de comprimento, 17 (16 – 18, n = 2) de largura, sub-retangular, com extremidades arredondadas e levemente projetadas. Ausência de escudo da barra superficial. Escleritos R1, 55 (54 – 56, n = 2) de comprimento, laterais às âncoras, com ranhuras, alargamento na extremidade posterior. Projeção espatulada antero-mediana (PAM) presente na barra superficial. Barra profunda retangular com extremidades arredondadas. Dois conjuntos de almofadas não esclerotizadas são observadas; uma almofada única na região anterior do háptor, (AA – Fig. 12), 128 (106 – 137, n = 7) de comprimento, 38 (31 – 47, n = 7) de largura, com espessamento na região inferior com sulco central; duas almofadas laterais as âncoras, (AL – Fig. 12), ovais, 77 (67 – 86, n = 8) de comprimento, 41 (24 – 47, n = 8) de largura. Ganchos divididos em dois grupos, cinco pares nos lobos anteriores, bilateralmente distribuídos e três pares no limite posterior do háptor. Haste do gancho 36 (32 – 44, n = 6) de comprimento; cabeça do gancho 3,4 (3,2 – 3,8, n=7) de comprimento, robusto; ponta reta; lâmina reta, curta, robusta; bico arredondado; calcanhar com extremidade arredondada, com porção superior arredondada na base da lâmina da ponta; calcanhar e bico formam uma base reta na extremidade mais inferior da cabeça do gancho; plataforma reta, inclinada.

Hospedeiro tipo: *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 (Gymnotidae, Gymnotiformes).

Localidade tipo: nascente do Córrego do Feijão, São Carlos, SP (22o 06' 10,7"S, 47o 44' 36,7W), em 16 de maio de 2005.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – CHIOC 36854a; parátipos – CHIOC 36854b-e (n = 4); UNPC 99554-99555 (n = 2); INPA 498a-d (n = 4).

Comentários: Gênero n. B sp. n. 1 é aparentemente membro do grupo de espécies formado por *Accessorius* An, Jara e Cone, 1991, *Fundulotrema* Kritsky e Thatcher, 1977, *Gyrodactyloides*, *Macrogyrodactylus* Malmberg, 1956, *Polyclithrum*, *Swingleus* Rogers, 1969 e Gênero n. A sp. n. 1 como indicado pela presença de ganchos separados em grupos anterior e posterior do háptor (ver Kritsky e Boeger, 2003). Entretanto, Gênero n. B sp. n. 1 é a única espécie do grupo a ter cinco pares de ganchos nos lobos anteriores (todas as outras espécies têm de 1-4 pares).

Outros caracteres que distinguem Gênero n. B sp. n. 1 é a presença de cecos confluentes posteriormente e de almofadas no háptor. Entre as espécies de Gyrodactylidae conhecidas, somente *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky e Fritts, 1970 e *Isancistrum subulatae* Llewellyn, 1984 têm cecos intestinais confluentes mas elas são claramente distintas da nova espécie por perderem a maioria dos escleritos haptorais.

As almofadas bilaterais ao complexo de barras-âncoras observados em Gênero n. B sp. n. 1 tem forma e posição similar aos escleritos relatados por Luus-Powell *et al.* (2003) de *M. gemini* como esclerito BA3 (*sensu* Rogers, 1967). É possível determinar a natureza de tais estruturas (esclerotizada ou não), em Monogenoidea, com a utilização de tricrômico de Gomori. Barras esclerotizadas e escleritos acessórios normalmente coram de vermelho escuro, enquanto que estruturas de tecido de natureza muscular ou conectivo, coram de verde/azul claro. O tecido de natureza conectiva das almofadas de Gênero n. B sp. n. 1 foram confirmados dessa maneira, e portanto, não representam

escleritos BA3. Além de Gênero n. B sp. n. 1, as almofadas bilaterais sobre o háptor parecem estar representadas também em espécies de *Macrogyrodactylus* (Walter Boeger, comunicação pessoal).

A similaridade de *M. gemini* com espécies do Gênero n. B sp. n. 1, Gênero n. A sp. n. 1, *Gyrodactyloides* e *Swingleus* pode ser inferida através da presença de escleritos R1 associados à barra superficial. Embora, *M. gemini*, um parasita do “African bulldog” *M. macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes), não ter ganchos organizados em grupos anteriores e posteriores no háptor.

Entre estas espécies, Gênero n. B sp. n. 1 e *M. gemini* possuem um processo antero-mediano na barra superficial que sugere que estas espécies podem compartilhar um antepassado imediato. Por outro lado, uma quilha na raiz superficial da âncora sugere proximidade entre Gênero n. A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1. Estas últimas espécies também são os únicos girodactilídeos conhecidos que ocorrem em espécies de Gymnotiformes, uma ordem de peixe com espécies encontradas somente na Região Neotropical.

A resolução das relações filogenéticas entre estas espécies será possível após a análise filogenética de dados morfológicos e, talvez, moleculares. Os resultados de tais análises podem também dar informações sobre a biogeografia histórica do grande clado, testando algumas das hipóteses de Boeger *et al.* (2003) a respeito da origem de Gyrodactylidae. Estes autores sugerem que Gyrodactylidae e muitas das linhagens basais da família tiveram origem na América do Sul continental e dispersaram, provavelmente por sucessivos eventos de troca de hospedeiros, incluindo hospedeiros marinhos, para ambientes de água doce de outros continentes. O clado do qual o Gênero n. B sp. n. 1 é provavelmente um membro, tem espécies ocorrendo em muitos continentes e oceanos, mas, de acordo com Kritsky *e* Boeger (2003), a única espécie do

gênero mais basal, *Accessorius*, é parasita de uma espécie de peixe de água doce Neotropical. A posição filogenética relativa das duas outras espécies Sul-Americanas, Gênero n. A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1 e as espécies marinhas serão fundamentais para esta análise.

***Mormyrogyrodactylus* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003.**

Diagnose emendada: corpo dividido em região cefálica, tronco, pedúnculo, háptor. Dois lobos cefálicos, cada um com órgãos da cabeça; sensila. Glândulas cefálicas presentes. Olhos ausentes. Faringe composta por dois bulbos semi-esféricos; esôfago curto; dois cecos intestinais; não confluentes. Gônadas tandem; testículo pós-germario. Órgão Copulatório Masculino (OCM) consistindo de uma bolsa muscular alongada com vários espineletes, um espinho central. Útero com embriões. Glândulas presentes, pré, pós-região uterina. Barra peduncular presente. Háptor com um par de âncoras, barras ventral e dorsal presentes, 16 ganchos regularmente distribuídos. Escleritos R1 e R2 associados ao escudo da barra superficial. Quatro pares de barras acessórias.

Espécie tipo e única: Mormyrogyrodactylus gemini Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003.

***Mormyrogyrodactylus gemini* Luus-Powell, Mashego e Khalil, 2003.**

(Figuras 13 - 18)

Descrição (baseada em 3 parátipos): corpo fusiforme, 547 (490– 634 n = 3) de comprimento, maior largura na região da barra peduncular, 163 (111 – 193, n = 3). Lobos cefálicos, glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 37 (n = 1) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 24 (n = 1) de

diâmetro, muscular, projeções digitiformes do bulbo distal não observadas. Órgão copulatório masculino (OCM) 55 (n = 1) de comprimento, muscular, alongado, com fina parede, armado com espinho central tipo-agulha 44 (n = 1) de comprimento, circundado por numerosos espineletes tipo-farpa, com uma base larga. Vesícula seminal, glândulas prostáticas não observadas. Testículo 55 (n = 1) de diâmetro, cordiforme. Duas massas alongadas aparentemente sinciciais adjacentes ao testículo de desconhecida função. Germário ovalado, ventral. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos bilaterais de folículos sinciciais, pré-uterino e testicular. Barra peduncular na região testicular, com 4 projeções glandulares, 2 curtas subterminais, 2 maiores submedianas; base da barra peduncular esclerotizada com indentações aculeiformes dentro das projeções submedianas. Háptor circular. Âncora 117 (102 – 125, n = 3) de comprimento; lâmina levemente 86 (78 – 92, n = 3) de comprimento, curvada; ponta 42 (35 – 46, n = 3) de comprimento, recurvada; raiz superficial longa, fina, ponta da raiz superficial coberta com esclerotização amorfa; raiz profunda tipo botão alongado. Barra superficial 29 (20 – 39, n = 2) de comprimento, 48 (34 – 61, n = 2) de largura, pentagonal, alongada com vértices arredondados; projeção anteromediana da barra superficial, barra circular contínua com o escudo. Escudo 43 (36 – 50, n = 2) de comprimento, uma única placa esclerotizada distalmente mais larga. Escleritos R1 e R2 associados ao escudo. Barra profunda cilíndrica, curta. Quatro barras acessórias (BA), em forma de placas, dispostas em dois grupos bilaterais; BA1, BA2 localizadas na extremidade da raiz superficial da âncora; BA3, BA4 laterais as âncoras. Ganchos de forma e tamanhos similares, regularmente distribuídos no háptor; haste do gancho, 4,4 (4,2 – 4,6, n = 3) de comprimento; cabeça do gancho 8,1 (7,8 – 8,5, n = 3) de comprimento; ponta reta; lâmina curta; bico côncavo; calcanhar truncado; plataforma levemente convexa.

Hospedeiro tipo: *Marcusenius macrolepidotus* (Peters, 1852) (Mormyridae, Osteoglossiformes).

Localidade tipo: represa Nwanedi-Luphephe (22° 39' S, 30° 25' E), Província do Norte, África do Sul.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes estudados: IPCR M348 (n = 3).

Comentários: a barra superficial de *M. gemini* foi descrita originalmente como um complexo de três estruturas: uma peça em “U” invertido, ligada a duas peças parcialmente conectadas a base e a duas extensões alongadas. Entretanto, estudos dos parátipos disponibilizados demonstraram que a barra superficial é, de fato, uma única estrutura subpentagonal com um escudo (Fig. 16 - 18). O final anterior da barra superficial e o escudo possuem espessamentos localizados (Figura 18). A região antero-mediana da barra apresenta um engrossamento circular ventral que provavelmente induziu ao erro de interpretação de um “esclerito em forma de U invertido” por Luus-Powell *et al.* (2003) (Fig. 17-19). No escudo formado por uma única placa, dois conjuntos de espessamentos são observados: duas regiões ao longo da margem lateral do escudo e um espessamento central alongado. Esses espessamentos são considerados por Kritsky e Boeger (2003) por serem homólogos aos escleritos R1 e R2, observados nas espécies de *Macrogyrodactylus* e gêneros relacionados, respectivamente. Kritsky e Boeger (2003) propõem distintos estados de caráter para associações de escleritos R1 e R2 com a barra superficial (a série de homólogos 21 dos autores), sempre que incorporado ou não no escudo. Na única espécie de *Mormyrogyrodactylus*, os escleritos R1 e R2 são conectados ao escudo da barra superficial, como em espécies de *Fundulotrema* e *Swingleus*. *Mormyrogyrodactylus gemini* possui quatro placas

haptorais acessórias (Fig. 17). A placa BA4 não foi descrita nem ilustrada na descrição original. As placas BA1 e BA2 são muito similares na morfologia e posicionamento com as barras acessórias observadas nas espécies de *Polyclithrum*. Entretanto, a mesma terminologia usada por Rogers (1967) tenha sido utilizada para nomear as barras acessórias em *M. gemini*, a homologia das placas com aquelas das espécies de *Polyclithrum* e outras espécies de Gyrodactylidae não foi ainda testada, requerendo a inclusão destas espécies na hipótese filogenética do grupo. Embora *M. gemini* não apresente os ganchos distribuídos em grupos anteriores e posteriores, este também parece ser um membro do clado proposto por Kritsky e Boeger (2003) que inclui *Macrogyrodactylus* a gêneros correlatos baseados, principalmente, na presença de barras acessórias. Como em espécies de *Swingleus* e *Fundulotrema*, *M. gemini* apresenta uma barra peduncular. Nas espécies dos dois primeiros gêneros, as barras são esclerotizadas e possuem uma pequena fenestra (Cone e Odense, 1998) enquanto que em *M. gemini* esta é glandular na sua maior parte. Assim, estas estruturas mais provavelmente refletem características homoplásticas.

Agradecimentos

Os autores agradecem aos pesquisadores Ângela T. Silva-Souza (UEL, PR), à Daniele F. Rosim (IIE, São Carlos, SP) e a José Galizia Tundisi (IIE, São Carlos, SP), Joaber Pereira Junior (FURG, RS) por auxiliarem na fase de campo e por disponibilizarem material e equipe em São Carlos. Aos pesquisadores Roberto Reis, Carlos A. Lucena, Vinicius A. Bertaco e Edson H. dos Santos Pereira (Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), pela identificação dos hospedeiros. A Fundação Araucária (Protocolo 932) pelo

financiamento parcial do projeto e ao CNPq (Processo N° 140629/3-2003) pela bolsa cedida a RTV.

Literatura Citada

- Boeger, W.A., Kritsky, D. C. e Pie, M. R. 2003. Context of diversification of the viviparous Gyrodactylidae (Platyhelminthes, Monogenoidea). *Zoologica Scripta* **32**:437-448.
- Cone, D. e Odense, P. H. 1988. Light and scanning electron microscope studies of *Fundulotrema prolongis* (Monogenea: Gyrodactylidae) parasitizing *Fundulos diaphanus* (Cyprinodontidae) in Nova Scotia, Canada, with an emended diagnosis of *Fundulotrema*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **55** (2): 224-228.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003 *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. In: Taxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy. ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. (Combes, C. and Jourdane, J., eds.), pp. 37-58. Perpignan.
- Luus-Powell, W. J., Mashego, S. N. e Khalil, L. F. 2003. *Mormyrogyrodactylus gemini* gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae), a new gyrodactylid from *Macusenius macrolepidotus* (Mormyridae) from South Africa. *Folia Parasitologica* **50**: 49-55.
- Malmberg, G. 1956. On a new genus of viviparous monogenetic trematodes. *Arkiv för Zoologi* **10** (3): 317-329.
- Rogers, W.A. 1967. *Polyclithrum mugilini* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae: Polyclithrinae subfam. n.) from *Mugil cephalus* L.. *Journal of Parasitology* **53**: 274-276.

Vianna, R. T., Boeger, W. A. & Dove, A. D. M. No prelo. Neotropical Monogenoidea.

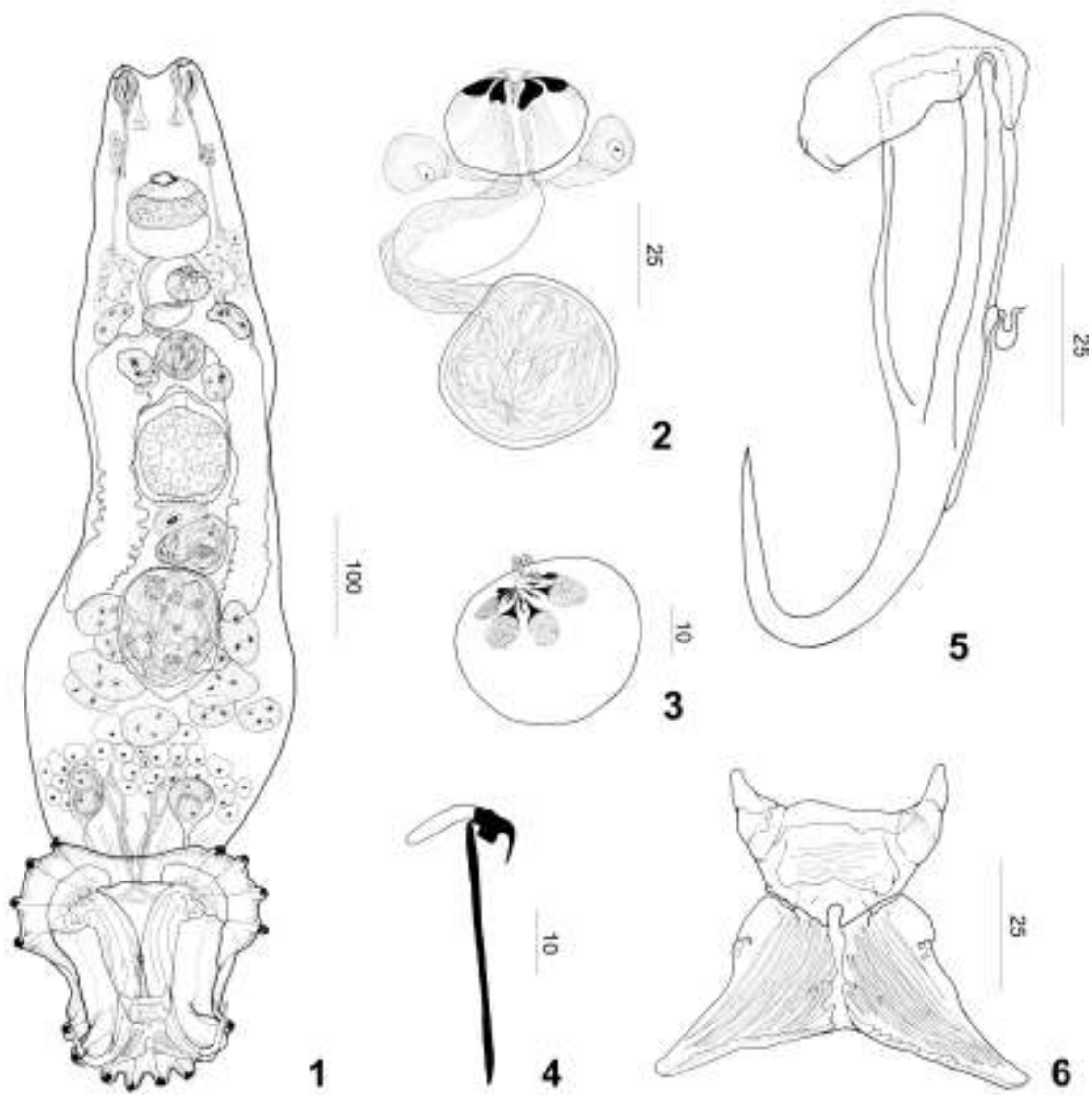
51. *Scutalatus magniancoratus* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae) from the South-American electric eel, *Electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), and redescription of *Mormyrogyrodactylus gemini* from the African bulldog, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes). *Acta Zoologica*.

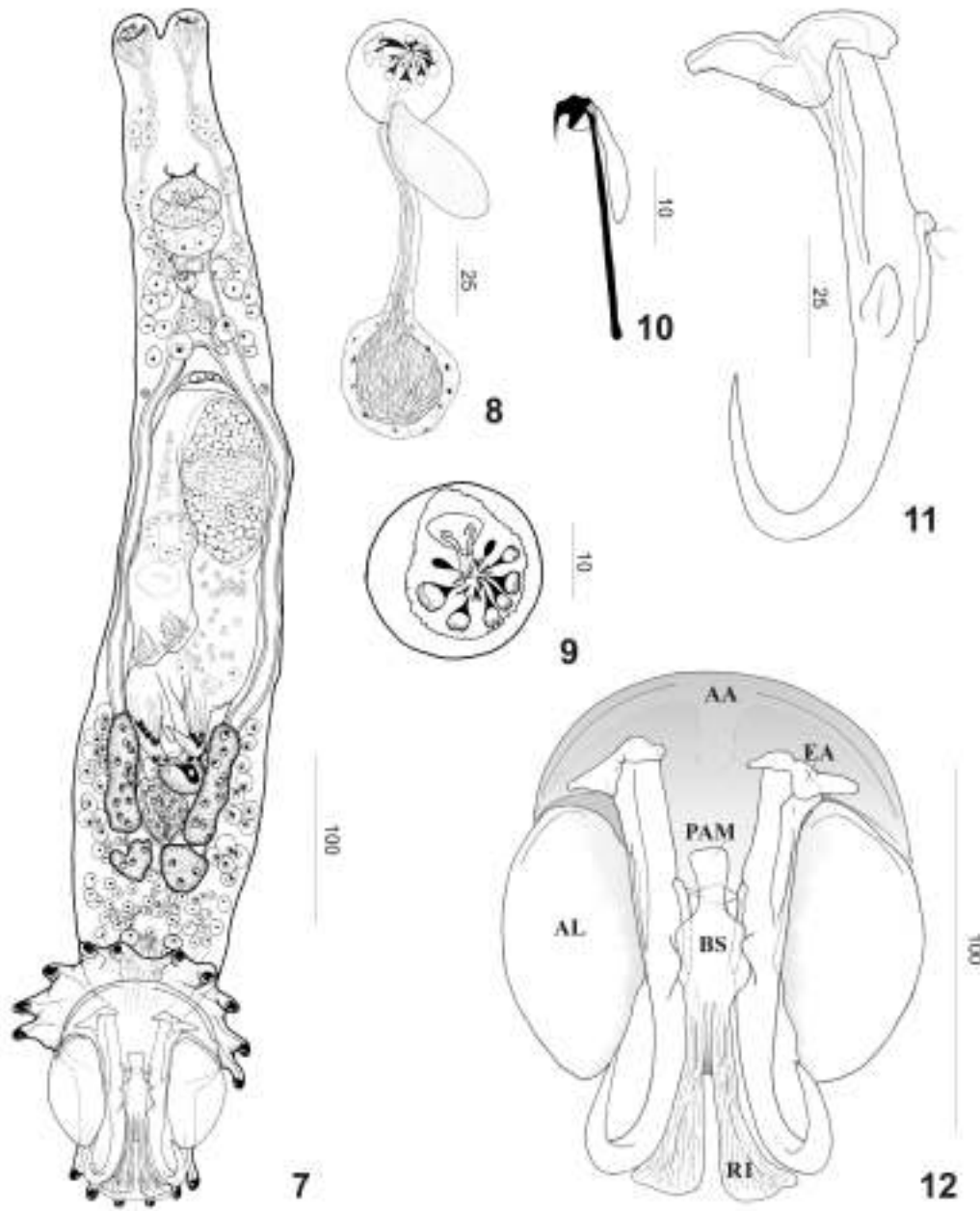
Legendas

Figuras 1 – 6. Gênero n. A sp. n. 1 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Electrophorus electricus* (Gymnotidae). **1.** Corpo inteiro, holótipo, vista ventral. **2.** Órgão Copulatório Masculino (OCM), complexo de vesículas. **3.** Bulbo do OCM. **4.** Gancho. **5.** Âncora. **6.** Barra superficial e escudo da barra superficial.

Figuras 7 – 12. Gênero n. B sp. n. 1 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Gymnotus carapo* (Gymnotidae). **7.** Corpo inteiro, holótipo, vista ventral. **8.** Órgão Copulatório Masculino (OCM), complexo de vesículas. **9.** Bulbo do OCM. **10.** Gancho. **11.** Âncora. **12.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, escudo da barra superficial, escleritos R1 e almofadas. AA - Almofada anterior, AL - almofada lateral, EA - Esclerito acessório associado à raiz superficial, PAM - Projeção antero-mediana, BS - Barra superficial.

Figuras 13 – 18. *Mormyrogyrodactylus gemini* (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae). **13.** Corpo inteiro, parátipo, vista ventral. **14.** Gancho. **15.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **16.** Complexo de âncoras, barras superficial e profunda, escudo da barra superficial, escleritos R1, R2 e barras acessórias (BA), BA1 à BA4, BP - Barra profunda, EA - Esclerito acessório associado à raiz superficial, PAM - Projeção antero-mediana. **17.** Barra peduncular (Seta). T – Testículo, G - Germário. **18.** Complexo de âncoras e barras, mostrando a projeção antero-mediana (PAM) da barra superficial (detalhe). BP – Barra profunda, BS – Barra superficial, E – Escudo, R1 e R2 – Escleritos R1 e R2.







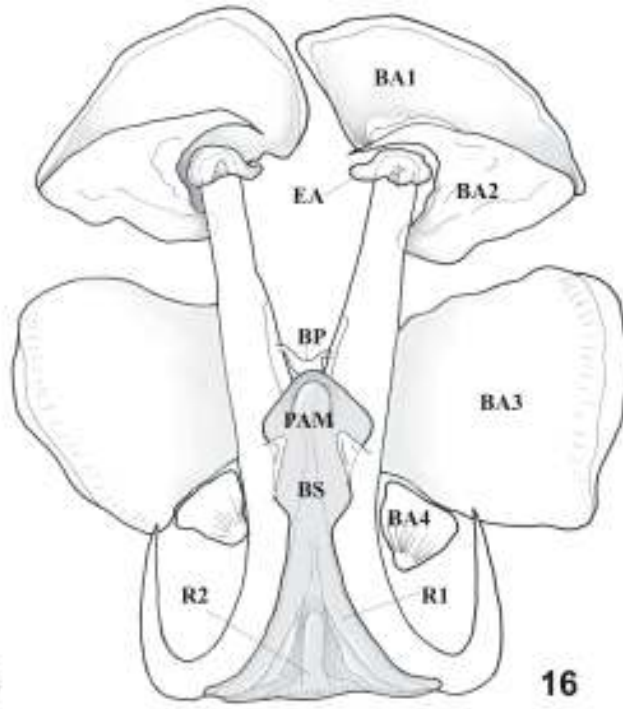
13



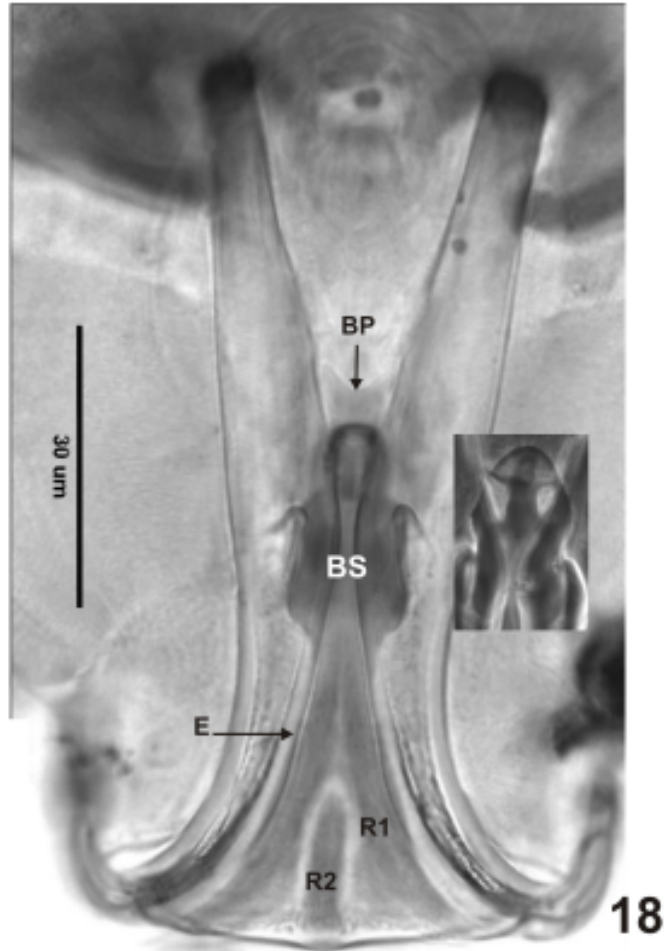
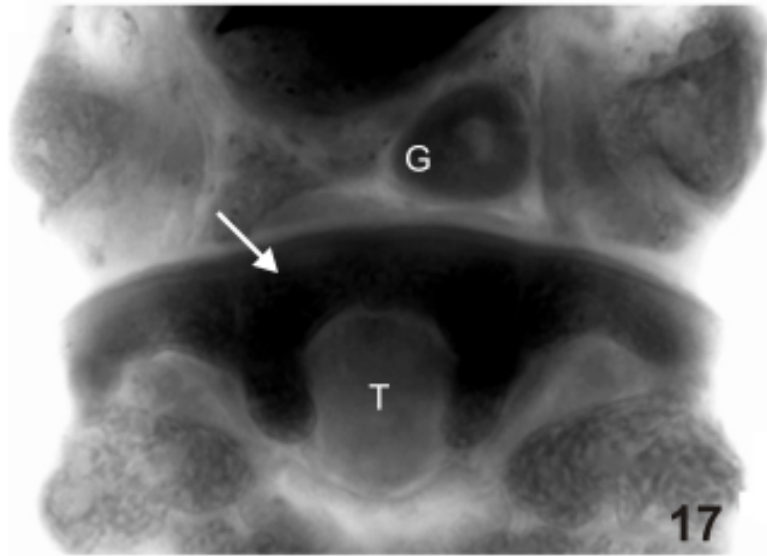
14



15



16



CAPÍTULO V

Seis novas espécies de *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 de Perciformes e Atheriniformes do sul do Brasil*.

* Este Capítulo foi preparado segundo “Guia para autores” da *Acta Zoologica*.

Resumo

Cinco novas espécies de *Gyrodactylus* são descritas para peixes Perciformes: *Gyrodactylus* sp. n. 8 de *Cichlasoma portalegrense* (Hensel, 1870) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 9 de *Cichlasoma facetum* (Jenyns, 1842) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 10 de *Geophagus brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1824) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 11 de *Selene setapinnis* (Mitchill, 1815) (Carangidae) e *Gyrodactylus* sp. n. 13 de *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae); e *Gyrodactylus* sp. n. 12 da superfície corporal de *Atherinella brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1825) (Atherinopsidae, Atheriniformes). *Gyrodactylus* sp. n. 9 caracteriza-se por apresentar o bulbo distal da faringe subdividido transversalmente, escudo e uma constrição antero-mediana na barra superficial. *Gyrodactylus* sp. n. 8 e *Gyrodactylus* sp. n. 10 são espécies muito semelhantes pois não apresentam escudo da barra superficial e possuem uma leve projeção antero-mediana na barra superficial e diferem apenas pelo número de fileiras de espineletes do OCM. *Gyrodactylus* sp. n. 11 (marinha) e *Gyrodactylus* sp. n. 12 (estuarina) apresentam a raiz superficial da âncora dobrada, barra superficial com projeções antero-laterais e se diferenciam pelo número de espineletes do OCM e forma da cabeça do gancho. *Gyrodactylus* sp. n. 12 (estuarina) é caracterizada pela presença de barras acessórias na extremidade da raiz superficial da âncora. *Gyrodactylus* sp. n. 13 é caracterizada por possuir a barra profunda com uma forte constrição mediana.

Abstract

Five new species of *Gyrodactylus* are described from Perciformes fish: *Gyrodactylus* sp. n. 8 from *Cichlasoma portalegrense* (Hensel, 1870) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 9 from *Cichlasoma facetum* (Jenyns, 1842) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 10 from *Geophagus brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1824) (Cichlidae); *Gyrodactylus* sp. n. 11

from *Selene setapinnis* (Mitchill, 1815) (Carangidae) and *Gyrodactylus* sp. n. 13 from *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae); and *Gyrodactylus* sp. n. 12 of the corporal surface of *Atherinella brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1825) (Atherinopsidae, Atheriniformes). *Gyrodactylus* sp. n. 9 is characterized by having distal bulb of pharynx transversally subdivided, shield and a antero-median constriction in the superficial bar. *Gyrodactylus* sp. n. 8 and *Gyrodactylus* sp. n. 10 are closed related by the absence of shield of the superficial bar and they possess a antero-medium projection in the bar superficial and differ in the number of rows of espineletes of OCM. *Gyrodactylus* sp. n. 11 (marine) and *Gyrodactylus* sp. n. 12 (estuarine) present fold in the the superficial root of anchor, superficial bar with anterolateral projections and differ for the number of espineletes of OCM and form of the head of the hook. *Gyrodactylus* sp. n. 12 (estuarina) is characterized by presence of accessory bars in the extremity of the superficial root of the anchor. *Gyrodactylus* sp. n. 13 is characterized by possessing the deep bar with a strong medium constriction.

Introdução

Dezoito espécies e quatro morfotipos de *Gyrodactylus* ocorrem na Região Neotropical e parasitam uma grande variedade de hospedeiros, entre eles Siluriformes, Characiformes, Cyprinodontiformes e Perciformes. No entanto, poucas espécies foram registradas de hospedeiros Perciformes. Dentre essas estão: *Gyrodactylus geophagensis* Boeger e Popazoglo, 1995, parasito de *Geophagus brasiliensis* (Cichlidae), *G. curemae* Conroy e Conroy, 1985 parasitando *Mugil curema* Valenciennes, 1836 (Mugilidae), *Gyrodactylus* sp.1, *Gyrodactylus* sp. 2 e *Gyrodactylus* sp. 3 de Cichlidae do México (Vidal-Martínez *et al.*, 2001).

Na América do Sul apenas *G. curemae* foi descrito de ambiente estuarino/marinho, da costa da Venezuela (Conroy e Conroy, 1985). O restante das espécies ocorre em ambientes de água doce. No continente Americano a grande parte das espécies de *Gyrodactylus* de ambiente marinho foram descritas na Região Neártica (e.g. Mizelle e Kritsky, 1967a, 1967b).

Cinco espécies novas de *Gyrodactylus* são descritas de hospedeiros Perciformes. Três espécies de água doce *Gyrodactylus* sp. n. 8, *Gyrodactylus* sp. n. 9 e *Gyrodactylus* sp. n. 10, uma espécie estuarina *Gyrodactylus* sp. n. 13 e uma espécie marinha, *Gyrodactylus* sp. n. 11. *Gyrodactylus* sp. n. 12 é a única espécie Neotropical que parasita Atheriniformes (*Atherinella brasiliensis* Quoy & Gaimard, 1824), capturado em ambiente estuarino.

Material e Métodos

Espécimes de *Gyrodactylus* spp. foram coletados da superfície corporal dos seus respectivos hospedeiros. Os hospedeiros foram colocados em um frasco com água quente (60 - 70°C) que foi agitado vigorosamente (Kritsky & Stockwell, 2005), na qual foi adicionada formalina para alcançar uma concentração de 5%. Os espécimes foram montados em meio de Hoyer e corados com tricômico de Gomori (Kritsky *et al.*, 1995). Os desenhos foram feitos com câmara clara acoplado em um microscópio com iluminação de contraste de fase (Olympus BX 51). Medidas foram feitas com programa SigmaScan Pro Image Analysis v 5.0 e são dadas em micrometros (μm); a média é dada, seguida em parênteses pela amplitude da medida das estruturas e o número de espécimes medidos (n).

Espécimes foram depositados na Coleção Helminológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) - Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, no United States

National Parasite Collection (USNPC) – United States of America e na coleção de Parasitos do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), como apresentado na descrição.

Resultados

Subclasse Polyonchoinea Bychowsky, 1937

Ordem Gyrodactylidea Bychowsky, 1937

Gyrodactylidae Van Beneden e Hesse, 1863

***Gyrodactylus* sp. n. 8**

(Figuras 1 - 6)

Descrição (baseada em seis espécimes): corpo alongado, 387 (330 – 459, n = 6) de comprimento, maior largura na região do útero, 69 (56 – 81, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 29 (27 – 31, n = 4) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 25 (24 – 27, n = 4) de diâmetro, muscular, com oito projeções digitiformes. Órgão copulatório masculino (OCM) 11 (11 – 12, n = 4) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e uma fileira de espineletes, com 6 espineletes. Vesícula seminal ovalada com parede fina. Testículo 24 (21 – 28, n = 4) de comprimento, 17 (14 – 25, n = 4) de largura, pós-germario, dorsal, ovalado. Germário 22 (18 – 23, n = 4) de comprimento, 17 (13 – 21, n = 4) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Dois grupos de folículos glandulares, um grupo testicular, alongado, e um grupo pós-testicular, massas amorfas sinciciais. Háptor 66 (57 – 82, n = 5) de diâmetro, circular. Âncora 35 (35 – 36, n = 3) de comprimento; lâmina 25 (23 – 28, n = 2) de comprimento, levemente curvada; ponta 13 (10 – 17, n = 2) de comprimento; raiz superficial curta, robusta, com extremidade truncada; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 11 (11,5 – 12, n = 2) de comprimento, 5 (4 – 6, n = 2) de largura, sub-retangular, com pequenas projeções antero-medianas. Escudo da

barra superficial não observado. Barra profunda cilíndrica. Ganchos 25 (22 – 29, n = 5) de comprimento; cabeça do gancho 7 (7 – 8, n = 5) de comprimento; ponta curta; lâmina reta; bico afilado; calcanhar arredondado; plataforma reta com pequena elevação na região mediana.

Hospedeiro tipo: *Cichlasoma portalegrense* (Hensel, 1870) (Cichlidae, Perciformes).

Localidade tipo: Campus Carreiros, Fundação Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil (32° 04, 437'S e 52° 10, 179'W) em 29 de dezembro de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 8 apresenta raiz superficial da âncora curta e robusta como *G. geophagensis* Boeger e Popazoglo, 1995 e *G. thlapi* Christison, Shinn e As, 2005. Entretanto, *Gyrodactylus* sp. n. 8 é diferenciado destas espécies por não apresentar escudo e barra superficial com projeções antero-laterais. A ausência de escudo também foi observada em *G. cichlidarum* Paperna, 1968, porém essa espécie diferencia-se de *Gyrodactylus* sp. n. 8 pela presença de uma pequena projeção mediana posterior (tipo botão) na barra superficial (Paperna, 1968).

***Gyrodactylus* sp. n. 9**

(Figuras 7 - 11)

Descrição (baseada em seis espécimes): corpo alongado, 466 (352 – 603, n = 5) de comprimento, maior largura na região do útero, 65 (48 – 79, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faríngeo proximal 23 (11 – 31, n =

6) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 17 (9 – 23, n = 6) de diâmetro, muscular, com uma constrição transversal, sugerindo uma subdivisão, projeções digitiformes do bulbo distal presentes. OCM 12 (n = 2) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e uma fileira de quatro espineletes. Vesícula seminal não foi observada. Testículo 24 (23 – 26, n = 2) de comprimento, 20 (15 – 25, n = 2) de largura, pós-germario, ventral, ovalado. Germário 23 (21 – 27, n = 5) de comprimento, 19 (15 – 25, n = 5) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Um grupo de folículos glandulares na região pós testicular, representados por massas ovaladas, sinciciais. Células mononucleadas, arredondadas presentes no pedúnculo. Háptor circular. Âncora 30 (21 – 48, n = 3) de comprimento; lâmina 20 (12 – 36, n = 3) de comprimento, levemente curvada; ponta 14 (10 – 20, n = 3) de comprimento; raiz superficial longa, com extremidade truncada; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 21 (n = 2) de comprimento, 7 (n = 2) de largura, sub-retangular, com pequenas projeções antero laterais. Escudo da barra superficial subtriangular, truncado. Barra profunda cilíndrica. Gancho 28 (26 – 30, n = 2) de comprimento; cabeça do gancho 6,5 (6 – 7, n = 2) de comprimento; ponta aberta ultrapassando o bico; lâmina reta; bico arredondado, levemente inclinado para baixo; calcanhar arredondado; plataforma convexa;

Hospedeiro tipo: Cichlasoma facetum (Jenyns, 1842) (Cichlidae, Perciformes).

Localidade tipo: Campus Carreiros, Fundação Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil (32° 04, 437'S e 52° 10, 179'W) em 29 de dezembro de 2003.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 9 diferencia-se da maioria das outras espécies con-gênicas parasitos de Cichlidae Neotropicais por possuir um escudo conspícuo, com pequenas projeções antero-laterais, uma raiz superficial da âncora maior e mais estreita, um OCM com uma fileira de quatro espineletes e uma cabeça do gancho com a base da lâmina robusta e ponta aberta, ultrapassando o bico. *Gyrodactylus geophagensis* também possui escudo da barra superficial, porém a presença de 8 espineletes no OCM, raiz superficial da âncora com a mesma largura, com extremidade arredondada e cabeça do gancho com a lâmina estreita e ponta reta. Essas características a diferenciam de *Gyrodactylus* sp. n. 9.

***Gyrodactylus* sp. n. 10**

(Figuras 12 - 16)

Descrição (baseada em 15 espécimes): corpo alongado, cilíndrico, 468 (420 – 533, n = 14) de comprimento, maior largura na região do útero, 83 (58 – 99, n = 13). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 36 (27 – 47, n = 11) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 33 (25 – 39, n = 10) de diâmetro, muscular, projeções digitiformes presentes. OCM 15 (13 – 16, n = 11) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e duas fileiras com 5 espineletes cada uma. Vesícula seminal não observada. Testículo 32 (16 – 40, n = 6) de comprimento, 21 (11 – 29, n = 6) de largura, pós-germárico, ventral, ovalado. Germário 26 (13 – 37, n = 8) de comprimento, 19 (10 – 30, n = 8) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Um grupo de folículos glandulares na região pós-testicular, sinciciais, alongados. Háptor 81 (68 – 90, n = 8) de diâmetro, circular. Âncora 37 (35 – 39, n = 11) de comprimento; lâmina 29 (27 – 30, n = 11) de comprimento, reta; ponta 17 (15 – 20, n = 11) de comprimento; raiz superficial curta, robusta, truncada; raiz profunda tipo

botão. Barra superficial 12 (n = 1) de comprimento, 5 (n = 1) de largura, sub-retangular, com suave expansão antero-mediana, com pequenas projeções postero-laterais. Escudo da barra superficial ausente. Barra profunda cilíndrica. Ganchos 26 (23 – 27, n = 13) de comprimento; cabeça do gancho 7 (7 – 8, n = 13) de comprimento; ponta curta; lâmina reta; bico arredondado; calcanhar arredondado; plataforma convexa com pequena elevação proximal.

Hospedeiro tipo: Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824) (Cichlidae, Perciformes).

Localidade tipo: Córrego São José, São Carlos, Estado de São Paulo, Brasil (22° 04' 57,4"S e 47° 49' 00,3"W) em 17 de maio de 2005.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 10 é diferente de *Gyrodactylus* sp. n. 8. por apresentar duas fileiras de espineletes no OCM, embora sejam espécies muito similares. A ausência de um escudo na barra superficial em *Gyrodactylus* sp. n. 10 o diferencia de *Gyrodactylus* sp. n. 9 e *G. geophagensis* que apresentam esse caráter.

***Gyrodactylus* sp. n. 11**

(Figuras 17 - 21)

Descrição (baseada em 9 espécimes): corpo alongado, fusiforme, 268 (208 – 340, n = 7) de comprimento, maior largura na região do testículo, 49 (38 – 58, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspicuos. Bulbo faringeal proximal 29 (26 – 31, n = 4) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 26 (24 – 28, n = 4) de diâmetro,

muscular, com projeções digitiformes presentes. OCM 9 (7 – 12, n = 5) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e uma fileira de seis espineletes de tamanhos diferentes. Vesícula seminal não observada. Testículo 21 (19 – 25, n = 3) de comprimento, 18 (15 – 21, n = 3) de largura, pós-germárico, ovalado. Germário 21 (20 – 22, n = 3) de comprimento, 13 (11 – 15, n = 3) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Háptor 44 (40 – 52, n = 4) de comprimento, 31 (25 – 37, n = 4) de largura, ovalado. Âncora 37 (33 – 41, n = 5) de comprimento; lâmina 24 (22 – 26, n = 3) de comprimento, levemente curvada; ponta 15 (13 – 17, n = 4) de comprimento, reta, aberta; raiz superficial curta, dobrada; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 12 (11 – 13, n = 3) de comprimento, 3 (3 – 4, n = 3) de largura, com projeções antero-laterais bem desenvolvidas, expandidas. Escudo trapezoidal. Barra profunda cilíndrica, com leve constrição central. Gancho 17 (16 – 18, n = 3) de comprimento; cabeça do gancho 3 (3 – 4, n = 3) de comprimento; ponta do gancho reta, sobrepassando o bico; lâmina reta inclinada para frente; bico ligeiramente afilado, com porção inferior côncava; calcanhar arredondado; plataforma convexa.

Hospedeiro tipo: *Selene setapinnis* (Mitchill, 1815) (Carangidae, Perciformes).

Localidade tipo: baía de Guaratuba, Paraná, Brasil (25° 52, 591'S e 48° 33, 544'W) em 15 de julho de 2004.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 11 é a primeira espécie marinha do gênero descrita para o Brasil. Esta espécie apresenta a raiz superficial da âncora dobrada, escudo da barra superficial semelhante a *G. neotropicalis* (ver Kritsky e Fritts, 1970) e *G. curemae*

(ver Conroy e Conroy, 1985). Porém, *G. neotropicalis* não apresenta projeções antero-laterais, e *G. curemae* possui a cabeça do gancho com lâmina fina e ponta reta e curta, o que os diferencia de *Gyrodactylus* sp. n. 11.

***Gyrodactylus* sp. n. 12**

(Figuras 22 - 25)

Descrição (baseada em seis espécimes): corpo alongado, 241 (183 – 288, n = 5) de comprimento, maior largura na região do útero, 57 (46 – 75, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 20 (17 – 22, n = 5) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 19 (15 – 22, n = 5) de diâmetro, muscular, com projeções digitiformes presentes. OCM 9 (8 – 10, n = 5) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e uma fileira de cinco espineletes. Vesícula seminal não observada. Testículo 21 (18 – 27, n = 5) de comprimento, 18 (17 – 20, n = 5) de largura, pós-germárico, ovalado. Germário 18 (16 – 20, n = 5) de comprimento, 12 (6 – 16, n = 5) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Folículos glandulares sinciciais, na região testicular e pós-testicular, ovalados. Háptor 46 (42 – 49, n = 3) de diâmetro, circular. Células mononucleadas na região pós-testicular. Âncora 35 (34 – 37, n = 4) de comprimento; lâmina 26,6 (26 – 27, n = 3) de comprimento, levemente curvada; ponta 16 (13 – 18, n = 3) de comprimento; raiz superficial curta, dobrada; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 16,6 (15,8 – 17, n = 3) de comprimento, 4 (4 – 5, n = 4) de largura, com projeções antero-laterais 10 (n = 1) de comprimento, 4 (n = 1) de largura, com extremidade levemente expandida. Escudo da barra superficial subtriangular, com extremidade levemente arredondada; Barra profunda cilíndrica. Ganchos 15,8 (15,6 – 16, n = 2) de comprimento; cabeça do gancho 2,6 (2,4 – 2,9, n = 2) de comprimento; ponta alinhada com o bico; lâmina

proximalmente robusta, reta; bico afilado; calcanhar arredondado; plataforma convexa; base formada por porção inferior do bico e calcanhar, reta.

Hospedeiro tipo: *Atherinella brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1825) (Atherinopsidae, Atheriniformes).

Localidade tipo: Rio Faisqueira, Baía de Antonina, Antonina, Paraná, Brasil (25° 23' 17, 612" S e 48° 40' 1, 505" W) em 23 de janeiro de 2005.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Gyrodactylus* sp. n. 12 apresenta barras acessórias esclerotizadas próximas a raiz superficial da âncora, que o diferencia de outras espécies de *Gyrodactylus* neotropicais. Esta característica também é considerada um caráter típico para espécies de *Paragyrodactylus* (*P. barbatuli* Ergens, 1970 e *P. iliensis* Gvozdev e Martechov, 1953). As barras acessórias esclerotizadas descritas para as duas espécies de *Paragyrodactylus* são separadas, possuem uma pequena conexão (Ergens, 1970). As barras observadas em *Gyrodactylus* sp. n. 12 são separadas. Porém, foi observado que essas barras podem não ser esclerotizadas, e podem ser compostas de tecido conectivo. A coleta de novos espécimes e exames mais detalhados possibilitarão a definição da posição taxonômica dessa espécie. A presença da raiz superficial da âncora dobrada é uma semelhança entre *G. curemae*, *G. neotropicalis*, *Gyrodactylus* sp. n. 11 e *Gyrodactylus* sp. n. 12. Porém, *G. neotropicalis* não apresenta projeções antero-laterais, *Gyrodactylus* sp. n. 12 possui barras acessórias próximas a extremidade da raiz superficial da âncora e *G. curemae* possui a cabeça do gancho do gancho com lâmina fina e ponta reta e curta.

***Gyrodactylus* sp. n. 13**

(Figuras 26 - 30)

Descrição (baseada em 14 espécimes): corpo fusiforme, 319 (251 – 383, n = 11) de comprimento, maior largura na região do útero, 63 (44 – 84, n = 9). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 24 (22 – 28, n = 3) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 20 (18 – 22, n = 3) de diâmetro, muscular, com projeções digitiformes presentes. OCM 10 (8 – 11, n = 6) de diâmetro, bulboso, armado com espinho e uma fileira de seis espineletes. Vesícula seminal não observada. Testículo 22 (16 – 27, n = 4) de comprimento, 16 (14 – 17, n = 4) de largura, pós-germario, ovalado. Germário 24 (21 – 30, n = 4) de comprimento, 19 (14 – 25, n = 4) de largura, ovalado. Útero com até duas gerações de embriões. Folículos glandulares ovalados, sinciciais, na região testicular. Células mononucleadas na região pós-testicular. Háptor 51 (43 – 59, n = 7) de comprimento, 52 (33 – 67, n = 7) de largura, sub-retangular. Âncora 46 (40 – 50, n = 8) de comprimento; lâmina 35 (31 – 38, n = 8) de comprimento, levemente curvada; ponta 22 (19 – 24, n = 8) de comprimento, afilada; raiz superficial curta; raiz profunda tipo botão. Barra superficial 19 (18 – 20, n = 4) de comprimento, 5,2 (4,7 – 6, n = 5) de largura; com projeções antero-laterais 14 (13 – 15, n = 3) de comprimento, 5 (4 – 6, n = 3) de largura, robustas, com extremidades expandidas. Escudo da barra superficial subtriangular, com extremidade levemente arredondada. Barra profunda cilíndrica, com constrição mediana com pequenas expansões subterminais. Ganchos 21 (17 – 25, n = 8) de comprimento; cabeça do gancho 4 (n = 8) de comprimento; ponta reta, levemente aberta; lâmina reta; bico afilado, inclinado para baixo; calcanhar arredondado; plataforma reta.

Hospedeiro tipo: Mugil platanus Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes).

Localidade tipo: foz do arroio Bolaxa, Estuário da Laguna dos Patos, sob a Ponte Preta na BR 392, Rio Grande, RS, Brasil (32° 06, 771'S e 52° 09, 493'W) em 18 de agosto de 2004.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx; parátipos – MZUSP xxxx (n = xx); IPCR xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: o único registro de ocorrência de uma espécie de *Gyrodactylus* parasitando espécies de *Mugil* na Região Neotropical além de *Gyrodactylus* sp. n. 13 é *G. curemae*. Entretanto, *G. curemae* possui quatro espineletes no OCM (Conroy e Conroy, 1985), o que o diferencia de *Gyrodactylus* sp. n. 13, a qual possui 6 espineletes. Entretanto, as duas espécies possuem semelhanças nas projeções antero-laterais e no escudo da barra superficial. O escudo das duas espécies possui a extremidade livre truncada. *Gyrodactylus mugelus* Rawson, 1973 assemelha-se com *Gyrodactylus* sp. n. 13 por possuir projeções da barra superficial, escudo e número de espineletes no OCM (4 espineletes). Porém, os ganchos de *G. mugelus* são em forma de foice, com a ponta inclinada em direção à ponta da cabeça do gancho, enquanto que a cabeça do gancho de *Gyrodactylus* sp. n. 13 possui a ponta aberta com a base da lâmina robusta.

Discussão

Gyrodactylus é um grupo parafilético de espécies (Kritsky e Boeger, 2003), que ocorre em ambientes de água doce, estuarina e marinha, desde águas tropicais até polares (Bakke *et al.*, 2002). Na Região Neotropical a maioria das espécies de *Gyrodactylus* foram descritas em ambiente de água doce. O único representante de águas estuarinas/marinhas é *G. curemae* da Venezuela.

Além da variedade de ambientes nos quais as espécies de *Gyrodactylus* ocorrem, a diversidade de hospedeiros que abrigam essas espécies é muito grande. Na região Neotropical, foram registradas espécies de *Gyrodactylus* parasitando hospedeiros Siluriformes, Characiformes, Perciformes e Cyprinodontiformes. Aqui é registrado um novo hospedeiro da espécie do gênero nos Neotrópicos, *Atherinella brasiliensis* (Atheriniformes: Atherinopsidae) parasitada por *Gyrodactylus* sp. n. 11. Mesmo com a grande variedade de hospedeiros de girodactilídeos na Região Neotropical, poucos Perciformes parasitados por *Gyrodactylus* são conhecidos. Nessa Ordem, somente *G. geophagensis* de *Geophagus brasiliensis* (Cichlidae) e *G. curemae* de *Mugil curema* (Mugilidae) são conhecidas na região.

Uma das maiores famílias de Perciformes é Cichlidae com espécies distribuídas nas Américas Central e do Sul, África, Madagascar, Israel, Síria, Irã e Índia (Chakrabarty, 2004). A Região Neotropical possui uma fauna considerável de Cichlidae, porém, a maior fauna destes peixes é encontrada na África, com mais de 1000 espécies descritas (Chakrabarty, 2004). Consistentemente, é no continente Africano que existe também o maior número de registros de espécies de *Gyrodactylus* descritas de Cichlidae: *G. cichlidarum* Paperna, 1968 de *Sarotherodon galileus* (Linnaeus, 1758), *G. nordmanni* Ergens e Dulma, 1970 de *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879), *G. nyanzae* Paperna, 1973 de *Oreochromis variabilis* (Boulenger, 1906), *G. niloticus* Cone, Artur e Bondad-Reantaso, 1995 de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) e *G. shariffi* Cone, Artur e Bondad-Reantaso, 1995 de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), *G. aegypticus* El-Nagar e El-Tantawy, 2003 de *Tilapia zilli* (Gervais, 1848) e *G. thlapi* de *Pseudocrenilabrus philander philander* (Weber, 1897) (Paperna, 1968, 1973; Harris *et al.*, 2004; Christison *et al.*, 2005).

Embora *Gyrodactylus* sp. n. 8 e *Gyrodactylus* sp. n. 10 parasitem espécies diferentes de hospedeiros, eles representam um grupo de espécies de grande semelhança morfológica. As duas espécies semelhantes não apresentam escudo e a barra superficial possui uma suave expansão antero-mediana. Ambas as espécies possuem a cabeça do gancho com bico e calcanhar arredondados, lâmina reta e ponta curta e reta, não ultrapassando o bico. A diferença mais evidente existente entre as duas espécies é a segunda fileira de espineletes presentes no OCM de *Gyrodactylus* sp. n. 10. *Gyrodactylus* sp. n. 9 é diferente das outras duas espécies, por apresentar escudo, barra superficial com pequena constrição mediana, lâmina da cabeça do gancho mais robusta e OCM com uma fileira de quatro espineletes.

O registro de espécies de Gyrodactylidae em peixes estuarinos/marinheiros e migradores tem grande importância para o entendimento dos processos de dispersão deste grupo de parasitos. Boeger *et al.* (2003) propõem um modelo de radiação adaptativa, no qual os hospedeiros parasitados por uma ou mais espécies de girodactilídeos vivíparos permitem a infestação de outros hospedeiros simpátricos. Quando há sucesso na troca de hospedeiros, existe a fixação dos caracteres que permitiram esse processo e subsequente co-especiação. Assim, pode ocorrer especiação periférica para novos hospedeiros. Esses processos seriam repetidos quando os parasitos dispersam geograficamente com seus novos hospedeiros. Essas dispersões podem ocorrer via estuário-mar-estuário e posterior invasão da água doce. Espécies de *Mugil*, por exemplo, têm ampla distribuição geográfica, ocorrem em águas tropicais e subtropicais, principalmente em estuários (Menezes, 1983), além disso algumas são migradoras (Vieira e Scalabrin, 1991). Entre as espécies do gênero, *M. curema*, *M. cephalus* (Linnaeus, 1758), *M. soiuy* Basilewsky, 1855 e *M. platanus* são parasitadas por girodactilídeos.

Mugil platanus é um peixe migrador, eurihalino e suas formas juvenis são frequentes em águas de baixa salinidade no interior do estuário da Laguna dos Patos (Vieira e Scalabrin, 1991). Essa espécie ocorre no sul e sudeste do Brasil, na costa do Uruguai e na Argentina, enquanto *M. curema* ocorre no sul da América do Norte, na América Central, no norte e no nordeste da América do Sul e na costa noroeste da África. *Mugil cephalus* é cosmopolita, enquanto que *M. soiuy* ocorre em países como Bulgária, China, Geórgia, Grécia, Japão, Coreia, Romênia, Rússia, Turquia e Ucrânia. Porém, em alguns países esta ocorrência se deve a introdução desta espécie (Froese e Pauly, 2006).

Quatro espécies de *Gyrodactylus* foram registradas anteriormente em *Mugil* spp: *G. curemae* em *Mugil curema* (veja Conroy e Conroy, 1985), *G. mugelus* Rawson, 1973 em *M. cephalus* (veja Rawson, 1973), *G. mugili* Zhukovi, 1970 e *G. zhukovi* Ling, 1962 em *M. soiuy* (veja Harris *et al.*, 2004).

Na Região Neotropical ocorrem sete espécies de *Mugil* (Menezes, 1983), das quais somente *M. curemae* e *M. platanus* hospedam espécies de Gyrodactylidae; *M. curema* (parasitada por *G. curemae*) e *M. platanus* (parasitada por *Gyrodactylus* sp. n. 13, *Polyclithrum boegeri*, *Polyclithrum* sp. n. 1 e *Polyclithrum* sp. n. 2 (Capítulo VI)).

Gyrodactylus sp. n. 11 é reportado parasitando superfície corporal de *M. platanus*, no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Uma espécie listada por Paperna (1975), mas sem descrição formal, *G. lagunaris* Paperna, 1975 (*Mugil* sp.) é considerada *Nomen nudum* por Harris *et al.* (2004). Segundo Menezes (1983) *M. curema* e *M. platanus* ocorrem no sul do Brasil. Entretanto, nenhum espécime de *M. curema* foi analisado no presente estudo.

Kritsky e Boeger (2003) sugerem que o surgimento de raiz superficial da âncora dobrada ocorre em mais de um momento na história evolutiva de Gyrodactylidae. Em

Gyrodactylus, esse caráter parece ocorrer mais comumente em espécies marinhas do que em espécies de água doce, tais como: *G. curemae*, na Região Neotropical; na Região Neártica ocorrem *G. imperialis*, *G. olsoni*, *G. ackerti*, *G. branchius* (Mizelle e Kritsky, 1967a) e *G. perforatus* (Mizelle e Kritsky, 1967b); na Região Paleártica existem registros de *G. unicipula*, *G. flexibiliradix*, *G. unipons* (Malmberg, 1970). Entre as espécies de água doce que apresentam raiz superficial da âncora dobrada estão *G. neotropicalis*, na Região Neotropical (Kritsky e Fritts, 1970) e, na Região Neártica, foram descritos com esse caráter *G. hargisi* (Williams e Rogers, 1971), *G. nevadensis*, *G. cyprinodontis* e *G. saratogensis* (Mizelle e Kritsky, 1967a).

A extremidade da raiz superficial dobrada também ocorre em *Gyrodactylus* sp. n. 12, que é diferente das outras espécies neotropicais por possuir duas barras acessórias esclerotizadas dispostas bilateralmente, próximo da extremidade da raiz superficial das âncoras. Espécies de *Paragyrodactylus* Szidat, 1967 possuem a barra acessória esclerotizada e a dobra da raiz superficial da âncora. Além de *Paragyrodactylus*, outros gêneros como *Macrogyrodactylus*, *Swingleus*, *Mormyrogyrodactylus*, *Gyrodactyloides* e *Polyclithrum* possuem barras acessórias esclerotizadas próximo a raiz superficial da âncora. Porém, na análise realizada por Kritsky e Boeger (2003), *Paragyrodactylus* e *Accessorius*, formam o grupo-irmão do clado formado pelos outros gêneros citados anteriormente (com exceção de *Mormyrogyrodactylus* o qual não foi incluído na análise). O clado é suportado principalmente pela presença de dobra da raiz superficial da âncora (veja série de homólogos 24 de Kritsky e Boeger, 2003). Entretanto, a análise destes autores sugere que a presença de barras acessórias (placas) próximo da raiz superficial da âncora seja um caráter homoplástico.

Agradecimentos

Os autores agradecem as equipes do Dr. Roberto E. Reis e Dr. Carlos Lucena do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCPUCRS), pela identificação dos hospedeiros; Ao Dr. Joaber Pereira Jr. e a Bióloga Natália Marchiori (Fundação Universidade Federal do Rio Grande, RS), ao Dr. José Galizia Tundisi, a Dra. Ângela T. Silva-Souza e a MSc. Daniele Fernanda Rosim (Instituto Internacional de Ecologia, São Carlos, SP), a MSc. Maria Antonia Michels de Souza e a MSc. Juliane Stabile (Laboratório de Ecologia e Ictiologia, UFPR) por auxiliarem em diferentes etapas das coletas; Ao Dr. Luís Claudio Muniz, curador da Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, por empréstimo de espécies; A Fundação Araucária (Protocolo 932) e CNPq pelo financiamento ao projeto e ao CNPq (Processo N° 140629/3-2003) pela bolsa concedida a RTV.

Literatura Citada

- Bakke, T. A., Harris, P. D. e Cable, J. 2002. Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans. *International Journal for Parasitology* **32**: 281-308.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Pie, M. R. 2003. Context of diversification of the viviparous Gyrodactylidae (Platyhelminthes, Monogenoidea). *Zoologica Scripta* **32**:437-448.
- Chakrabarty, P. 2004. Cichlid biogeography: comment and review. *Fish and Fisheries*. **5**: 97-119.
- Christison, K. W., Shinn, A. P. e van As, J. G. 2005. *Gyrodactylus thlapi* n. sp. (Monogenea) from *Pseudocrenilabrus philander philander* (Weber) (Cichlidae) in the Okavango Delta, Botswana. *Systematic Parasitology*. **60**:165-173.
- Conroy, G. e Conroy, D.A., 1985. Gyrodactylosis in silver mullet (*Mugil curema* Val.) from Venezuelan coastal waters, and a description of *Gyrodactylus curemae* n. sp. *Riv. It. Piscic. Itiop.* **4**: 140-147.
- Ergens, R. 1970. Revision der Arten der Gattung *Paragyrodactylus* Gvozdev et Martechov, 1953 (Monogenoidea: Gyrodactylidae). *Zoologischer Anzeiger*. **185** (3-4): 307-311.
- Froese, R. e Pauly, D. Editors. 2006. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2006).
- Harris, P. D., Shinn, A. P. e Bakke, T. A. 2004. Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. *Systematic Parasitology*. **59**: 1-27.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003. *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. Eds. Combes, C., Jourdane, J. Toxonomie, écologie et évolution es

- métazoaires parasites. Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. PUP, Perpignan, France, Perpignan. 37-58p.
- Kritsky, D. C. e Fritts, T. H. 1970. Monogenetic Trematodes from Costa Rica with the Proposal of *Anacanthocotyle* gen. n. (Gyrodactylidae: Isancistrinae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. **37** (1): 63-68.
- Kritsky, D. C. e Stockwell, C. A. 2005. New species of *Gyrodactylus* (Monogenoidea, Gyrodactylidae) from the white sands pupfish, *Cyprinodon tularosa*, in New Mexico. *The Southwestern Naturalist*. **50** (3): 312-317.
- Kritsky, D. C., Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogenoidea. 22. Variation in *Scleroductus* species (Gyrodactylidea, Gyrodactylidae) from Siluriformes fishes of Southeastern Brazil. *Journal of Helminthology Society of Washington*. **62** (1): 53-56.
- Malmberg, G. 1970. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Arkiv för Zoologi*. **36** (1-2): 1-235.
- Menezes, N. A. 1983. Guia prático para o conhecimento e identificação das tainhas e paratis (Pisces, Mugilidae) do litoral brasileiro. *Revista Brasileira de Zoologia*. **2** (1): 1-12.
- Mizelle, J. D. e Kristky, D. C. 1967a. Studies on Monogenetic Trematodes XXXVI. Gyrodactylid parasites of importance to California fishes. *Californifa. Fish and Game*. **53** (4): 264-272.
- Mizelle, J. D. e Kristky, D. C. 1967b. Studies on Monogenetic Trematodes XXXIII. New species of *Gyrodactylus* and a key to the North American species. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **86** (4): 390-401.

- Paperna, I. 1968. Monogenetic Trematodes collected from freshwater fish in Ghana. Second Report. *Bamidgeh*. **20**: 88-100.
- Paperna, I. 1973. New species of Monogenea (Vermes) from Africa freshwater fish. A preliminary report. *Rev. Zool. Bot. Afr.* **87** (3): 505-518.
- Paperna, I. 1975. Parasites and diseases of the grey mullet (Mugilidae) with special reference to the seas of the near east. *Aquaculture* **5**:65-80.
- Rawson, Jr. M. V. 1973. Two new species of *Gyrodactylus* (Trematoda: Monogenea) from the Georgia Coast. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. **40** (2): 180-183.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M. L., Scholz, T., Gonzalez-Sólis, D. e Mendonza-Franco, E. F. 2001. *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia.
- Vieira, J. P. e Scalabrin, C. 1991. Migração reprodutiva da “tainha” (*Mugil platanus* Günther, 1980) no sul do Brasil. *Atlântica*. **13** (1): 131-141.
- Williams, E. H. e Rogers, W. A. 1971. Two new species of *Gyrodactylus* (Trematode: Monogenea) and a redescription and new host record for *G. prolongis* Hargis, 1955. *The Journal of Parasitology*. **57** (4): 845-847.

Legendas

Figuras 1 - 6. *Gyrodactylus* sp. n. 8 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Cichlasoma portalegreense* (Cichlidae, Perciformes). **1.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **2.** Gancho. **3-4.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **5.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda. **6.** Âncora.

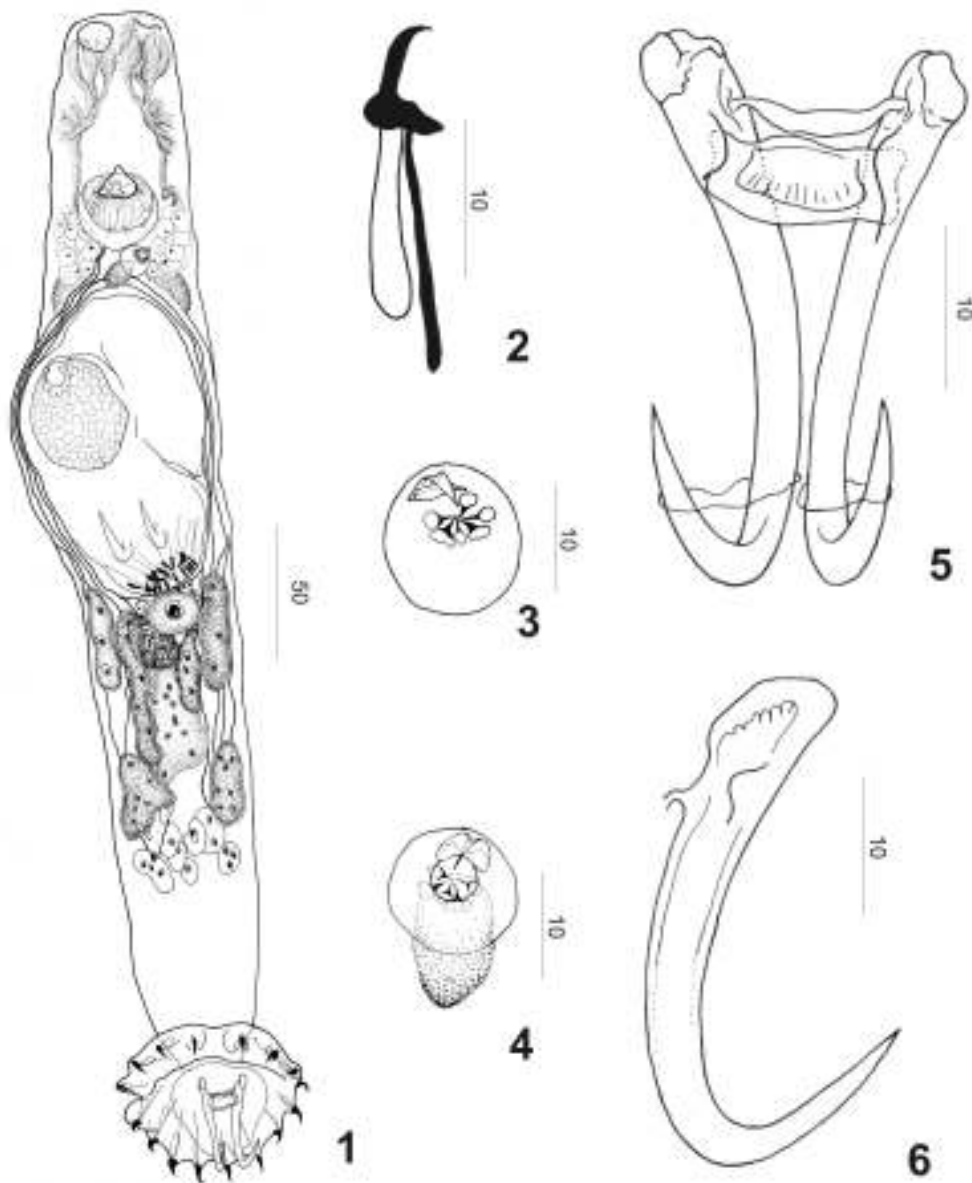
Figuras 7 - 11. *Gyrodactylus* sp. n. 9 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Cichlasoma facetum* (Cichlidae, Perciformes). **7.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **8.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **9.** Gancho. **10.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda. **11.** Âncora.

Figuras 12 - 16. *Gyrodactylus* sp. n. 10 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Geophagus brasiliensis* (Cichlidae, Perciformes). **12.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **13.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **14.** Gancho. **15.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda. **16.** Âncora.

Figuras 17 - 21. *Gyrodactylus* sp. n. 11 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Selene setapinnis* (Carangidae, Perciformes). **17.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **18.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **19.** Gancho. **20.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda. **21.** Âncora.

Figuras 22 - 25. *Gyrodactylus* sp. n. 12 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Atherinella brasiliensis* (Atherinopsidae, Atheriniformes). **22.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **23.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **24.** Gancho. **25.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda.

Figuras 26 - 30. *Gyrodactylus* sp. n. 13 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Mugil platanus* (Mugilidae, Perciformes). **26.** Corpo inteiro, holótipo, visão ventral. **27.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **28.** Gancho. **29.** Complexo de âncoras e barras superficial e profunda. **30.** Âncora.

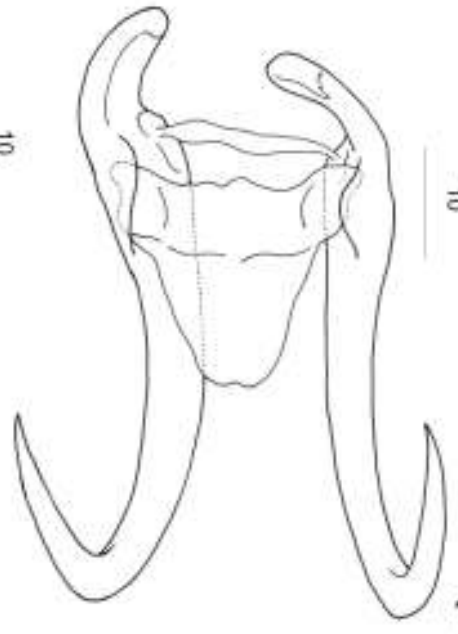




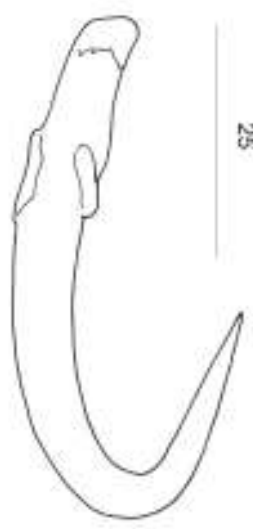
100



10

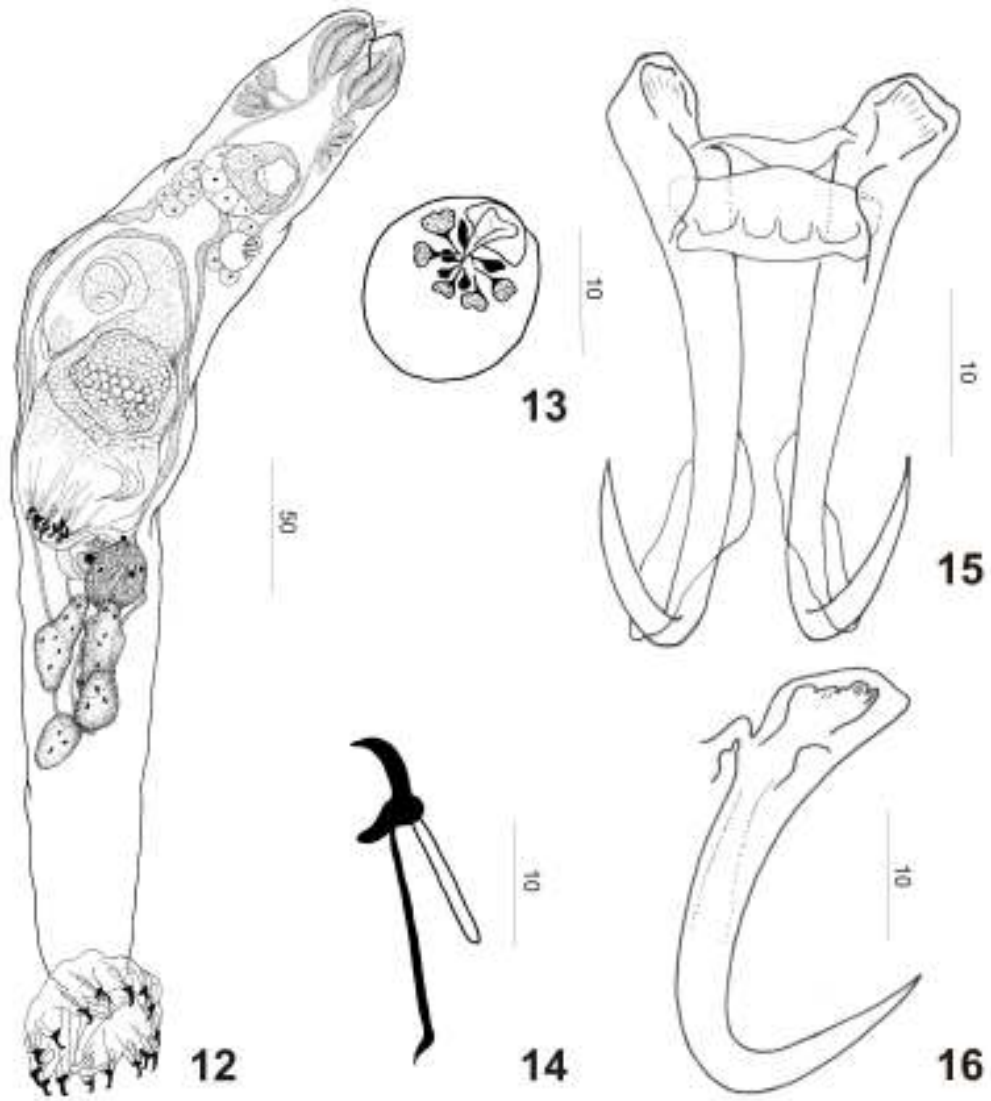


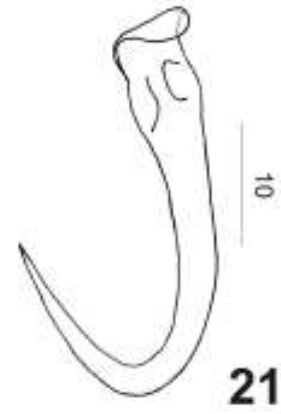
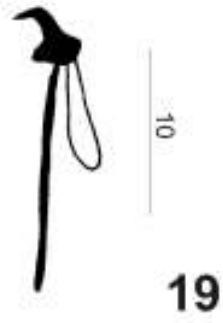
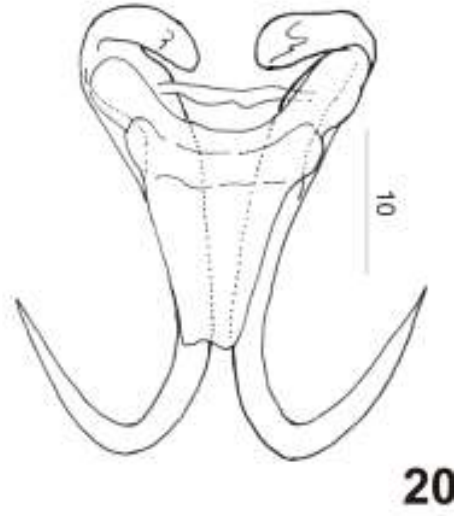
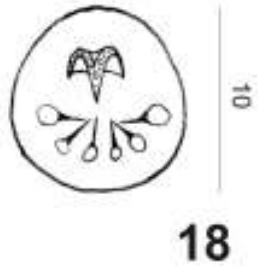
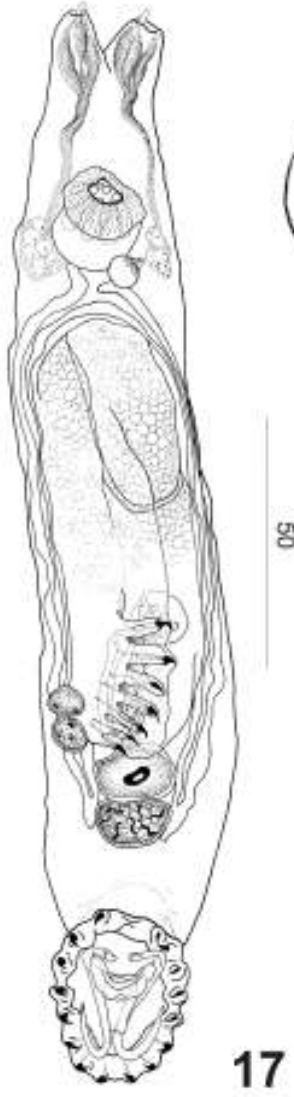
10

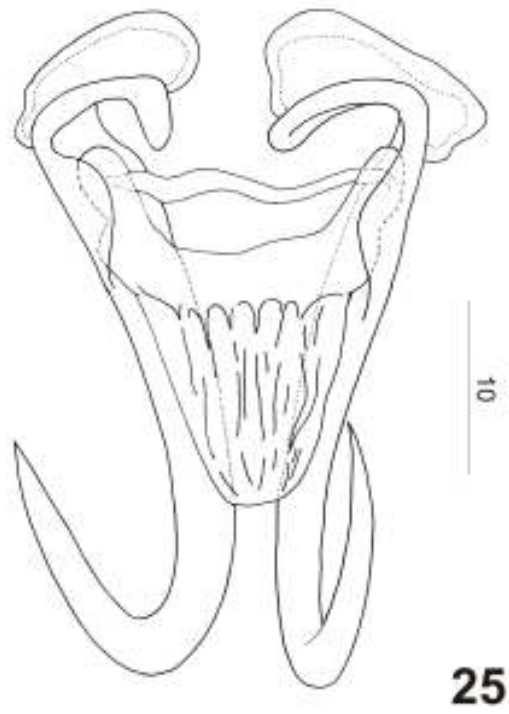
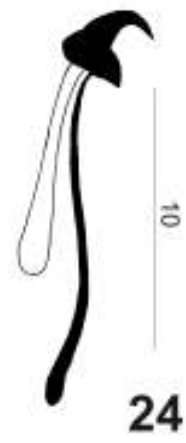
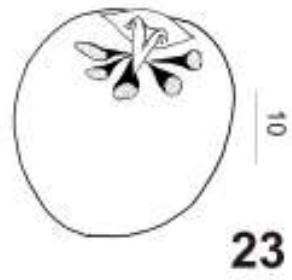
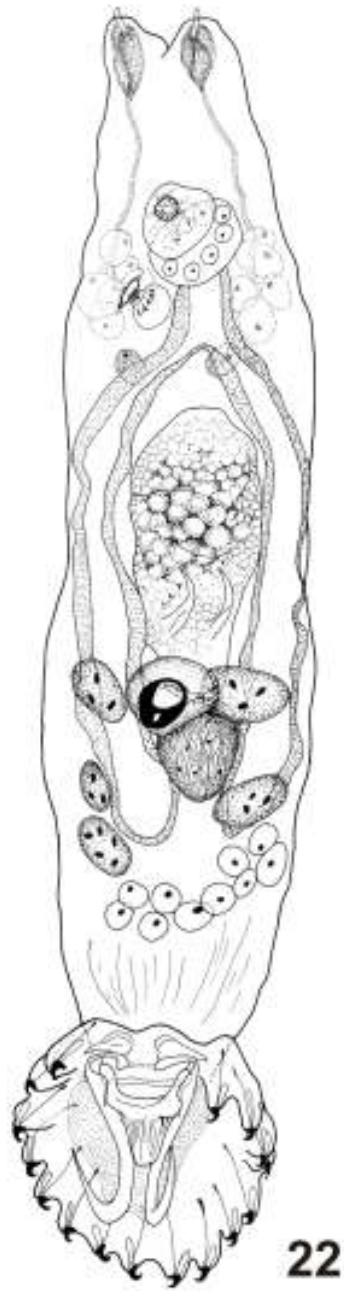


25

11





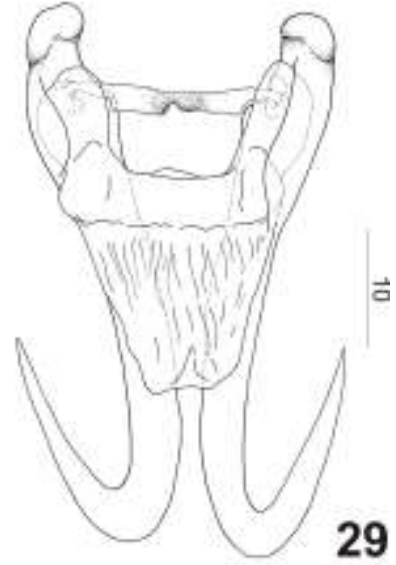




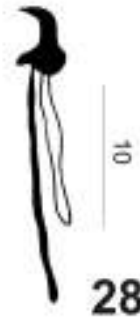
26



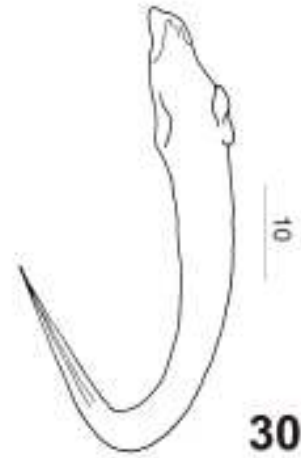
27



29



28



30

CAPÍTULO VI

Redescrição de *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000 e descrição de duas novas espécies de *Polyclithrum* parasitos da “tainha” *Mugil platanus* Günther, 1880 (Perciformes, Mugilidae) do sul e sudeste do Brasil*.

* Este Capítulo foi preparado segundo “Guia para autores” da *Acta Zoologica*.

Resumo

Polyclithrum boegeri Ernst, Whittington e Jones, 2000 é redescrita e duas espécies novas de *Polyclithrum*, ambas parasitas de *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes), são descritas neste estudo. *Polyclithrum boegeri* foi descrito originalmente baseado somente em caracteres dos escleritos do háptor. Novos dados sobre caracteres do háptor e estruturas internas são adicionadas à redescrição. *Polyclithrum* sp. n. 1 é descrito da superfície corporal de *M. platanus* do sul do Brasil e apresenta uma projeção antero-mediana da barra superficial e dois pares de escleritos R2. *Polyclithrum* sp. n. 2 ocorre nos filamentos branquiais de *M. platanus* do sudeste brasileiro e possui a barra profunda alongada e expansões esclerotizadas na lateral externa do esclerito R1. *Polyclithrum* sp. n. 1 e *P. boegeri* ocorrem em simpatria em *M. platanus* do sul do Brasil.

Abstract

Polyclithrum boegeri Ernst, Whittington e Jones, 2000 is redescribed and two new species of *Polyclithrum*, both parasites of mullet, *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes), are described herein. *Polyclithrum boegeri* was originally described based only on sclerites of the haptor. New features of the haptor and internal structures are included to the redescription. *Polyclithrum* sp. n. 1 is described from the body surface of the *M. platanus* from southern of Brazil. This species is characterized by having an anteromedian projection on the superficial bar and two pairs of sclerites R2. *Polyclithrum* sp. n. 2 occur on the gills filaments of the *M. platanus* from Brazilian southeast and posseses an elongates deep bar and esclerotised extensions in the external lateral face of the R1 sclerite. *Polyclithrum* sp. n. 1 and *P. boegeri* occur in sympatry in *M. platanus* from southern of Brazil.

Introdução

Polyclithrum mugilini Rogers, 1967 foi a primeira espécie do gênero a ser descrita, parasitando *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 da Georgia (Estados Unidos). Quatro outras espécies foram descritas para duas espécies de *Mugil*: duas espécies da Austrália, *P. alberti* e *P. corallense* Ernst, Whittington e Jones, 2000, e uma do Mar Negro, *P. ponticum* Gerasev, Dmitrieva e Gaevskaja, 2002, ambas parasitas de *M. cephalus*. *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000, é a única espécie descrita para *M. platanus* da Região Neotropical.

No Brasil ocorrem sete espécies de *Mugil* (Menezes, 1983). Dessas, somente *M. platanus* foi encontrada no Brasil parasitada por *Gyrodactylus* sp. n. 10 (Capítulo V) e por *P. boegeri*. *M. curemae* Valenciennes, 1836 é parasitada por *Gyrodactylus curemae* Conroy e Conroy, 1985, na costa da Venezuela. Embora *M. cephalus* ocorra na costa do Brasil, infestações de Gyrodactylidae neste hospedeiro, dentro do continente Americano, foram registradas somente na Georgia (EUA) (*Gyrodactylus mugelus* Rawson, 1973, *P. mugilini* Rogers, 1967 e *Micropolyclithrum parvus* Skinner, 1975).

Na descrição original de *P. boegeri*, Ernst *et al.* (2000) não puderam adicionar à diagnose dados da estrutura interna, devido ao modo pelo qual os espécimes foram preparados. Assim, a redescrição de *P. boegeri* é baseada em novas estruturas haptorais e na morfologia interna. Duas novas espécies de *Polyclithrum* são descritas da superfície corporal e filamentos brânquiais de *M. platanus* do sul e sudeste do Brasil.

Material e Métodos

Espécimes de *P. boegeri* e de *Polyclithrum* sp. n. 1 foram coletados da superfície corporal dos hospedeiros no sul do Brasil. *Polyclithrum* sp. n. 2 foi coletado das brânquias de *Mugil platanus* do sudeste brasileiro. Um parátipo de *P. boegeri* (CHIOC

33988b) foi obtido da Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz para comparação.

Os hospedeiros foram colocados em um frasco com água quente (60 - 70°C) que foi agitado vigorosamente (Kristky e Stockwell, 2005). Formalina foi então, adicionada para obter-se uma concentração de 5%. Os espécimes foram montados em meio de Hoyer ou corados com tricômico de Gomori e montado em bálsamo do Canadá (Kritsky *et al.*, 1995). Os desenhos foram feitos com câmara clara e as fotografias foram obtidas com uma câmera Olympus Q Color 5, ambos acoplados em um microscópio com iluminação de contraste de fase (Olympus BX 51). Medidas foram feitas com programa Sigma Scan Pro Image Analysis v 5.0 e são dadas em micrômetros (μm); a média é seguida em parênteses pela amplitude da medida das estruturas e o número de espécimes medidos (n). A maneira pela qual as medidas foram realizadas é mostrado nas Figuras 1-9. A nomenclatura dos escleritos acessórios haptoriais é uma combinação daquelas utilizadas por Rogers (1967) e Kritsky e Boeger (2003). A nomenclatura das barras acessórias é a proposta por Ernst *et al.* (2000), principalmente para as barras BA3 e BA4. Entretanto, esses autores trataram a parte posterior da BA3 como uma estrutura distinta e a nomearam de BA4. Porém, neste estudo o nome BA4 será utilizado para facilitar a identificação da estrutura, embora seja considerada como parte integrante da BA3, conforme as interpretações de Rogers (1967) e Kritsky e Boeger (2003). Não foram utilizados os nomes de BA5 e BA6 (Ernst *et al.*, 2000), para os respectivos escleritos (ver Comentários de *P. boegeri* e Discussão).

Os espécimes foram depositados na Coleção Helminológica da fundação Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) - Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, no United States National Parasite Collection (USNPC) – United States of America a na coleção de

Parasitas do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), como apresentado em cada descrição.

Resultados

***Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000**

(Figuras 10 - 13)

Redescrição (baseada em 05 espécimes): corpo fusiforme, 383 (338 – 434, n = 5) de comprimento, maior largura na região do testículo, 77 (60 – 98, n = 5). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 23 (21 – 26, n = 2) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 24 (21 – 28, n = 2) de diâmetro, muscular, projeções digitiformes do bulbo distal não foram observadas. Duas vesículas excretoras postero-laterais à faringe. Órgão copulatório masculino (OCM) 14 (n = 1) de diâmetro, bulboso, de ovalado a subtriangular, armado com espinho e quatro espineletes dispostos em uma fileira, espineletes externos maiores do que os internos. Vesícula seminal não observada. Testículo 37 (n = 1) de comprimento, 17 (n = 1) de largura, pós-germario, ovalado. Germário 23 (19 – 27, n = 2) de comprimento, 20 (17 – 23, n = 2) de largura, ovalado. Estrutura esférica entre útero e testículo, possivelmente um receptáculo seminal. Útero com até duas gerações de embriões. Numerosas massas sinciciais, ovaladas na região pré e pós-testicular. Háptor 133 (122 – 151, n = 4) de comprimento, 116 (105 – 122, n = 4) de largura. Âncora 114 (n = 1) de comprimento; lâmina 86 (n = 1) de comprimento, reta; ponta 24 (n = 1) de comprimento; raiz superficial alongada com esclerito acessório (EA) na extremidade; raiz profunda pronunciada. Barra superficial 22 (21 – 23, n = 5) de comprimento, 11 (10 – 13, n = 5) de largura, sub-retangular. Escudo 71 (67 – 77, n = 5) de comprimento, representado por fita alongada com finas expansões laterais esclerotizadas. Barra profunda (BP) 7 (6

– 8, n = 2) de comprimento, 7 (n = 1) de largura, semelhante ao número “8”, deitado, com uma curta projeção esclerotizada antero-mediana. Três barras acessórias (BA) e costelas laterais presentes. BA1 25 (20 – 30, n = 4) de comprimento, 27 (22 – 33, n = 4) de largura, com sulco sinuoso (SS) na base, lóbulo ovalado (LB); extensão esclerotizada circular (EC) fina (Figs. 13, 23). BA2 35 (34 – 38, n = 3) de comprimento, 32 (30 – 36, n = 3) de largura, subtriangular, extremidade anterior não alcançando a BA1 (Fig. 13). BA3 37 (34 – 41, n = 5) de comprimento, composta de duas partes; região dorsal do encaixe da BA3 com a âncora em forma de pino; região ventral, uma expansão esclerotizada fina, arredondada. BA4 44 (n = 1) de comprimento, alongada, estreita, com sulco central; conexão entre BA3 e BA4 formada somente pela continuação da parede externa da BA4 (Fig. 13). Esclerito R1 69 (66 – 71, n = 5) de comprimento, livre da barra superficial, sulco central estendendo-se da região anterior à metade do esclerito, finas membranas esclerotizadas nas regiões laterais internas; esclerito R2 17 (13 – 20, n = 5) de comprimento, cilíndrico, base esférica, achatado na extremidade posterior. Costelas esclerotizadas laterais em dois grupos, separados pela BA3; grupo anterior com 5-6 costelas; grupo posterior com 6-7 costelas. Ganchos 29 (n = 2) de comprimento; cabeça do gancho, 7 (n = 2) de comprimento; ponta e lâmina suavemente curvadas; ponta alongada, não ultrapassando o bico; bico afilado, uncinado; calcanhar pequeno, arredondado; plataforma reta inclinando-se suavemente até o bico.

Hospedeiro: *Mugil platamus* Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes).

Localidade: foz do arroio Bolaxa, Estuário da Laguna dos Patos, sob a Ponte Preta na BR 392, Rio Grande, RS, Brasil (32° 06, 771'S e 52° 09, 493'W) em 18 de agosto de 2004.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes estudados: vouchers – MZUSP xxxx (n = xx); CHIOC xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx), parátipo CHIOC 33988b.

Comentários: *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000 foi descrito originalmente sem dados da morfologia interna, devido ao modo pelo qual os espécimes foram preparados (Ernst *et al.*, 2000). Para exemplares de *P. boegeri* do sul do Brasil, as diferenças observadas em relação à descrição original foram: a presença de uma extensão esclerotizada circular fina na BA1 (Figs. 13, 22-23), a conexão entre a BA3 e a BA4 formada somente pela continuação da parede externa da BA4, a presença de um sulco da porção anterior até a metade do esclerito R1 (Fig. 13), projeções esclerotizadas no terço posterior das laterais internas do R1, uma projeção triangular na extremidade posterior do R1 e projeções esclerotizadas laterais no escudo (Fig. 5). Excetuando as projeções esclerotizadas laterais do R1 e do escudo, os outros caracteres também foram observados no parátipo (CHIOC 33988b). Embora estes caracteres não tenham sido descritos originalmente, eles são importantes para a diferenciação das espécies dentro do gênero. Os escleritos R1 e R2 de *P. boegeri* foram interpretados na descrição original como barras acessórias (BA5 e BA6). Kritsky e Boeger (2003) consideraram os escleritos R1 e R2 de *Polyclithrum* homólogos àqueles que ocorrem em *Fundulotrema*, *Swingleus*, *Macrogyrodactylus* e *Gyrodactyloides*.

A extensão esclerotizada circular da BA1 foi observada em *P. ponticum* Gerasev, Dmitrieva e Gaevskaja, 2002, em *P. mugilini* Rogers, 1967 redescrito por Gerasev *et al.* (2002), em *Polyclithrum* sp. n. 1 e *Polyclithrum* sp. n. 2 (neste estudo). Gerasev *et al.* (2002) propuseram que este caráter deva ocorrer somente em espécies de *Polyclithrum* descritas para o Mar Negro.

Contudo, este caráter pode estar presente em todas as espécies do gênero, mas na maioria das vezes não é observado devido ao tipo de coloração e preparo das lâminas. As Figuras 22 e 23 apresentam uma comparação entre as BA1 montadas com picrato de amônia (Fig. 22 – CHIOC 33988b) e Hoyer (Fig. 23 - lâmina desse estudo), fotografada com o uso de contraste de fase. É possível observar a extensão esclerotizada circular da BA1 na Figura 23, enquanto que na Figura. 22 a observação é difícil pelo reduzido contraste. Outro caráter importante na diferenciação de espécies de *Polyclithrum* é o número de espineletes do OCM. Somente *P. boegeri* possui quatro espineletes no OCM (2 grandes e 2 pequenos), o que o diferencia das outras espécies descritas na América do Sul (*Polyclithrum* sp. n. 1 e *Polyclithrum* sp. n. 2 [5 espineletes]); na América do Norte (*P. mugilini* [6 espineletes]); na Austrália (*P. alberti* [5 espineletes] e *P. corallense* [6 espineletes]); e no Mar Negro (*P. ponticum* [6 espineletes]). Todas as espécies descritas possuem os dois espineletes externos grandes (maiores que os internos). A barra profunda (barra dorsal em Ernst *et al.*, 2000) de *P. boegeri* do sul do Brasil está de acordo com a descrição original. A projeção antero-mediana existente na barra profunda de *P. boegeri* é semelhante àquela descrita para *P. alberti*, como mencionado por Ernst *et al.* (2000) (Fig. 5). Em alguns exemplares foi observado um receptáculo seminal próximo ao testículo, como em *P. alberti* e *P. corallense* (Ernst *et al.*, 2000). Massas sinciciais multinucleadas ovaladas foram observadas nas regiões pré e pós-testicular de *P. boegeri*, porém, glândulas em forma de “U”, observadas em *P. alberti* e *P. corallense* (Ernst *et al.*, 2000), não foram encontradas em *P. boegeri*.

***Polyclithrum* sp. n. 1**

(Figuras 14 - 17)

Descrição (baseada em 13 espécimes): corpo fusiforme, 387 (287 – 508, n = 9) de comprimento, maior largura na região do testículo, 93 (73 – 109, n = 9). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 25 (n = 1) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 21 (n = 1) de diâmetro, muscular; projeções digitiformes do bulbo distal não foram observadas. OCM 16 (20 – 22, n = 72) de comprimento, bulboso, de ovalado a subtriangular, armado com espinho e 5 espineletes dispostos em uma fileira, 2 espineletes externos grandes e 3 espineletes internos pequenos, base dos espineletes externos do mesmo tamanho ou maiores que a base do espinho. Vesícula seminal não observada. Testículo pós-germario 26 (25 – 27, n = 2) de comprimento, 21 (19 – 23, n = 2) de largura, ovalado. Germário 24 (14 – 34, n = 2) de comprimento, 18 (11 – 25, n = 2) de largura, ovalado. Receptáculo seminal não observado. Útero com até duas gerações de embriões. Inúmeras glândulas alongadas, laterais à porção final dos cecos intestinais laterais. Massa sincicial em “U” pós-testicular presente; duas massas cilíndricas sem núcelos evidentes sobrepondo-se à porção final de cada ceco intestinal; duas massas arredondadas, postero-laterais ao testículo, aparentemente envolvidas por membrana. Háptor típico de *Polyclithrum* 128 (122 – 132, n = 3) de comprimento, 118 (106 – 124, n = 3) de largura; células mononucleadas pós-testiculares. Âncora 106 (93 – 114, n = 7) de comprimento; lâmina 82 (74 – 90, n = 7) de comprimento, reta; ponta 20 (18 – 25, n = 7) de comprimento; raiz superficial alongada com esclerito acessório na extremidade; raiz profunda tipo botão, bem pronunciada, com extremidade afilada. Barra superficial 21 (18 – 24, n = 4) de comprimento, 10 (9 – 11, n = 4) de largura, sub-retangular, com fina projeção antero-mediana. Escudo 64 (57 – 70, n = 4) de comprimento, em forma de fita alongada, com finas expansões laterais esclerotizadas. Barra profunda 8 (7 – 9, n = 3) de comprimento, em formato de oito deitado, sem projeção esclerotizada antero-mediana (Fig. 17). Três

barras acessórias (BA) e costelas laterais presentes. BA1 28 (20 – 37, n = 5) de comprimento, 27 (20 – 35, n = 6) de largura, com sulco sinuoso na base, lóbulo reniforme; placa esclerotizada fina ovalada. BA2 29 (25 – 32, n = 4) de comprimento, 30 (22 – 35, n = 4) de largura, subtriangular, com base arredondada, extremidade próxima da BA1 ultrapassando um pouco a raiz superficial da âncora. BA3 35 (30 – 38, n = 4) de comprimento, articulada com a âncora, encaixe entre âncora e BA3 composta por uma porção ventral arredondada e por extensão dorsal laminar, fina; BA4 44 (40 – 47, n = 3) de comprimento, alongada, estreita, com sulco central; conexão da BA4 com a BA3 formada pela união das duas paredes da BA4 (Fig. 17). Esclerito R1 63 (55 – 68, n = 4) de comprimento, livre, próximo da barra superficial, sem sulco central na região anterior e extensão esclerotizada lateral, presença de fina membrana esclerotizada triangular, na extremidade distal; dois pares de escleritos R2, maior R2 19 (13 – 23, n = 4) de comprimento, cilíndricos proximalmente, alargados distalmente; costelas esclerotizadas laterais em dois grupos bilaterais, separados pela BA3, cada grupo com 5-6 costelas. Ganchos 28 (26 – 30, n = 6) de comprimento; cabeça do gancho 7 (6 – 7, n = 6) de comprimento; ponta e lâmina igualmente curvadas; bico arredondado, depresso; calcanhar pequeno, arredondado; plataforma levemente côncava, inclinándose suavemente até o bico.

Hospedeiro tipo: *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes).

Localidade tipo: foz do arroio Bolaxa, Estuário da Laguna dos Patos, Rio Grande, RS, Brasil (32° 06, 771'S e 52° 09, 493'W) em 18 de agosto de 2004.

Sítio: superfície corporal.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx (n = xx); CHIOC xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Polyclithrum* sp. n. 1 diferencia-se das outras espécies de *Polyclithrum* Neotropicais por possuir o R2 formado por dois pares de escleritos, por apresentar uma projeção antero-mediana na barra superficial e por não apresentar extensões esclerotizadas laterais e sulco no R1. A barra profunda em forma de “8” é semelhante àquela de *P. corallense* e *P. mugilini*, porém estas duas espécies possuem 6 espineletes no OCM, enquanto que *Polyclithrum* sp. n. 1 possui apenas 5 espineletes. As bases dos espineletes externos do OCM de *Polyclithrum* sp. n. 1 são aproximadamente do mesmo tamanho ou maiores do que a base do espinho do OCM (Ernst *et al.*, 2000), enquanto que de *P. boegeri* e de *Polyclithrum* sp. n. 2 (neste estudo) são menores. *Polyclithrum* sp. n. 1 possui a massa sincicial em “U” como *P. alberti* e *P. corallense*. Entretanto, essa espécie difere de *P. alberti* por possuir a barra profunda sem projeção antero-mediana e de *P. corallense* por possuir cinco espineletes no OCM.

***Polyclithrum* sp. n. 2**

(Figuras 18 - 21)

Descrição (baseada em 14 espécimes): corpo fusiforme, 452 (404 – 556, n = 14) de comprimento, maior largura na região do útero 85 (71 – 95, n = 14). Glândulas cefálicas unicelulares, órgãos da cabeça conspícuos. Bulbo faringeal proximal 31 (28 – 33, n = 4) de diâmetro, glandular; bulbo faringeal distal 19 (17 – 22, n = 4) de diâmetro, muscular; projeções digitiformes do bulbo distal não observadas. OCM 16 (14 – 19, n = 8) de comprimento, 14 (11 – 16, n = 8) de largura, bulboso, com espinho e 5 espineletes, dois externos grandes e três internos pequenos, base dos espineletes externos menores do que a base do espinho. Vesícula seminal não observada. Testículo 31 (24 – 36, n = 5) de comprimento, 22 (19 – 25, n = 5) de largura, pós-germario, ovalado. Germário 24 (19 – 28, n = 5) de comprimento, 19 (17 – 22, n = 5) de largura,

ovalado. Receptáculo seminal não observado. Útero com até duas gerações de embriões. Glândulas ovaladas na região pós-testicular em pequeno número. Massa sincicial em “U” pós-testicular presente. Háptor típico de *Polyclithrum* 114 (93 – 130, n = 12) de comprimento, 85 (71 – 103, n = 10) de largura. Âncora 97 (72 – 109, n = 11) de comprimento; lâmina 69 (63 – 74, n = 10) de comprimento reta; ponta 20 (14 – 26, n = 8) de comprimento; raiz superficial alongada, com esclerito acessório na extremidade, protuberância próxima da raiz profunda; raiz profunda tipo reduzida, extremidade afilada. Barra superficial 20 (14 – 23, n = 7) de comprimento, 7 (5 – 9, n = 7) de largura, subretangular. Escudo 50 (44 – 55, n = 7) de comprimento, em forma de fita alongada, sem expansões laterais esclerotizadas. Barra profunda 15 (12 – 16, n = 8) de comprimento, 5 (4 – 7, n = 8) de largura, sub-retangular, alongada, projeções anterolaterais inconspícuas, com dois forâmens elípticos, sem projeção esclerotizada anteromediana. Três barras acessórias (BA) e costelas laterais presentes. BA1 23 (18 – 33, n = 6) de comprimento, 30 (24 – 38, n = 6) de largura, com sulco sinuoso na base, placa esclerotizada fina ovalada. BA2 29 (18 – 37, n = 8) de comprimento, 42 (38 – 44, n = 5) de largura, subtriangular. BA3 32 (26 – 36, n = 8) de comprimento, encaixe entre âncora e BA3 formada por duas porções circulares, uma ventral e outra dorsal. BA4 33 (29 – 36, n = 8) de comprimento, com sulco central, conexão entre BA4 e BA3 estreita, formada pela união das duas paredes da BA4. Um par de esclerito R1, 50 (48 – 53, n = 6) de comprimento, livres, com sulco central na extremidade proximal, não chegando a metade do R1; fina membrana esclerotizada triangular na extremidade posterior e membrana lateral externa. Um par de escleritos R2 16 (13 – 19, n = 3) de comprimento, achatado, com a base rombuda, distalmente expandido. Costelas radiais esclerotizadas em dois grupos, separados pela BA3, grupo anterior 4-5, grupo posterior 3-4. Ganchos 31 (28 – 33, n = 8) de comprimento; cabeça do gancho 8 (6 – 9, n = 13) de

comprimento; com ponta alongada, aberta, ultrapassando bastante o bico; lâmina reta; bico depresso, arredondado; calcanhar pequeno, alinhado com a parede externa da lâmina da cabeça do gancho; plataforma levemente convexa.

Hospedeiro tipo: *Mugil platanus* Günther, 1880 (Mugilidae, Perciformes).

Localidade tipo: Maricá, RJ, Brasil, em 02 de agosto de 1988.

Sítio: brânquias.

Espécimes tipos: holótipo – MZUSP xxxx (n = xx); CHIOC xxxx (n = xx); USNPC xxxx (n = xx).

Comentários: *Polyclithrum* sp. n. 2 é semelhante a *P. ponticum* por apresentar a barra profunda alongada (Gerasev et al., 2002), contudo, diferencia-se desta espécie por possuir 5 espineletes no OCM. É diferente das outras espécies de *Polyclithrum* Neotropicais por apresentar a BA3 sem extensão esclerotizada, não possuir extensão esclerotizada lateral do escudo, e possuir R1 com extensões esclerotizadas na face externa e um sulco na extremidade anterior, que não se estende até a metade do esclerito. Porém, um dos caracteres que melhor diagnostica *Polyclithrum* sp. n. 2 é uma protuberância na raiz superficial da âncora. *Polyclithrum* sp. n. 2 é a única espécie do gênero que foi registrada parasitando filamentos brânquias do hospedeiro.

Discussão

As espécies de *Polyclithrum* são semelhantes morfologicamente, entretanto podem ser diferenciadas pelo número de espineletes do OCM, pela forma da barra profunda e por tamanho e forma das barras acessórias, barra superficial e escudo. A presença de extensões esclerotizadas em alguns escleritos podem auxiliar na diferenciação de espécies de *Polyclithrum*, que é baseada em caracteres das estruturas esclerotizadas do

háptor. Todavia, são comuns os erros na descrição dos escleritos, devido à plasticidade das estruturas que podem ser modificadas pelo modo de preparação dos animais.

A BA1 de todas as espécies de *Polyclithrum* Neotropicais, *P. ponticum* e *P. mugilini* (Gerasev *et al.*, 2002) possuem uma extensão esclerotizada circular. Acredita-se que algumas descrições não cite esta extensão devido ao modo de preparo do animal e que este caráter existe, senão em todas, mas na maioria das espécies de *Polyclithrum*.

Outros problemas surgem a partir da interpretação de alguns escleritos que podem ter importância para reconstruções filogenéticas. Na descrição original de *P. boegeri*, por exemplo, os escleritos R1 e R2 foram interpretados como barras acessórias (BA5 e BA6) (ver Ernst *et al.*, 2000). Kritsky e Boeger (2003) propõem homologia entre os escleritos R1 e/ou R2 entre vários gêneros. Espécies de *Fundulotrema*, *Swingleus* e *Mormyrogyrodactylus* apresentam R1 e R2 associados ao escudo. Por outro lado, o Gênero n. A (Capítulo IV) possui somente o esclerito R1 associado ao escudo, não apresentando R2. Enquanto que espécies de *Scleroductus*, *Gyrodactyloides* e Gênero n. B (Capítulo IV) possuem o esclerito R1 associado à barra superficial e livre do escudo. *Macrogyrodactylus* spp. e *Polyclithrum* spp. possuem R1 livres do escudo e barra superficial.

Os escleritos R1 possuem grande variação que podem auxiliar na diagnose de espécies do gênero. A presença de extensões esclerotizadas laterais do R1 em diferentes posições diferenciam *Polyclithrum* sp. n. 1 de *P. boegeri* e a ausência deste caráter diferencia *Polyclithrum* sp. n. 2 das duas primeiras. Um sulco na região proximal dos escleritos R1 de *P. boegeri* e de *Polyclithrum* sp. n. 1, com diferentes tamanhos de acordo com a espécie foi observado. As espécies Neotropicais apresentaram uma

extensão triangular na extremidade posterior do R1, o que não foi descrito em nenhuma outra espécie do gênero.

Agradecimentos

Os autores agradecem as equipes do Dr. Roberto E. Reis e Dr. Carlos Lucena do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), pela identificação dos hospedeiros; Ao Dr. Joaber Pereira Jr. e a Bióloga Natália Marchiori (Fundação Universidade Federal do Rio Grande, RS); Ao Dr. Marcelo Knoff pelo envio de material; Ao Dr. Luís Munis, curador da Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, por gentilmente ceder lâminas da coleção; A Fundação Araucária (Protocolo 932) e CNPq pelo financiamento ao projeto e ao CNPq (Processo N° 140629/3-2003) pela bolsa concedida a RTV.

Literatura Citada

- Ernst, I., Whittington, I. D. e Jones, M. K. 2000. Three new species of *Polyclithrum* Rogers, 1967 (Gyrodactylidae: Monogenea) from mugilini fishes from Australia and Brazil, with a redescription of *P. mugilini* Rogers, 1967. *Systematic Parasitology* **45**: 61-73.
- Gerasev, P. I., Dmitrieva, E. V. e Gaevskaja, A. V. 2002. *Polyclithrum ponticum* sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae: Polyclithrinae) from *Mugil cephalus* from the black sea and problems of suprageneric systematics of the gyrodactylids. *Parazitologiya* **36** (5): 396-404.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W.A. 2003. *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. Eds. Combes, C., Jourdane, J. Toxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. PUP, Perpignan, France, Perpignan. 37-58p.
- Kritsky, D. C., Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogenoidea. 22. Variation in *Scleroductus* species (Gyrodactylidea, Gyrodactylidae) from Siluriformes fishes of Southeastern Brazil. *Journal of Helminthology Society Washington* **62** (1): 53-56.
- Kritsky, D.C. e Stockwell, C. A. 2005. New species of *Gyrodactylus* (Monogenoidea, Gyrodactylidae) from the white sands pupfish, *Cyprinodon tularosa*, in New Mexico. *The Southwestern Naturalist* **50** (3): 312-317.
- Menezes, N. A. 1983. Guia prático para o conhecimento e identificação das tainhas e paratis (Pisces, Mugilidae) do litoral brasileiro. *Revista Brasileira de Zoologia* **2** (1): 1-12.

Rogers, W. A. 1967. *Polyclithrum mugilini* gen. n. et sp. n. (Gyrodactylidae: Polyclithrinae subfam. n.) from *Mugil cephalus* L. *Journal of Parasitology* **53**: 274-276.

Legendas

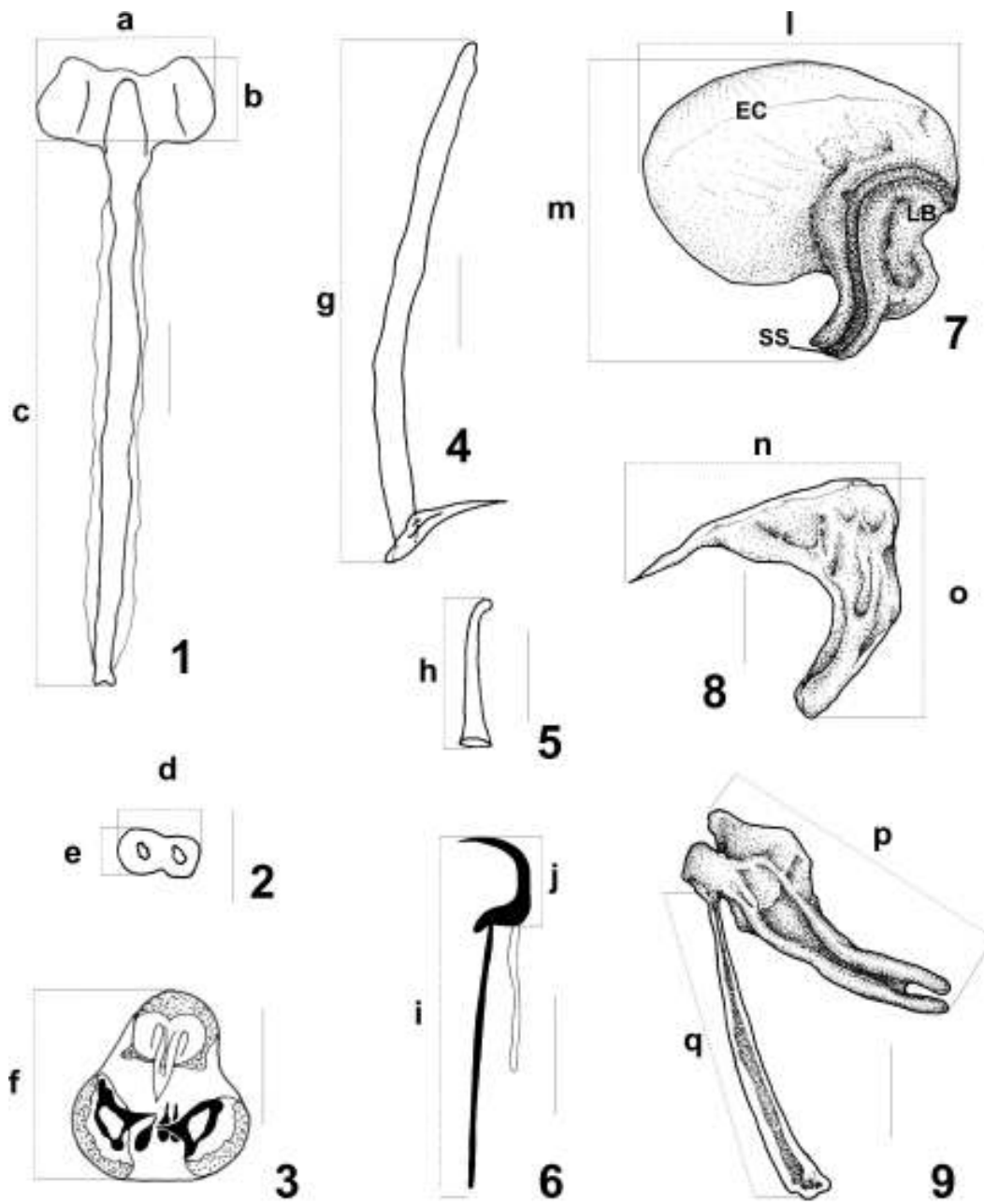
Figuras 1-9. Medidas das estruturas esclerotizadas do háptor e do OCM de *Polyclithrum* spp. **1.** Barra superficial – **a.** Largura, **b.** Comprimento. Escudo – **c.** Comprimento. **2.** Barra profunda - **d.** Comprimento, **e.** Largura. **3.** OCM - **f.** Comprimento. **4.** Esclerito R1. **g.** Comprimento. **5.** Esclerito R2. - **h.** Comprimento. **6.** Gancho – **i.** Comprimento total, **j.** **7.** Comprimento da cabeça do gancho. **8.** BA1 – **l.** Largura, **m.** Comprimento, **EC.** Extensão esclerotizada circular, **SS.** Sulco sinuoso, **LB.** Lóbulo da BA1. **9.** BA2 – **n.** Largura, **o.** Comprimento. BA3 – **p.** Comprimento. BA4 - **q.** Comprimento.

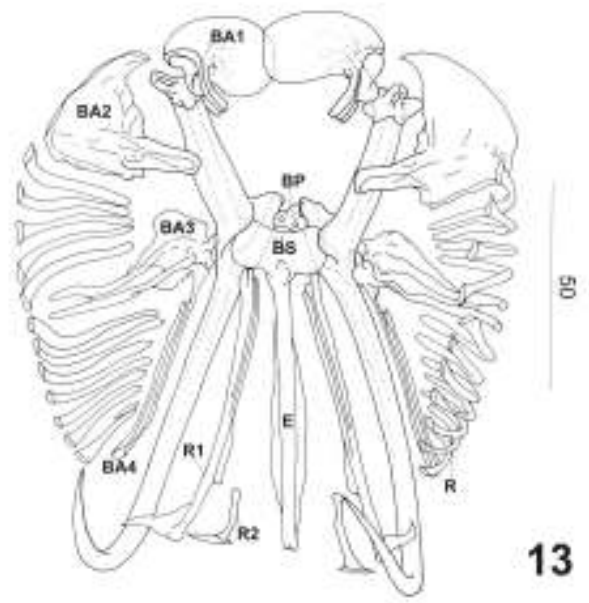
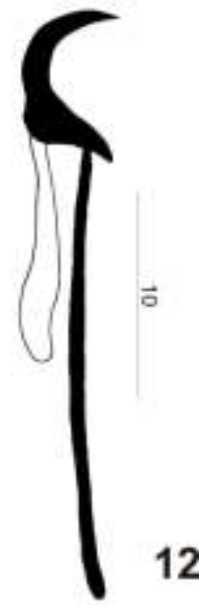
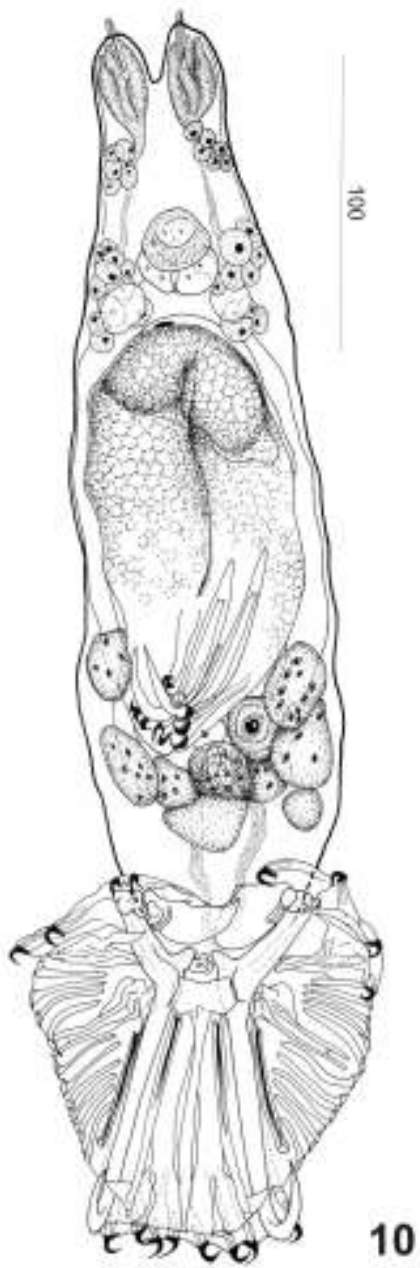
Figuras 10-13. *Polyclithrum boegeri* Ernst, Whittington e Jones, 2000 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Mugil platanus* (Mugilidae). **10.** Corpo inteiro, Voucher (visão ventral). **11.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **12.** Gancho. **13.** Complexo de escleritos haptorais. BA1 – Barra acessória 1; BA2 - Barra acessória 2; BA3 - Barra acessória 3; BA4 – Haste da barra acessória 3; R1 – Esclerito R1 (“rib 1”); R2 – Esclerito R2 (“rib 2”); R - “Ribs”. BS – Barra superficial; BP – Barra profunda; E – Escudo da barra superficial.

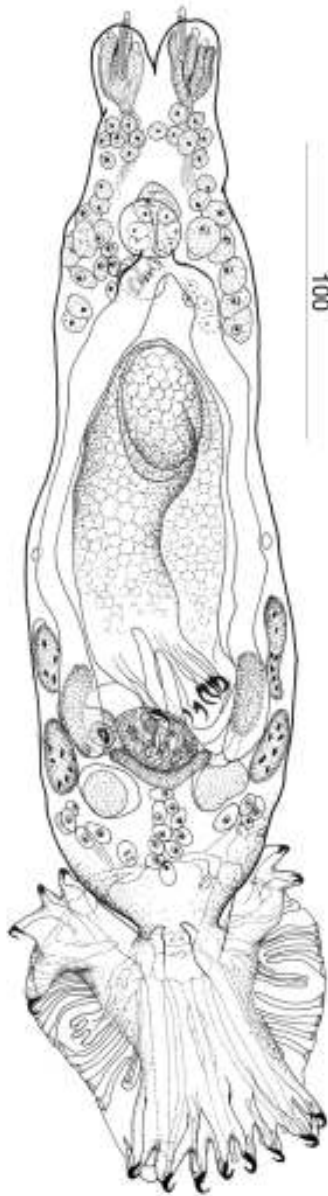
Figuras 14-17. *Polyclithrum* sp. n. 1 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) da superfície corporal de *Mugil platanus* (Mugilidae). **14.** Corpo inteiro, Holótipo (visão dorsal). **15.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **16.** Gancho. **17.** Complexo de escleritos haptorais.

Figuras 18-21. *Polyclithrum* sp. n. 2 (Gyrodactylidae, Monogenoidea) das brânquias de *Mugil platanus* (Mugilidae). **18.** Corpo inteiro, Holótipo (visão ventral). **19.** Órgão Copulatório Masculino (OCM). **20.** Gancho. **21.** Complexo de escleritos haptorais.

Figuras 22-23. Diferenças na BA1 de *Polyclithrum boegeri* (CHIOC) e na BA1 de *Polyclithrum boegeri* (deste Capítulo). **22.** *Polyclithrum boegeri* (CHIOC 33988b), corado com picrato de amônia. Flechas mostram os limites da extensão esclerotizada circular da BA1. **23.** *Polyclithrum boegeri* (nesse estudo), montado em meio de Hoyer e fotografado com o uso de contraste de fase.







100

14



10

15



10

16



50

17



18



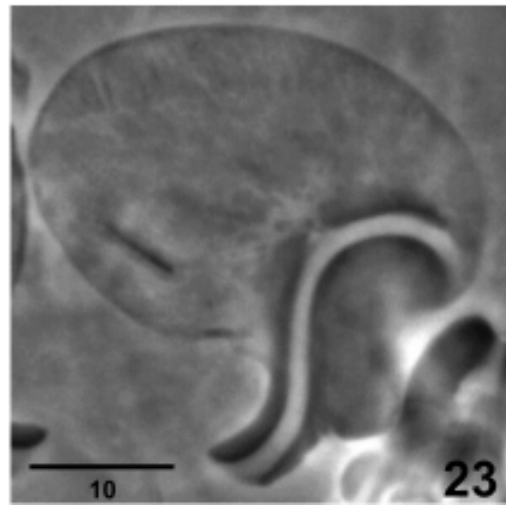
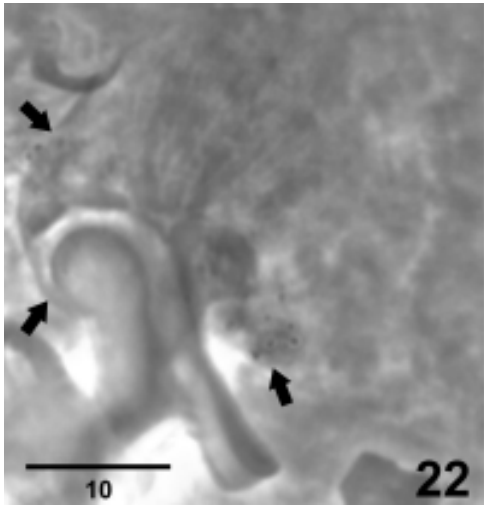
19



20



21



PARTE II
SEÇÃO FILOGENÉTICA

CAPÍTULO VII

**Filogenia de Gyrodactylidae (Monogenoidea): morfologia, moléculas,
evidência total e as Implicações biogeográficas no modelo de evolução de
Gyrodactyloidea***

* Capítulo preparado de acordo com o guia para autores do “*Journal of Parasitology*”.

Resumo

Hipóteses filogenéticas de Gyrodactylidae (Monogenoidea) baseadas em dados morfológicos e moleculares de DNA ribossomal, com a inclusão de novos táxons ovíparos e vivíparos são apresentadas. As hipóteses prévias de que espécies ovíparas são basais e que formam um grupo parafilético foram testadas. Na análise morfológica os gêneros compostos por espécies ovíparas (*Aglaigyrodactylus*, *Hyperopletes*, *Nothogyrodactylus*, *Onychogyrodactylus*, *Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides* e *Phanerothecium*) formaram um grupamento parafilético e basal com suporte variado. As espécies vivíparas formaram um clado com diferentes suportes nos cladogramas internos. A análise morfológica sugere que grupos vivíparos basais são espécies da Região Neotropical sem escudo, seguidas de um clado com espécies que apresentam ausência de vários caracteres, incluindo escudo (*Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus* e *Laminiscus*). O clado formado por *Accessorius*, *Fundulotrema*, Gênero n. A sp. n. 1, Gênero n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides*, *Macrogyrodactylus*, *Mormyrogyrodactylus*, *Polyclithrum* e *Swingleus*, foi o mais diverso morfológicamente. A presente filogenia morfológica indica que espécies de *Gyrodactylus* não formam um clado e as espécies utilizadas foram separadas em duas politomias, uma com *Scleroductus* sp. n. 1 + clado “M” + clado “Q” e outra com *Acanthoplacatus* sp. + clado “R”, agrupadas pela ausência ou presença de escudo, respectivamente. Na análise molecular foram utilizadas 56 seqüências de rDNA, distribuídas em 48 espécies (*Udonella* sp., 14 espécies ovíparas, 33 espécies vivíparas) em análises de máxima parcimônia e inferência Bayesiana. As análises moleculares indicaram que as espécies ovíparas formam um grupo basal, monofilético e grupo-irmão do clado de espécies vivíparas. O clado vivíparo possui três linhagens, com a mais basal delas apresentando grande diversidade morfológica em estruturas haptorais e espécies Neotropicais na base.

As análises sugerem que *Gyrodactylus* é polifilético e espécies com seqüências de ITS1 mais longas formam um clado, com *Acanthoplacatus* sp. como grupo-irmão. O restante das espécies de *Gyrodactylus* de outras linhagens possuem seqüências de ITS1 curtas, incluindo as espécies ovíparas. O status parafilético das espécies ovíparas sugere que clados internos desse grupo podem formar táxons supra-específicos com a adição de mais dados. Os dados moleculares corroboram a filogenia com os dados morfológicos. A distribuição de espécies ovíparas parasitas de Loricariidae na topologia sugere que essas espécies de girodactilídeos acompanham um padrão de co-especiação com as subfamílias dos hospedeiros. A análise molecular indicou um provável evento de perda de estruturas haptorais, como barras acessórias, escleritos R1 e R2 e escudo tipo-fita no clado de espécies vivíparas, pela presença de espécies com essas estruturas na base do clado e ausência de espécies derivadas com essas estruturas. O teste ILD indica que as árvores obtidas com dados morfológicos e moleculares utilizados na evidência total são congruentes, aceitando a hipótese nula, indicando que as árvores a partir desses dados possuem história evolutiva comum. A filogenia obtida a partir da análise de evidência total com máxima parcimônia indica que há grande congruência (de topologia) entre o cladograma de dados combinados e as topologias morfológicas e moleculares. Espécies ovíparas e *Scleroductus* sp. n. 1 apresentaram posições equivalentes a topologia observada com dados morfológicos. As demais espécies vivíparas apresentaram posições e relações de grupos-irmãos similares àqueles das análises com dados moleculares.

Abstract

Phylogenetic hypotheses of Gyrodactylidae (Monogenoidea) based on morphologic and molecular data of DNA ribosomal, with the inclusion of new taxa oviparous and

viviparous are presented. Previous hypotheses, that oviparous species are basal and that form a paraphyletic group were tested. In the morphologic analysis the genus composed by oviparous species (*Aglaigyrodactylus*, *Hyperopletes*, *Nothogyrodactylus*, *Onychogyrodactylus*, *Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides* and *Phanerothecium*) formed a paraphyletic and basal group with variable support. The viviparous species form a clade with different supports in the internal clades. The morphologic analysis suggests that basal viviparous groups are species of the Neotropical Region without shield, following by a clade with species that present absence of several characters, including shield (*Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus* and *Laminiscus*). The clade formed by *Accessorius*, *Fundulotrema*, Genus n. A sp. n. 1, Genus n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides*, *Macroglyrodactylus*, *Mormyroglyrodactylus*, *Polyclithrum* and *Swingleus*, was the most morphologically varied. The present morphologic phylogeny indicates that species of *Gyrodactylus* do not form a clade and the used species were separate in two polytomies, one with *Scleroductus* sp. n. 1 + clade "M" + clade "Q" and other with *Acanthoplacatus* sp. + clade "R", clustering by the absence or shield presence, respectively. In the molecular analysis 56 rDNA sequences were used, distributed in 48 species (*Udonella* sp., 14 oviparous species, 33 viviparous species) in analyses of parsimony and Bayesian Inference. The molecular analyses indicated that the oviparous species forms a monophyletic basal group and sister-group of the clade of viviparous species. The viviparous clade possesses three lineages, with the most basal of them presenting great morphologic diversity in haptor structures and Neotropical species in the base. The analyses suggest that *Gyrodactylus* represent polyphyletic and species with sequences of longer ITS1 form a clade, with *Acanthoplacatus* sp. as sister-group. The remaining of the species of *Gyrodactylus* of other lineages possesses sequences of short ITS1, including the oviparous species. The

paraphyletic status of the oviparous species suggests that internal clades of that group can form supra-specific taxa with the addition of more data. The molecular data corroborate the phylogeny with the morphologic data. The distribution of oviparous species parasites of Loricariidae in the topology suggests that those gyroductilideans species accompany a co-speciation pattern with the subfamilies of the hosts. The molecular analysis indicated a probable event of loss of haptoral structures, as accessory bars, sclerites R1 and R2 and shield thread-like in the clade of viviparous species, by the presence of species with those structures in the base of the clade and absence of derived species with those structures. The ILD test indicates that the trees obtained with morphologic and molecular data used in the total evidence are compatible, accepting the null hypothesis, indicating that the trees to leave of those data possess common evolutionary history. The phylogeny obtained starting from the analysis of total evidence with parsimony indicates that there is great congruence (of topology) between the cladogram of combined data and the morphologic and molecular topologies. Oviparous species and *Scleroductus* sp. n. 1 shows equivalent positions the topology observed with morphologic data. The other viviparous species presented positions and similar sister-group relationships to those of the analyses with molecular data.

Introdução

Gyrodactylidae possui espécies ovíparas e vivíparas, que são ectoparasitas de peixes, anfíbios e lulas em grande maioria dos ambientes aquáticos (Boeger *et al.*, 1994; Kritsky e Boeger, 2003). Harris (1983) propôs Oogyrodactylidae, para agrupar espécies ovíparas de monogenóideos tipo-giroductilídeos. Foram agrupados nessa família *Oogyrodactylus farlowellae* Harris, 1983 e *Phanerothecium caballeroi* Kritsky e Thatcher, 1977.

Desde então, novas descrições de espécies ovíparas foram realizadas, incluindo mais cinco gêneros (Kritsky e Boeger, 1991; Boeger *et al.*, 1994; Kritsky *et al.*, 2007). Boeger *et al.* (1994) apresentaram uma hipótese que sugere que Oogyrodactylidae é parafilética, transferindo suas espécies para Gyrodactylidae. A análise de Boeger *et al.* (1994) também sugere que *Nothogyrodactylus* Kritsky e Boeger, 1991 é parafilético e o restante dos gêneros compostos por espécies ovíparas (*Oogyrodactylus* Harris, 1983; *Phanerothecium* Kritsky e Thatcher, 1977; *Hyperopletes* Boeger, Kritsky e Belmont-Jégu, 1994) recebem suporte e são considerados válidos. As espécies ovíparas formam grupos parafiléticos e basais em Gyrodactylidae (Boeger *et al.*, 1994; Kritsky e Boeger, 2003).

Algumas das primeiras propostas de relação de ancestralidade entre os Gyrodactylidae foi proposta por Malmberg (1964, 1970, 1998), utilizando informações das estruturas do háptor, órgão copulatório e do sistema excretor. Inicialmente, o autor utilizou somente espécies de *Gyrodactylus* Nordmann, 1832, as quais ele dividiu em 6 sub-gêneros (Malmberg, 1970). Em um segundo momento, Malmberg (1998) incluiu na sua proposta de relação entre girodactilídeos, além das espécies de *Gyrodactylus*, espécies de *Gyrdicotylus* Vercammen-Grandjean, 1960, *Macrogyrodactylus* Malmberg, 1956, *Oogyrodactylus*, *Swingleus* Rogers, 1969, *Polyclithrum* Rogers, 1967 e *Isancistrum* De Beauchamp, 1912. Malmberg (1998) sugere que *Macrogyrodactylus* possa ser uma forma basal de Gyrodactylidae. Entretanto, o autor reconhece que a viviparidade é um estado que desenvolveu secundariamente na família e propõe que a forma do sistema excretor de *Oogyrodactylus* possa ser uma convergência com espécies vivíparas e que a oviparidade possa ser uma reversão.

Aparentemente a linhagem vivípara é monofilética (Boeger *et al.*, 1994; Kritsky e Boeger, 2003). O clado de espécies vivíparas é o grupo que apresenta a maior riqueza

de espécies em Gyrodactylidae (Boeger *et al.*, 2003). Essa riqueza segundo os autores é apomórfica, como resultado de radiação adaptativa. Contudo, Boeger *et al.* (2003) chamam a atenção de que grande parte dessa riqueza de espécies é formada por *Gyrodactylus* (402 espécies). *Gyrodactylus* foi considerado parafilético (Boeger *et al.*, 2003), o que representa que novas análises podem indicar a separação de *Gyrodactylus* em uma grande diversidade de táxons supra-específicos.

Existem poucos trabalhos sobre a filogenia de Gyrodactylidae, principalmente com dados moleculares. A grande parte dos estudos moleculares envolvem somente espécies de *Gyrodactylus* restritos a algumas regiões biogeográficas (Zietara *et al.*, 2002; Huyse *et al.*, 2004; Huyse e Volckaert, 2005).

A maioria dos estudos baseados em dados moleculares de girodactilídeos utilizaram a região do DNA ribossomal estendendo-se do ITS1 ao ITS2. O DNA ribossomal (rDNA) é precursor do RNA ribossomal (rRNA), que forma a estrutura dos ribossomos, que nos Eucariontes é composto de três unidades codificadoras repetidas (18S, 5.8S e 28S) seqüencialmente (cópias) e separadas por regiões não codificadas, os espaçadores intergênicos (IGS) e internos (ITS) (Weider *et al.*, 2005). Os espaçadores (IGS e ITS) são degradados no núcleo no processo de transcrição, porém foi observado que em *Saccharomyces cerevisiae* parte da região 5' do ITS1 acompanha o 18S até o citoplasma, onde é finalmente degradado (Moy e Silver, 1999). A região do ITS rDNA (ITS1, 5.8S e ITS2) foi utilizada como marcador específico para espécies de *Gyrodactylus*, principalmente o ITS1, que contém diferenças em nível específico devido à grande variação existente no comprimento da região entre espécies do gênero (Cunningham, 1997; Cable *et al.*, 1999; Cunningham *et al.*, 2001; Matejusová *et al.*, 2001; Hansen *et al.*, 2003; Zietara e Lumme, 2004; Huyse *et al.*, 2006). Existe pelo menos um estudo sobre a estrutura secundária dessa região (Cunningham *et al.*, 2000).

A região do ITS também foi utilizada para inferir a filogenia de Gyrodactylidae, indicando resultados contraditórios sobre o status de monofilia de *Gyrodactylus* e suas relações de grupo-irmão (Zietara *et al.*, 2002; Kritsky e Boeger, 2003; Matejusová *et al.*, 2003; Zietara e Lumme, 2004).

Considerando uma estimativa feita com base no número de possíveis hospedeiros para espécies de girodactilídeos, atualmente são conhecidas cerca de 2% das possíveis 20.000 espécies existentes de Gyrodactylidae (Bakke *et al.*, 2002). A fauna de peixes neotropicais de água doce pode representar 25% da diversidade da ictiofauna de água doce e marinha do planeta (~ 8.000 espécies) (Vari e Malabarba, 1998). Dessa maneira, é esperado que a maior parte das espécies de girodactilídeos estejam na Região Neotropical. Isso é indicado em recentes publicações com a descrição de espécies ovíparas e vivíparas dos Neotrópicos (Kritsky *et al.*, 2007; Vianna *et al.*, no prelo a, b). No entanto, as relações filogenéticas de espécies neotropicais com os inúmeros táxons descritos para regiões como Europa, América do Norte e Ásia, ainda não são conhecidas. Dessa maneira, com base em dados morfológicos e moleculares, esse estudo tem o objetivo de propor as relações filogenéticas de espécies neotropicais com táxons de outras regiões e testar a hipótese de Boeger *et al.* (1994) sobre a posição basal e parafilia do grupo formado pelas espécies ovíparas da família, incluindo novos táxons ovíparos e vivíparos. Além de testar pressupostos do modelo de diversificação de espécies vivíparas, proposto por Boeger *et al.* (2003), que são: 1) Gyrodactylidae tem origem recente (menos de 66 milhões de anos atrás) na região Neotropical; 2) Que espécies vivíparas têm capacidade de dispersão, conferida pelo modo reprodutivo de viviparidade, enquanto que espécies ovíparas são mais limitadas a alguns grupos de hospedeiros; 3) Se Gyrodactylidae tem origem neotropical, então a dispersão pode ter ocorrido pelo mar, utilizando os hospedeiros e; 4) E que a proximidade filogenética das

espécies esteja mais relacionada a proximidade geográfica do que a história de fragmentação continental.

Material e Métodos

Coleta e fixação dos parasitos

Os parasitos foram coletados de peixes de várias bacias hidrográficas do Brasil. Assim que capturados, os peixes foram colocados em recipientes com água quente (60-70°C) os quais foram vigorosamente agitados (Kritsky e Stockwell, 2005). O conteúdo de cada frasco foi dividido em duas alíquotas. Em uma alíquota foi adicionada formalina suficiente para obter uma concentração de 5% (para estudo morfológico) e em outra foi adicionado álcool 95% (para estudo molecular).

Morfologia e estudo taxonômico

No laboratório, os parasitos foram separados sob lupa e montados em meio de Hoyer (estudo de escleritos) ou corados com corante tricrômico de Gomori (estudo da morfologia interna) (Kritsky *et al.*, 1995). A diagnose dos helmintos foi feita através de desenhos e fotos. Os desenhos foram feitos com câmara clara e as fotografias foram obtidas com uma câmera Olympus Q Color 5, ambas acopladas em um microscópio com iluminação de contraste de fase (Olympus BX 51).

Análise filogenética com dados morfológicos

A homologia dos estados de caráter foi determinada de acordo com os Critérios de Homologia de Remane, descritos por Wiley (1981), considerando o principio auxiliar de Hennig (Brooks e McLennan, 1991). As séries de homólogos combinaram aquelas

de Boeger *et al.* (1994), Kritsky e Boeger (2003) e caracteres adicionais obtidos da análise morfológica de espécimes (Tabela 1) e da literatura. Nas análises, foram utilizados 30 caracteres, 11 desses foram considerados multi-estados e não-ordenados, assim é possível a mudança de um estado de caráter para outro estado em um único passo (Kitching *et al.*, 1998). Os caracteres polimórficos foram codificados pela definição do estado plesiomórfico (ver Kornet e Turner, 1999). O restante dos 19 caracteres binários foram ordenados (conforme Kritsky e Boeger, 2003). Caracteres autapomórficos foram incluídos na análise, mesmo não sendo filogeneticamente informativos. Esse processo foi realizado para caracteres com grandes séries multi-estados e/ou que são o principal caráter diagnóstico da espécie. Dessa maneira evita-se que durante a análise aquele caráter, em particular, seja interpretado como ambíguo.

Cinquenta táxons compõem o grupo interno (Tabela 2), entre elas, todas as espécies ovíparas descritas, um número representativo de espécies de *Gyrodactylus* do Brasil e uma espécie de cada gênero restante considerado válido. Não foram envolvidas todas as espécies de *Gyrodactylus* descritos para o Brasil e espécies de outras regiões pela baixa diversidade morfológica apresentada por essas espécies.

Os táxons que compõem o grupo externo foram os mesmos utilizados por Kritsky e Boeger (2003). Foram utilizadas espécies de *Anoplodiscus* Sonsino, 1890 (Anoplodiscidae), *Enoplocotyle* Tagliani, 1909 (Acanthocotylidae) e *Udonella* Johnston, 1835 (Udonellidae), de acordo com as relações de famílias propostas por Boeger & Kritsky (2001). Espécies de gêneros que apresentam problemas taxonômicos e que colocam em questionamento sua validade, não foram utilizados na análise, tais como: *Afrogyrodactylus* Paperna, 1968 e *Micropolyclithrum* Skinner, 1975 que possuem suspeita de sinonímia (ver Ernst *et al.*, 2000); *Limnogyrodactylus* Gläser, 1978; *Postgyrodactylus* Gläser, 1978; *Mesogyrodactylus* Gläser, 1978; *Anguilladactylus*

Gläser, 1978, por falta de uma diagnose bem definida ou por ausência de espécimes para estudos, como *Metagyrodactylus* Yamaguti, 1963 (ver Baugh, 1957).

A matriz foi construída no programa NDE (Nexus Data Editor - Page, 2001) (Tabela 2) e três análises foram realizadas na tentativa de minimizar problemas de grande número de cladogramas obtidos, tempo computacional e homoplasias. A primeira análise foi realizada no programa PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2001), com busca heurística, MAXTREES ilimitado e 1000 réplicas, que gerou um número excessivo de árvores. Uma segunda análise foi realizada no programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003) para uma avaliação das séries de homólogos com excesso de homoplasias, com busca heurística e MAXTREES = 10.000. A análise final foi realizada com os NCHUCK= 5 CHUCKSCORE = 5 nos programas, busca heurística e MAXTREES = 10.000, no programa PAUP* e TNT (busca heurística, com 1000 réplicas e MAXTREES = 10.000). Após a visualização dos escores das árvores (PSCORES), foi realizado um filtro (FILTER MAXSCORE=VALOR DO ESCORE), na análise no PAUP*.

A análise no PAUP* foi otimizada por ACCTRAN e DELTRAN. Os cladogramas obtidos com as duas otimizações tiveram a mesma topologia. O cladograma apresentado na discussão dos caracteres foi aquele gerado no PAUP* por otimização ACCTRAN.

A visualização da evolução dos estados de caráter e escolha da topologia foi realizada com o programa MacClade versão 3.05 (Maddison e Maddison, 1992) e Treeview 1.6.5 (Page, 2001).

Os ramos com comprimento zero foram colapsados (PSET COLLAPSE=MINBLEN), em ambas as análises. As medidas de suporte consideradas nesse estudo para os clados resultantes foram: bootstrap ($\geq 50\%$) (BOOTSTRAP KEEPALL=YES NREPS=1000 SEARCH=HEURISTIC/ NCHUCK=5 CHUCKSCORE=5

ADDSEQ=RANDOM); suporte de Bremer, implementado no programa TNT (DOBREM) e cladograma de consenso estrito. Os valores de suporte estão localizados abaixo de cada ramo (Figura 1): antes da barra estão os valores de suporte de Bremer (TNT) e após a barra os valores de bootstrap (PAUP*), todos os valores de bootstrap estão representados na Figura 1. O enraizamento dos cladogramas foi realizado posteriormente à análise conforme técnicas descritas por Nixon e Carpenter (1993).

No anexo A é apresentada uma discussão de cada caráter que não foi envolvido na análise por apresentar grande número de homoplasias ou dificuldade para o estabelecimento de homologias. Os caracteres são: presença de almofadas no háptor; ramificação da peça acessória; número de fileiras de espinhos no OCM; OCM muscular eversível e forma dos ganchos.

Análise filogenética com dados moleculares

Escolha do fragmento

As análises moleculares foram realizadas utilizando a região do DNA ribossomal chamada de ITS, a qual inclui os espaçadores transcritos internos (ITS1 e ITS2) e o gene (5.8S rDNA) (Fig. 2). O ITS foi escolhido devido à grande disponibilidade de seqüências dessa região em bancos de dados (*e.g.* Genbank) e pelo grande número de estudos desenvolvidos com filogenia de Gyrodactylidae com esse fragmento (*e.g.* Cable *et al.*, 1999; Cunningham, 1997; Cunningham *et al.*, 2000, 2001; Matejusová *et al.*, 2001, 2003; Zietara *et al.*, 2002; Huyse e Malmberg, 2004; Zietara e Lumme, 2004; Cable *et al.*, 2005) incluindo espécies de diversas regiões do mundo.

Extração do DNA

Individualmente, os parasitos foram colocados em gotas de glicerina (composto neutro), na qual foram separadas regiões para extração de DNA e testemunho morfológico. Os testemunhos do háptor (espécies vivíparas e ovíparas) e região anterior, contendo o órgão copulatório masculino (ovíparos) foram separadas com estilete e montadas em meio de Hoyer. A identificação de uma espécie ovípara da região Amazônica (denominado de G702) não foi possível, devido ao baixo número de indivíduos obtidos. Porém, G702 foi mantida na análise para determinar a posição de espécies da região Amazônica na filogenia de Gyrodactylidae.

A região do corpo a ser utilizada foi lavada em álcool 96% para retirada do excesso de glicerina. A extração foi realizada com o protocolo modificado de Cunningham *et al.* (2000), com 27 µL de tampão de lise (Tween 20, 0,45%; NP40, 0,45% em tampão TE), com adição de 3 µL de proteinase K (20 ng/ µL), aquecidos por 20 minutos a 65°C para desnaturação do DNA e por 10 minutos a 95°C para inativação da Proteinase K.

Amplificação e seqüenciamento do DNA

Os espaçadores internos transcritos ITS1 e ITS2, e o gene 5,8S rDNA foram amplificados utilizando primers específicos desenhados para espécies de *Gyrodactylus*: ITS1 (5' – TTTCCGTAGGTGAACCT–3') e ITS2 (5' – TCCTCCGCTTAGTGATA – 3') (Cunningham, 1997). A PCR (*polymerase chain reaction*) seguiu o seguinte protocolo: aquecimento inicial de 94°C/ 5 min (desnaturação “inicial”), seguido de 40 ciclos: 94°C/ 60' (desnaturação “final”), 50°C/ 60' (anelamento), 72°C/ 60' (extensão “inicial”) e 72°C/ 5 min (extensão “final”). O volume total da reação de PCR foi de 25 µL. Algumas medidas de concentração do produto extraído foram realizadas com um

espectrofotômetro (Genequant), porém, em nenhuma das ocasiões foi possível determinar esse parâmetro. Dessa maneira, foi usado de 3-5 μL de DNA molde (*template*), resultando em amplificação. De cada primer foi utilizado 25 pM, DNA polímerase (5U/ μL), 1X de tampão de reação, 12,5 mM de cloreto de magnésio e o restante do volume completado com água ultrapura.

A eletroforese em gel de agarose (1,5%) foi realizada com 2 μL do produto amplificado. O produto da reação de PCR foi purificado com o kit Minelute® (Qiagen) e a sua concentração final medida com espectrofotômetro (Genequant).

A reação de seqüenciamento foi realizada com 20 ng de produto da PCR purificado, terminador Big Dye 3.1 (5X), tampão de sequenciamento 5X, primer a 3,2 pM e água ultrapura para completar 10 μL . A reação foi realizada com aquecimento inicial de 94°C/ 5 min (desnaturação inicial), seguido de 35 ciclos: 94°C/ 10 seg (desnaturação final), 50°C/ 05 seg (anelamento), 72°C/ 60 seg (extensão). O produto de seqüenciamento foi precipitado com isopropanol e purificado com etanol 70%, seguido de secagem a vácuo à 60°C/ 40 min. O seqüenciamento foi realizado em um seqüenciador 3130 Applied Biosystem (LEMPE – Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva). Sete seqüências utilizadas na análise foram obtidas na plataforma de seqüenciamento do CENARGEN (Embrapa, Brasília), em um seqüenciador ABI 3700. O gene e espaçadores foram seqüenciados em ambas as direções. As fitas da mesma seqüência (“forward” 5’-3’ e reverso 3’-5’) foram alinhadas através do programa Staden Package (Staden e Bonfield, 1992-2002). Sempre que possível, os sítios ambíguos existentes em uma das fitas foram substituídos pelo nucleotídeo existente na mesma posição da outra fita. Ao término desse processo foi obtida a seqüência de consenso. Todos os dados serão depositados no GenBank e outros bancos de seqüências de nucleotídeos.

Alinhamento das seqüências

As seqüências produzidas no LEMPE e obtidas do Genbank (Tabela 1) foram alinhadas pelo programa ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) implementado no programa Bioedit versão 5.0.9 (Hall, 1999), no qual as seqüências foram editadas visualmente.

A determinação do tamanho do gene 5.8S rDNA e dos espaçadores ITS1 e ITS2 de cada seqüência utilizada na análise foi realizada através de uma comparação individual com a seqüência de *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1956 (Z72477). Na seqüência de *G. salaris*, o ITS1 está entre as posições 1-655, do 5.8S entre 656-812 e a região do ITS2 entre as posições 813-1240. O tamanho de cada região das seqüências, correspondentes aos fragmentos de *G. salaris*, são apresentados na Tabela 3.

Seqüências de algumas espécies de *Gyrodactylus* da Europa (Genbank) e de espécies parasitas de Siluriformes do Brasil (produzidas no LEMPE) foram maiores que as demais seqüências. A extremidade inicial das seqüências de ITS1 de *Gyrodactylus* da Europa e a extremidade final das seqüências de ITS2 de *Gyrodactylus* de Siluriformes foram excedentes e foram retiradas para evitar regiões mal alinhadas e ambíguas. Uma comparação dos números totais de pares de bases dos dados sem modificação com os fragmentos da matriz de dados é apresentada na Tabela 3. Como grupo externo foi utilizada a seqüência de *Udonella* sp. (Udonellidae) (produzida no LEMPE).

Teste de saturação e sinal filogenético

O teste de saturação foi realizado no programa DAMBE versão 4.5.20 (Xia e Xie, 2001). O modelo de substituição de bases utilizado foi o K80 (Kimura, 1980) contra a taxa de transversão (tv) e transição (ts). O teste foi realizado com todo o fragmento de ITS (ITS1 + 5.8S rDNA + ITS2), com as combinações de ITS1 + ITS2,

ITS1 +5.8S, 5.8S + ITS2 e com as regiões separadas de ITS1, 5.8S e ITS2. Gráficos foram gerados a partir de cada combinação de seqüências e foram analisados visualmente, indicando qual região não seria saturada.

A verificação do sinal filogenético foi realizado através de dois testes: 1) Teste de permutação, proposto por Faith e Cranston (1991) (PTP - *permutation test probability* ou *permutation tail probability test*) implementado no programa PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2001) (PERMUTE TEST=PTP NREPS=1000 SEARCH=HEURISTIC). Através de uma planilha foi confeccionado um gráfico com os valores da frequência dos comprimentos das árvores nas réplicas (do arquivo log) (Schneider, 2003); 2) O teste G1 (foi realizado no PAUP* e faz uma amostragem ao acaso computando o comprimento das árvores resultantes dos dados da análise (RANDTREES; NREPS =1.000.000) (Hillis e Huelsenbeck, 1992; Sokal e Rohlf, 1995; Schneider, 2003).

Análises filogenéticas

Hipóteses filogenéticas moleculares foram produzidas com o ITS1 (parcial), 5.8S e ITS2 (parcial) através de máxima parcimônia no programa PAUP* e inferência Bayesiana, com o programa MrBayes v3.1.1 (Ronquist e Huelsenbeck, 2003). Na análise de parcimônia foram utilizados os parâmetros de busca heurística (HSEARCH), MAXTREES ilimitada, 1000 adições randômicas de seqüências (ADDSEQ=RANDOM NREPS=1000) e ramos com comprimento zero foram colapsados (COLLAPSE=YES). Valores de Bootstrap ($\geq 50\%$) foram calculados com 200 réplicas e 100 adições randômicas de seqüências.

A análise de inferência Bayesiana foi realizada com 1,5 milhões de gerações e BURNIN = 5000 (Fig. 3), com o modelo de substituição de nucleotídeos (TVM + I + G) estabelecido pelo Modeltest v3.7 (Posada e Crandall, 1998) e utilizado no MrBayes

(NST = 6). O número de gerações foi aquele necessário para que a média do desvio padrão da quebra de frequência (“*average standard deviation of split frequencies*”) fosse menor a 0, 01 (valor da análise = 0,005). O suporte de ramo da árvore de consenso de maioria utilizado na análise de inferência Bayesiana é o da probabilidade posterior ($\geq 50\%$).

Análise de dados combinados – Evidência total

Os dados morfológicos e moleculares foram combinados no programa Bioedit versão 5.0.9 (Hall, 1999) e são apresentadas em uma única matriz (Anexo B). A combinação dos caracteres foi feita somente com as espécies que tinham os dois conjuntos de dados (morfológicos e moleculares) (Anexo B). A lista de séries de homólogos é a mesma utilizada na análise de máxima parcimônia com dados morfológicos do presente estudo. Regiões com gaps e ambíguas foram retiradas do conjunto de dados moleculares e as regiões invariantes foram mantidas, de acordo com Ramírez (2006).

A análise foi realizada no programa PAUP* com o teste de homogeneidade de partições (HOMPART PARTITION) com 500 réplicas e 2 adições randômicas de seqüências (NREPS= 2) E MAXTREES = 1000. Todos os caracteres foram pesados igualmente. O ILD (*Incongruence Length Difference test*) ou teste de Homogeneidade de partição (*Partition-Homogeneity Test*) implementado no PAUP*, tem o objetivo de avaliar a compatibilidade entre a matriz morfológica e molecular (Farris *et al.* 1995a, 1995b; Cunningham, 1997; Barker e Lutzoni, 2002). A hipótese nula do ILD é a congruência dos dados, onde a soma dos comprimentos mínimos (**C**) das partições originais **a** e **b** tem de ser maior ou igual a soma dos comprimentos mínimos das partições randômicas **ar** e **br** [$(Ca + Cb) \geq (Car + Cbr)$]. A hipótese alternativa é a de incongruência, onde a

soma dos comprimentos mínimos das partições originais é menor que a soma dos comprimentos mínimos das partições randômicas [$(Ca + Cb) < (Car + Cbr)$] (Ramírez, 2006).

Resultados

Filogenia de Gyrodactylidae baseada em dados morfológicos

A filogenia baseada em dados morfológicos (Fig. 1) representa 1 de 103 árvores igualmente parcimoniosas obtidas pelo filtro (Filter maxscore = 82) na análise realizada no PAUP* (Comprimento = 82, Índice de Consistência [IC] = 0,57, Índice de Homoplasia [IH] = 0,43 e Índice de retenção [IR] = 0,86). A distribuição, as transformações e o índice de consistência de cada caráter são apresentados na Tabela 4.

A análise sugere que os caracteres na base do cladograma podem não ser sinapomorfias para Gyrodactylidae (Fig. 1). Os caracteres órgão copulatório masculino muscular; glândulas de Mehlis massiva; um par de âncoras; 16 ganchos (8 pares), marginais, regularmente distribuídos na margem do háptor são plesiomórficos em Monogenoidea.

As espécies ovíparas formam um grupo parafilético e basal, enquanto que as espécies vivíparas compõem um grupo monofilético suportado por sinapomorfias, bootstrap e Bremer. Os clados formados por espécies ovíparas apresentam baixos valores de suporte de bootstrap e Bremer e a parafilia é consistente em todas as árvores igualmente parcimoniosas da análise (Fig. 1).

Espécies de *Nothogyrodactylus* formam o grupo mais basal da família. Porém, essas espécies ocorrem em uma tricotomia com o clado formado pelas espécies ovíparas e vivíparas restantes e não possui suporte de consenso estrito. O clado formado pelas

espécies de *Onychogyrodactylus* possui suporte de uma sinapomorfia (bolsa da peça acessória presente).

Aglaiogyrodactylus é um gênero monofilético, suportado por duas sinapomorfias (divertículo uterino presente e peça acessória dentro do saco do OCM), no entanto as relações internas de suas espécies não são claras. Somente *Aglaiogyrodactylus guttus* e *Aglaiogyrodactylus calamus* formam um clado (Clado “F”) com suporte de Bremer e com apoio de uma sinapomorfia homoplásica.

As espécies de *Phanerothecium* (clado “H”) formam um grupo monofilético apoiado por duas sinapomorfias (presença de mais de um ovo no útero e vitelária distribuída em “h” sem ramo dextro-anterior), cujo relacionamento de grupo-irmão das espécies não é bem resolvido.

A filogenia sugere que as espécies vivíparas formam um grupo monofilético (Clado “L”) com suportes de bootstrap, de Bremer e de consenso estrito (Fig. 1). O clado vivíparo é apoiado por cinco sinapomorfias: 1) hiperviviparidade; 2) protoginia; 3) bolsa do OCM bulbosa; 4) glândula de Mehlis ausente; e 5) vitelária reduzida no tronco posterior. Porém, somente dois clados internos são bem definidos e apresentam os relacionamentos de grupos irmãos internos resolvidos: o clado “M” (Figs. 1-4) e o clado “R” (Figs. 1, 5), formado pelos grupos descritos abaixo.

Na base do clado de espécies vivíparas é encontrada uma polifilia formada por *Scleroductus* sp. n. 1, *Gyrodactylus* sp. n. 3, *Gyrodactylus* sp. n. 4, *Gyrodactylus* sp. n. 5 e *Gyrodactylus* sp. n. 12 e outros dois clados, “M” e “R”. *Scleroductus* sp. n. 1 e as espécies de *Gyrodactylus* citadas acima não possuem escudo, isso os diferencia das espécies de *Gyrodactylus* que ocorrem em outra politomia com *Acanthoplacatus* e o clado “Q”.

O clado “M” é formado por *Gyrdicotylus* (Fig. 4A), *Anacanthocotyle* (Fig. 4B), *Isancistrum* (Fig. 4B), *Archigyrodactylus* (Fig. 4C) e *Laminiscus* (Fig. 4D). Esse clado possui suportes de bremer e de consenso estrito e é apoiado por duas sinapomorfias homoplásicas (raiz profunda da âncora conspícua e barras superficial e profunda ausentes). *Anacanthocotyle* e *Isancistrum* são grupos-irmãos e formam um clado com suportes estatísticos e de consenso estrito, e têm a ausência de um caráter como sinapomorfia (âncoras ausentes). *Archigyrodactylus* + *Laminiscus* têm uma sinapomorfia (presença de esclerito tipo placa não associado à barra superficial). Esse clado é grupo irmão de *Anacanthocotyle* + *Isancistrum*.

O clado “R” é formado por *Accessorius* e espécies co-relacionadas (ver Figs. 1, 5). Esse clado reúne a maior parte das espécies com ganchos distribuídos em dois grupos (dois anteriores e um posterior) e a sua única sinapomorfia é a presença de 3 pares de ganchos nos lobos anteriores e 5 pares na margem distal do háptor. No ancestral desse clado, têm origem as barras acessórias no háptor (ver Fig. 5). Embora tenha as relações internas de grupos-irmãos definidas, possuem baixo suporte estatístico, entretanto alguns clados são bem apoiados por sinapomorfias. Gênero n. A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1 (ver Capítulo IV) formam uma linhagem de grupos-irmãos e têm apoio de três sinapomorfias, uma não homoplásica (quilha da raiz superficial da âncora) e duas homoplásicas (ver Fig. 1). Outras linhagens possuem relação de grupo-irmão resolvida dentro do clado “R”: *Polyclithrum* + *Gyrodactyloides*, *Swingleus* + *Mormyrogyrodactylus gemini*.

Espécies de *Acanthoplacatus*, *Gyrodactylus*, *Paragyrodactylus* e *Scleroductus* não têm as relações de grupos-irmãos bem definidas. A análise indica que *Gyrodactylus* é polifilético, com espécies em uma politomia com *Scleroductus* e o clado “M” e outras espécies ocorrendo em outra politomia com *Acanthoplacatus* e o clado “Q”.

Algumas relações internas de grupos-irmãos em Gyrodactylidae foram observadas, suportadas por diferentes sinapomorfias (mesmo algumas sem suporte de consenso estrito): *O. sudis* + *O. hydaticus* (bolsa da peça acessória presente); *Anacanthocotyle* + *Isancistrum* (âncoras ausentes e cecos intestinais confluentes); *Archigyrodactylus* + *Laminiscus* (presença de esclerito tipo placa não associado à barra superficial). Outras relações foram apoiadas por homoplasias. *N. plaesiophallus* + *N. clavatus* (quilha na haste do gancho presente); *A. guttus* + *A. calamus* (OCM esclerotizado); *Swingleus* + *Mormyrogyrodactylus* (esclerotização na extremidade da raiz superficial); *Gyrodactyloides* + *Polyclithrum* (raiz profunda conspicua e barra acessória lateral presente). Já a relação de grupo-irmão de Gênero n. A sp. n. 1 + Gênero n. B sp. n. 1 foi baseada em três sinapomorfias (sin.), das quais duas são homoplásicas (homop.) (sin. = quilha da raiz superficial; homop. = esclerotização na extremidade da raiz superficial e raiz profunda alongada).

Séries de Homólogos e análise de caracteres

A evolução dos estados dos caracteres é apresentada em cada série de homólogos (1-30). O código de cada estado de caráter na matriz (Tabela. 2) é apresentado entre parênteses seguido da definição do estado de caráter: (0) representa o estado plesiomórfico. Números em negrito entre colchetes representam as respectivas mudanças evolutivas descritas no cladograma (Fig. 1). Letras dentro de círculos indicam os clados formados nas análises envolvidos na discussão.

1. *Modo de reprodução*: (0) Oviparidade (Fig. 6-11); (1) Hiperviviparidade [25] (Fig. 9).

Hiperviviparidade é um tipo de viviparidade observada exclusivamente em

Gyrodactylidae. Um “verme-mãe” é capaz de carregar em seu útero diversas gerações subseqüentes de vermes (Cable e Harris, 2002).

O resultado obtido na presente análise indica que a hiperviviparidade é uma das cinco sinapomorfias para o clado formado por espécies vivíparas (Clado “L”). Já a oviparidade é um caráter plesiomórfico para Gyrodactylidae. As famílias Acanthocotylidae (grupo-irmão mais próximo de Gyrodactylidae), Udonellidae, Anoplodiscidae, Bothitrematidae e Tetraonchoidea possuem somente espécies ovíparas e foram consideradas grupos-irmãos de Gyrodactylidae (Boeger e Kritsky, 1997; 2001).

2. *Seqüência de maturação do aparelho reprodutor*: (0) Protandria; (1) Protoginia [26].

Assim como a hiperviviparidade, a protoginia suporta a monofilia do clado formado por espécies vivíparas (Clado “L”).

3. *Sensilos cefálicos*: (0) Ausente [41]; (1) Presente (Fig. 6).

Sensilos são estruturas compostas de cílios modificados, ancorados por nervos nos lobos cefálicos, que possivelmente têm função químico e mecano-receptora (Fried e Haseeb, 1991).

A análise indica que a ausência de sensilo cefálico é um caráter autapomórfico de *Acanthoplacatus*. Já a presença de sensilo cefálico é um caráter simplesiomórfico para Gyrodactylidae, compartilhado com espécies de grupos-irmãos da família, tais como adultos de *Enoplocotyle kidakoi* (Acanthocotylidae) (Kearn, 1993). Oncomiracídio de *Entobdella solae* (Capsalidae) também apresenta essa estrutura, supostamente resultado de eventos evolutivos distintos (veja Boeger e Kritsky, 1997).

4. *Órgão Copulatório Masculino (OCM)*: (0) Esclerotizado [14, 22] (Fig. 10); (1) Muscular [1] (Figs. 11-13); (2) Ausente.

O órgão copulatório masculino (OCM) é responsável pela introdução do esperma no corpo do verme parceiro durante a cópula. Pode ser esclerotizado (Fig. 10) ou muscular (ou ser armado com espinhos) (Figs. 11-13).

Pela presente análise, o OCM esclerotizado é um caráter homoplásico que ocorre em *P. caballeroi*, como sinapomorfia do clado formado por *A. guttus* e *A. calamus* (Clado “F”). OCM muscular, aparece na análise na base do cladograma (Fig. 1), corroborando resultados de Kritsky e Boeger (2003).

5. *Bolsa do OCM (quando OCM muscular)*: (0) Ausente; (1) Sacular, com parede fina [7] (Figs. 10-12); (2) Bulboso [27] (Fig. 13).

A bolsa do OCM das espécies ovíparas é em forma de saco com parede muscular grossa ou fina. A parede muscular da bolsa do OCM provavelmente foi modificada para um bulbo muscular (Fig. 13) nas espécies vivíparas (Boeger *et al.*, 1994). A bolsa do OCM sacular (Figs. 10-12) só não ocorre em espécies de *Nothogyrodactylus* (Boeger *et al.*, 1994). Já o OCM bulboso ocorre em todas as espécies vivíparas.

A presente análise sugere que a bolsa do OCM sacular teve uma única origem, como a única sinapomorfia do clado “C” (sem suporte de consenso estrito). O OCM muscular bulboso tem origem no clado das espécies vivíparas (Clado “L”) é uma das cinco sinapomorfias do clado.

Boeger *et al.* (1994) propõem uma homologia entre as partes do OCM de espécies ovíparas (sacular) e vivíparas (bulboso). Essa proposta evidencia a origem de um OCM bulboso a partir do estado encontrado nas espécies ovíparas.

6. *Espinhos do OCM*: (0) Ausente (Figs. 10, 12); (1) Presente [23, 24] (Figs. 11, 13).

Os espinhos do OCM são estruturas esclerotizadas que podem ocorrer em apenas uma (espécies vivíparas) ou em duas ou mais fileiras (espécies vivíparas e ovíparas). Em alguns casos, um desses espinhos pode atuar diretamente na transmissão de esperma (e.g. em *Scleroductus* spp.) (Kritsky *et al.*, 1995).

A filogenia indica que a presença de espinhos no OCM é um caráter homoplásico em Gyrodactylidae, ocorrendo como sinapomorfia de três espécies de *Phanerothecium* (Clado “J”) e do Clado “K”, formado por *Hyperoletes malmbergi* e por todas as espécies vivíparas.

A homologia sugerida na análise, entre os espinhos de *H. malmbergi* e de espécies vivíparas, indica que a origem dos espinhos do OCM no clado vivíparo pode ter sido em espécies ovíparas.

7. *Peça acessória do OCM*: (0) Presente (Fig. 12); (1) Ausente [15] (Figs. 10-11).

A peça acessória do OCM é uma estrutura esclerotizada do complexo copulatório que está geralmente relacionada com a orientação do movimento do órgão copulatório masculino e com a sustentação do OCM muscular (Kritsky *et al.*, 2007). Essa estrutura pode ser simples ou ramificada, pode conduzir ou não ter contato algum com o OCM, ou ainda pode estar dentro do saco do OCM ou livre (série de homólogos 30).

A análise sugere que a peça acessória do OCM é um caráter simplesiomórfico para Gyrodactylidae e a sua ausência é uma das duas sinapomorfias do clado “G”, o

qual é composto por espécies de *Phanerothecium*, *Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides*, *Hyperopletes* e pelas espécies vivíparas. Alguns grupos-irmãos de Gyrodactylidae, como Anoplodiscidae, possuem esse caráter (ver Boeger e Kritsky, 2001).

8. *Bolsa da peça acessória*: (0) Ausente; (1) Presente [8] (Fig. 12).

Estrutura muscular em forma de bolsa lateral ao saco copulatório que contém a peça acessória (Kritsky *et al.*, 2007). É a única sinapomorfia do clado formado por espécies de *Onychogyrodactylus*. A bolsa da peça acessória (Fig. 12) só ocorre em espécies de *Onychogyrodactylus* e é o principal caráter diagnóstico para essas espécies (Kritsky *et al.*, 2007).

9. *Glândulas de Mehlis*: (0) Inconspícua; (1) Conspícua, massiva (lobada) [2] (Fig. 6-8); (2) Ausente [28].

A glândula de Mehlis é formada por um conjunto de glândulas unicelulares que parecem estar associadas com a formação da casca e lubrificação do ovo (Hyman, 1951).

A análise sugere que o estado de caráter “glândula de Mehlis conspícua e lobada” é uma simplesiomorfia para Gyrodactylidae, pela presença do caráter em espécies de Udonellidae e Acanthocotylidae (grupos-irmãos). Somente espécies ovíparas possuem a glândula de Mehlis massiva (Harris, 1983; Kritsky e Boeger, 1991; Boeger *et al.*, 1994), caráter que é perdido secundariamente no ancestral do clado formado por espécies vivíparas.

10. *Distribuição da vitelária*: (0) Forma de “H” (Fig. 6); (1) Forma de “h”, sem ramo dextro-anterior [5, 9, 19] (Fig. 7); (2) Em “U” invertido, ramos anteriores ausentes [16] (Fig. 8); (3) Reduzida ou modificada no tronco posterior [29] (Fig. 9).

A vitelária tem sua origem no ovário primitivo dos Platyhelminthes e produz óvulos abortivos contendo vitelo em seu citoplasma utilizado na nutrição do embrião (Hyman, 1951; Ehlers, 1995). A morfologia dos ductos vitelínicos corresponde à distribuição dos folículos (Boeger *et al.*, 1994) a qual é considerada para classificar a vitelária quanto às formas existentes (“H”, “h”, “U” invertido e reduzida no tronco posterior).

A filogenia sugere que a forma plesiomórfica da vitelária é a distribuição em “H” (Fig. 11), uma vez que ocorre em todos os grupos externos utilizados na análise. Em Gyrodactylidae, o estado plesiomórfico ocorre em *N. clavatus*, *N. plaesiophallus* (Clado “B”), e em todas as espécies de *Aglaiogyrodactylus* (Clado “E”). O estado apomórfico vitelária em “h” (Fig. 12), sem ramo dextro-anterior é homoplásico, ocorrendo em *N. amazonicus*, *Onychogyrodactylus sudis* e nas espécies de *Phanerothecium* (Clado “H”). A relação evolutiva desses dois estados de caráter (vitelária em “H” e em “h” sem ramo dextro-anterior) ainda é confusa devido às homoplasias observadas e a ocorrência de estados distintos concomitante dentre espécies de *Nothogyrodactylus* e de *Onychogyrodactylus*. Esses dados corroboram as observações de Kritsky *et al.* (2007), que sugerem que esse caráter necessite de uma reavaliação sobre seu conteúdo informativo. As vitelárias em “U” invertido (Fig. 8) e vitelária reduzida no tronco posterior (Fig. 9) são estados de caráter com uma única origem, nos clados “G” e “L”, respectivamente.

11. *Barra peduncular*: (0) Ausente; (1) Esclerotizada [47] (Figs. 14-15); (2) *Parcialmente esclerotizada (celular)* [51] (Figs. 16-17).

Essa barra é localizada no pedúnculo, e pode ser totalmente ou parcialmente esclerotizada (Williams e Rogers, 1971; Vianna *et al.*, no prelo a). Essa estrutura parece auxiliar na proteção do pedúnculo no momento da fixação (Cone e Odense, 1988).

De acordo com a presente análise a barra peduncular apresenta uma única origem no clado “T”. Ela foi descrita pela primeira vez em *Swingleus polyclithroides* (ver Rogers, 1969), e logo após, em *Fundulotrema* (ver Kritsky e Thatcher, 1977). Recentemente, Luus-Powell *et al.* (2003) descreveram *M. gemini*, que possui barra peduncular glandular. Vianna *et al.* (no prelo-a) redescrivem *M. gemini* e comentam que a barra peduncular é de fato celular mas apresenta uma base esclerotizada. A origem glandular ainda é incerta.

12. *Âncoras*: (0) 1 par, ventral [3] (Fig. 4A, C-D); (1) Ausente [38] (Fig. 4B).

Inicialmente, a análise indicou que a presença de um par de âncoras em Gyrodactylidae representava um caráter apomórfico, pois as espécies utilizadas como grupos externos não possuem âncoras. No entanto, esse estado do caráter é plesiomórfico para Monogenoidea tendo sido perdido em algumas famílias de Gyrodactylidea (Boeger e Kritsky, 2001). A análise apresentada nesse trabalho sugere que houve perda do caráter no Clado “O”, formado por *Anacanthocotyle* + *Isancistrum*.

13. *Raiz profunda da âncora*: (0) Conspícua [17, 31, 71] (Fig. 18); (1) tipo botão, inconspícua [35] (Fig. 19); (2) Raiz profunda alongada [52, 58] (Fig. 20).

A raiz profunda é encontrada dorsalmente na base da âncora e geralmente, conecta-se às extremidades da barra profunda. A raiz profunda pode ser conspícua

(saliente) projetando-se além da margem dorsal da âncora (Fig. 18); tipo botão, um nódulo (Fig. 19); e alongada, quando possui um comprimento, no mínimo, quatro vezes maior do que a largura (Fig. 20).

A análise indica que todos os estados desse caráter são homoplásicos. A raiz profunda conspícua ocorre nos clados “M” (com exceção de *Archigyrodactylus*, que possui raiz profunda tipo botão e de *Anacanthocotyle* + *Isancistrum*, que não possuem âncora), e no clado “X”. Entre as espécies ovíparas, ocorre em *P. caballeroi* e *P. agostinhoi*.

A raiz profunda alongada ocorre independentemente em *M. gemini* e no clado “W”. Já a raiz profunda tipo botão, é um caráter que ocorre na maioria das espécies da família, especialmente nas espécies basais. Todavia, não é possível traçar a relação evolutiva entre os estados de caráter “*raiz profunda conspícua*” e “*raiz profunda tipo botão*”, devido à dificuldade de comparação com os grupos-externos, que não apresentam âncoras. Mas é sugerido na análise que a raiz profunda alongada tenha origem a partir de um ancestral com raiz profunda tipo botão.

14. *Esclerotização na extremidade da raiz superficial da âncora (esclerito acessório)*: (0) Ausente (Fig. 19); (1) Presente [50, 59, 76] (Fig. 20).

Nesse estudo foi considerado como esclerito acessório somente o esclerito conectado à extremidade da raiz superficial (*sensu* Kritsky e Boeger, 2003) (Fig. 20). Todo esclerito não conectado a raiz superficial da âncora foi considerado outro caráter (*e. g.* barra acessória).

A esclerotização na extremidade proximal da âncora ocorre em espécies de *Mormygyrodactylus*, *Polyclithrum*, Gênero n. A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1. Esse estado é homoplásico, aparecendo como sinapomorfia do clado formado pelo Gênero n.

A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1, e para espécies de *Polyclithrum* (Clado “Z”). A origem desse caráter é indicada na análise no ancestral do clado “S”, com algumas possíveis perdas subseqüentes.

15. *Quilha da raiz superficial da âncora*: (0) Ausente (Fig. 19); (1) Presente [60] (Fig. 20).

A quilha da raiz superficial da âncora é uma extensão esclerotizada muito delgada, o que aumenta a largura da raiz superficial (Vianna *et al.*, no prelo a). É uma sinapomorfia do clado “W”, formado pelo Gênero n. A sp. n. 1 e Gênero n. B sp. n. 1.

16. *Barras ventrais (quando as âncoras estão presentes)*: (0) 1 superficial, 1 profunda (Fig. 5A); (1) Barra profunda ausente [36, 42, 73] (Fig. 4D); (2) Barras superficial e profunda ausentes [18, 32] (Figs. 4A, C).

A análise indica que a presença de uma barra superficial e uma profunda (Fig. 5A) é um caráter simplesiomórfico para Gyrodactylidae. A presença desse caráter no ancestral comum entre Gyrodactylidea e Dactylogyridea (Boeger e Kritsky, 2001) corrobora o resultado da presente análise.

Os estados de caráter apomórficos caracterizam perdas e são homoplásicos: a ausência da barra profunda é observada em *Laminiscus*, *Acanthoplacatus* e *Gyrodactyloides* (Fig. 4D, 5I). Perda das barras superficial e profunda são observadas no clado “M”, com exceção de *Laminiscus* (com barra superficial), e em *P. agostinhoi* (Figs. 4A, C).

17. *Escudo da barra superficial*: (0) Ausente [62] (Fig. 4A); (1) Tipo placa [12, 40] (Fig. 5A); (2) Tipo fita [67] (Figs. 5H, I, J).

O escudo da barra superficial é uma expansão esclerotizada, achatada, conectada à porção distal da barra superficial. Ele pode ter forma de placa (Fig. 5A) ou fita (Fig. 22), como uma projeção mediana posterior alongada.

A ausência de escudo é uma simplesiomorfia de Gyrodactylidae e observada tanto nas espécies ovíparas quanto nas espécies vivíparas (Fig. 4A). Muitas espécies envolvidas nessa análise não apresentam escudo: espécies de *Gyrodactylus* e *Scleroductus* sp. n. 1 (clado “L”), *Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus*, *Laminiscus* (clado “M”) e o Gênero n. B sp. n. 1.

O escudo tipo placa (Fig. 5A) de *A. coneii* não é homólogo ao escudo tipo placa das espécies vivíparas. Nas espécies vivíparas esse caráter tem origem em um único evento, no ancestral do clado “P”. A análise indica que o escudo tipo fita (Fig. Figs. 5H, I, J) é uma sinapomorfia para espécies de *Macrogyrodactylus*, *Gyrodactyloides* e *Polyclithrum* (clado “X”). O mesmo resultado para a origem dos escudos tipo placa e tipo fita foi encontrado na análise de Kritsky e Boeger (2003). A disposição dos estados de caracteres no cladograma indica que provavelmente o escudo tipo placa tenha originado o escudo em forma de fita, indicando uma redução de estrutura.

18. *Escleritos R1*: (0) Ausente (Fig. 5A); (1) Esclerito R1 ligado à barra superficial [30, 63, 74] (Fig. 5I); (2) Esclerito R1 conectado ao escudo [46] (Fig. 21); (3) Esclerito R1 livre da barra e do escudo [68] (Fig. 21).

O esclerito R1 é uma peça esclerotizada que ocorre aos pares e entre as âncoras. Quando livre do escudo e da barra superficial (Fig. 22), geralmente possui uma forma cilíndrica. Porém, pode se apresentar como um engrossamento do escudo, contendo

uma grande quantidade de sulcos (Figs. 5C, 5D, 21).

A análise sugere que o esclerito R1 ligado à barra superficial é um caráter homoplásico que ocorre em *Scleroductus* sp. n. 1, Gênero n. B sp. n. 1 e em *Gyrodactyloides*. O esclerito R1 conectado ao escudo é uma sinapomorfia para espécies de *Fundulotrema*, *Swingleus* e *M. gemini* (clado “T”), enquanto que o esclerito R1 livre da barra e do escudo é uma sinapomorfia para o clado “X”, composto por *Macrogyrodactylus* e *Polyclithrum*, e também por *Gyrodactyloides* que possui o esclerito R1 ligado à barra superficial.

Os escleritos R1 conectados ao escudo ocorrem associados a um escudo tipo placa, enquanto que os escleritos R1 livres ou conectados a barra superficial ocorrem associados com escudo tipo fita.

19. *Escleritos R2*: (0) Ausente [75] (Fig. 5A); (1) Conectado ao escudo [48] (Figs. 5C-E, 21); (2) Livre do escudo [69] (Figs. 5H-J, 22).

Os escleritos R2 representam estruturas esclerotizadas que ocorrem aos pares, entre as âncoras e na região distal do háptor. Quando livre do escudo, esses escleritos apresentam a extremidade distal achatada (Figs. 5H, 22). Quando ligados ao escudo, são encontrados em duas formas: como um engrossamento sulcado do escudo (Figs. 5C, 5D) ou como uma única estrutura triangular na porção distal do escudo (Figs. 5E, 21).

A presente análise indica que escleritos R2 conectados ao escudo representa uma sinapomorfia do clado “T”, formado por espécies de *Fundulotrema*, *Swingleus* e *M. gemini* e que escleritos R2 livres do escudo é uma sinapomorfia do clado composto por *Macrogyrodactylus* e *Polyclithrum*, com exceção de *Gyrodactyloides* que não possui o esclerito R2 (clado “X”). Os escleritos R2 provavelmente tiveram origem livre em um ancestral no clado “T” o qual foi modificado em animais com escudo tipo placa

(*Fundulotrema*, *Swingleus* e *M. gemini*, clado “T”), nos quais ocorrem conectados ao escudo. Em girodactilídeos com escudo tipo fita (*Macrogyrodactylus* e *Polyclithrum*, clado “X”), esses escleritos ocorrem livres do escudo. Os escleritos R2 parecem estar condicionados ao tipo de escudo, como foi observado com os escleritos R1.

20. *Projeção mediana anterior da barra superficial (PAM)*: (0) Ausente; (1) Presente [43, 53, 64, 78] (Figs. 5G, 21).

A projeção anterior mediana (PAM) é uma extensão esclerotizada da barra superficial que pode possuir engrossamentos e é observada em espécies de *Acanthoplacatus*, *Mormygyrodactylus*, Gênero n. B sp. n. 1 e *Polyclithrum* sp. n. 1. A análise sugere que esse caráter é homoplásico em Gyrodactylidae.

21. *Esclerito tipo placa (não associado com a barra superficial)*: (0) Ausente; (1) Presente [34] (Figs. 4C-D).

Essa é uma estrutura esclerotizada muito semelhante à um escudo em forma de placa, porém não é encontrado conectado à barra superficial ou às âncoras. Espécies de *Laminiscus* e *Archigyrodactylus* possuem “esclerito tipo placa não associada à barra superficial”. É a única sinapomorfia desse clado, como foi encontrado por Kritsky e Boeger (2003).

22. *Escleritos tipo costelas no háptor*: (0) Ausente; (1) Presente [56, 77] (Figs. 5D, 5J, 22).

Essas estruturas são esclerotizadas e possuem a forma achatada semelhante a “costelas” (origem do nome). Elas podem ocorrer individualizadas ou fundidas, sempre bilaterais às âncoras, nas margens do háptor.

O caráter “presença de costelas” é homoplásico, como sugerido pela filogenia apresentada. Ocorre em espécies de *Polyclithrum* (Fig. 5J) e de *Swingleus* (Fig. 5D). Contudo, as estruturas encontradas nessas espécies apresentam diferentes formas, individualizadas, em espécies de *Polyclithrum* e fundidas em espécies de *Swingleus*.

23. *Distribuição de ganchos* (Fig. 5): (0) 14 marginais, 2 centrais; (1) 16 (8 pares) marginais, regularmente distribuídos na margem do háptor [4, 54] (Figs. 5A, E); (2) 6 (3 pares) anteriores, 10 (5 pares) na região posterior da margem do háptor [45] (Figs. 5B-E); (3) 8 (4 pares) anteriores, 8 (4 pares) na margem distal do háptor [37, 57] (Figs. 5F, I-J); (4) 2 (1 par) anterior, 14 (7 pares) na margem posterior [70] (Fig. 5H); (5) 10 (5 pares) anteriores, 6 (3 pares) na margem posterior do háptor [65] (Fig. 5G); (6) 8 pares laterais as ventosas [33] (Fig. 4A).

Em Gyrodactylidae são observadas várias formas de distribuição de ganchos na margem do háptor. Todas as espécies ovíparas, espécies vivíparas de *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Scleroductus*, *Gyrodactylus*, *Archigyrodactylus*, *Acanthoplacatus* e *Mormyrogyrodactylus* possuem os 16 ganchos distribuídos radialmente na margem do háptor (Figs. 5A, 5E). As outras espécies da família possuem os ganchos distribuídos em dois grupos: um grupo em lobos anteriores, dispostos bilateralmente e outro na margem posterior do háptor.

A filogenia sugere que “16 ganchos, marginais, regularmente distribuídos na margem do háptor” seja simplesiomórfico para Gyrodactylidae pois é compartilhado com espécies de Bothitrematidae e Tetraonchoididae (grupos-irmãos de Gyrodactylidae) (Boeger e Kritsky, 2001). Esse caráter ocorre também em *M. gemini*, possivelmente como uma reversão ao estado plesiomórfico.

A divisão dos ganchos em agrupamentos muitas vezes é difícil de observar

permitindo erro de interpretação e confusão nas descrições. Um exemplo é *Fundulotrema prolongis*, que originalmente foi descrito com os ganchos arranjados radialmente no háptor e mais tarde, Cone e Odense (1988) observaram que os ganchos eram distribuídos em dois grupamentos no háptor.

O caráter “6 ganchos anteriores e 10 ganchos na margem posterior do háptor” é a única sinapomorfia para o clado “R” (espécies de *Accessorius*, *Fundulotrema* e *Swingleus*). O caráter “8 ganchos anteriores e 8 ganchos na margem do háptor” é homoplásico, e ocorre em *Laminiscus* (Clado “N”), em Gênero n. A sp. n. 1 (Clado “W”), e em espécies de *Gyrodactyloides* e *Polyclithrum* (Clado “X”) independentemente.

Os demais estados de caráter são autapomorfias: “2 ganchos anteriores e 14 ganchos na margem posterior” (*Macrogyrodactylus*); “10 ganchos anteriores e 6 ganchos na margem posterior do háptor” (Gênero n. B sp. n 1); e “8 pares de ganchos bilaterais às ventosas” (*Gyrdicotylus*).

24. *Quilha na haste do gancho*: (0) Ausente; (1) Presente [6, 13, 21].

A quilha é uma extensão esclerotizada delgada presente na haste do gancho e é um caráter homoplásico. Entretanto, é a única sinapomorfia no clado formado por *N. clavatus* e *N. plaesiophallus* (Clado “B”) e para o clado “I”, composto por espécies de *Phanerothecium*.

25. *Cecos Intestinais*: (0) Não confluentes no tronco posterior; (1) Confluentes no tronco posterior [39, 66].

Os cecos intestinais confluentes ocorrem em espécies de *Anacanthocotyle*, *Isancistrum* e no Gênero n. B sp. n. 1. Kritsky e Boeger (2003) encontraram esse caráter

como uma das sinapomorfias de *Anacanthocotyle* + *Isancistrum*. No entanto, com a inclusão do Gênero n. B sp. n. 1 na análise, o caráter tem um caráter homoplásico nos Gyrodactylidae.

26. *Barra acessória anterior*: (0) Ausente [49, 61]; (1) Presente [44] (Fig. 21-22).

Foram consideradas barras acessórias anteriores todas as barras nas quais grande parte dessa estrutura está acima ou posicionada próximo da raiz superficial da âncora (Figs. 21-22). As barras acessórias anteriores são encontradas em espécies do clado “Q” (Fig. 5), indicando uma única origem do caráter. Duas possíveis reversões, caracterizadas pelas ausências do caráter, são observadas como autapomorfias de *Fundulotrema* e Gênero n. A sp. n. 1.

27. *Barra acessória lateral*: (0) Ausente; (1) Presente [55, 72] (Figs. 21-22).

Toda estrutura esclerotizada, considerada uma barra acessória, como definido por Rogers (1969), que esteja posicionada ou contenha sua maior parte no nível da barra superficial, foi considerada uma barra acessória lateral. O caráter é homoplásico em Gyrodactylidae e ocorre em *M. gemini* e em espécies de *Gyrodactyloides* e *Polyclithrum* (Clado “X”).

28. *Divertículo uterino*: (0) Ausente; (1) Presente [10] (Fig. 12).

O divertículo uterino representa uma pequena dobra do tegumento do poro uterino, aparentemente servindo como um receptáculo para a peça acessória durante a cópula (Kritsky *et al.*, 2007). É uma das duas sinapomorfias para espécies de *Aglaiogyrodactylus* (clado “E”).

29. *Número máximo de ovos no útero*: (0) um ovo (Fig. 6); (1) mais de um ovo [21] (Fig. 7).

Em Gyrodactylidae, somente espécies de *Phanerothecium* possuem mais de um ovo no interior do útero.

30. *Peça acessória dentro do saco do OCM*: (0) Ausente; (1) Presente [11] (Fig. 12).

A peça acessória no interior do saco do OCM, aparentemente, tem a função de manter as paredes do saco do OCM afastadas e serve como um guia para o OCM no momento da cópula (Kritsky *et al.*, 2007). Esse caráter é uma das duas sinapomorfias de *Aglaiogyrodactylus* (junto com o divertículo uterino – série de homólogos 28). O caráter apóia o clado, que possui suportes estatísticos e de consenso estrito.

A peça acessória do OCM está presente em espécies de *Aglaiogyrodactylus*, *Nothogyrodactylus* e *Onychogyrodactylus* (Kritsky e Boeger, 1991; Kritsky *et al.*, 2007). Porém, em espécies de *Aglaiogyrodactylus* essa peça encontra-se no interior do saco do OCM (Fig. 12). Em espécies de *Onychogyrodactylus* a peça acessória do OCM é encontrada dentro de uma bolsa muscular, ao lado do saco do OCM, enquanto que em espécies de *Nothogyrodactylus* essa peça é livre (Kritsky *et al.*, 2007).

Filogenia de Gyrodactylidae baseada em dados moleculares

Caracterização do ITS

As seqüências do rDNA (ITS1 parcial, 5.8S rDNA, ITS2 parcial) de Gyrodactylidae apresentaram diferentes tamanhos, observados entre espécies ovíparas e vivíparas, e entre as espécies que compõem cada um desses grupos (Tabela 3). As

diferenças de tamanhos do rDNA foram observadas no produto de PCR (Fig. 23) e posteriormente no produto de seqüenciamento. Um dos fatores que alterou o tamanho das seqüências foi a diferença existente entre os tamanho dos fragmentos do ITS1 ou ITS2 em algumas espécies vivíparas (Tabela 3).

A variação geral do tamanho das seqüências foi de 496 pb (*Gyrodactylus* sp. n. 9) a 1330 pb (*Gyrodactylus truttae*). As 18 seqüências das espécies ovíparas variaram de 528 pb (*P. harrisi*) a 738 pb (*Phanerothecium* sp. 5), enquanto que as 37 seqüências de espécies vivíparas apresentaram os mesmos tamanhos da variação geral.

O ITS1 variou de 43 pb (*Gyrodactylus* sp. n. 9) a 703 pb (*G. truttae*). O fragmento de ITS1 das espécies ovíparas variou entre 237 pb (*Aglaioogyrodactylus calamus* 3^{*}) a 316 pb (*Aglaioogyrodactylus ctenistus* 1).

O gene 5.8S variou de 85 pb (*Fundulotrema stableri*) a 161 pb (*Gyrodactylus* sp. n. 6). Entre as espécies ovíparas, somente G702 teve um fragmento de 5.8S com 153 pb o restante das espécies ovíparas apresentaram 155 pb. A maior variação do 5.8S foi entre as espécies vivíparas com *Gyrodactylus bullatarudis* e *Gyrodactylus gasterostei* apresentando 156 pb; *Gyrodactyloides bychowskii* e *Scleroductus* sp. n. 1 com 158 pb; *Macrogyrodactylus polypteri* com 159 pb; *Gyrodactylus* sp. n. 9 com 160 pb ; e 161 pb em *Acanthoplacatus* sp. O restante das espécies vivíparas apresentou 157 pb.

A variação geral do ITS2 foi de 89 pb (*Phanerothecium harrisi* Kritsky e Boeger, 1991) a 540 pb (*Gyrodactylus corydora*e Silva e Boeger, no prelo). O ITS2 entre as espécies ovíparas variou de 89 pb (*P. harrisi*) a 280 pb (*Phanerothecium* sp. 5) e entre o ITS2 das espécies vivíparas teve variação diferente da geral, entre 163 pb (*Scleroductus* sp. n. 1) e 540 pb (*G. corydora*e).

* O número após o nome da espécie indica 1 de um total de espécimes que foram utilizados. Por exemplo: *Aglaioogyrodactylus calamus* 3, indica que é o espécime 3 do total de espécimes dos quais foram obtidas seqüências.

Entre as espécies vivíparas *F. stableri* e de *Gyrodactylus* sp. n. 9 apresentam as menores seqüências. De *F. stableri* foram obtidos somente os fragmentos de 5.8S e ITS2 e foi mantido na análise pela sua importância para o entendimento da relação de grupo-irmão entre espécies de *Gyrodactylus* e espécies de outros gêneros. A seqüência completa de *Gyrodactylus* sp. n. 9 possui somente 496 pb, porém possui grande importância na filogenia por ser a única espécie marinha seqüenciada da América do Sul, por esse motivo foi mantida na análise.

A comparação entre as seqüências indicou que o tamanho médio das seqüências de espécies vivíparas foi 299 pb maior que as seqüências de espécies ovíparas. O ITS1 e ITS2 das seqüências de espécies ovíparas foram em média 150 e 145 pb menores que os mesmos fragmentos de espécies vivíparas, respectivamente. O tamanho médio dos fragmentos de 5.8S entre os grupos de espécies não teve diferença. Uma comparação entre os tamanhos do fragmento de ITS1 permitiu observar que somente *Acanthoplacatus* sp., *Gyrodactylus micropsi*, *G. anguillae*, *G. kobayashi*, *G. salaris*, *G. gasterostei*, *G. pungitii* e *G. truttae* possuem o ITS1 longo (> 600 pb). O restante das espécies vivíparas e ovíparas apresentam o ITS1 curto (< 500 pb). As espécies utilizadas na presente análise com o ITS1 longo formam um clado (Fig. 27).

A diferenças de tamanhos dos fragmentos de ITS1 e ITS2 nas espécies vivíparas determinaram a retirada de regiões excedentes, na tentativa de igualar os tamanhos das seqüências e evitar regiões ambíguas com problemas no alinhamento com seqüências de espécies ovíparas. Dessa maneira, na presente análise, foram utilizadas 810 posições (Anexo C), com 78 caracteres constantes, 66 não informativos e 666 caracteres informativos. A Tabela 3 apresenta o número total de pares de bases das 56 seqüências utilizadas na análise (TC), distribuídas em 48 espécies (47 espécies de Gyrodactylidae e

Udonella sp.). As taxas de transição (ti), transversão (tv) e ti/tv das seqüências de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) utilizadas na análise são apresentadas na Tabela 5.

Teste de saturação e de sinal filogenético

O teste de saturação, utilizando a taxa de ti/tv com distância K80 (Kimura, 1980), indicou que a região do ITS1 é a região que apresenta maior saturação (Fig. 24), e isso é observado também nas combinações de outros fragmentos com ITS1 (Fig. 24). A região que apresentou menos saturação foi o gene 5.8S. Os dados de ITS2 indicam saturação quando essa região é reunida com o ITS1 (Fig. 24). Quando o ITS2 é analisado sozinho apresenta maior saturação nos dados de transversão.

Os dados moleculares desse estudo possuem sinal filogenético indicado pelos testes de permutação (PTP) e G1. O teste de permutação (PTP) indica que o valor do comprimento da árvore mais parcimoniosa (4760 passos, $P = 0,001$) (Fig. 25), obtida com os dados originais, está afastada das demais árvores obtidas através da permutação dos dados. O teste G1 também indica que existe sinal filogenético nos dados utilizados na análise, de acordo com a assimetria da curva, com a árvore mais parcimoniosa ocorrendo à esquerda de todas as outras árvores randomizadas (Fig. 26).

Análise molecular

A presente análise testa, pela primeira vez, a hipótese de Boeger *et al.* (1994) de que espécies ovíparas são basais e parafiléticas em Gyrodactylidae, baseada em dados moleculares de ITS1 (parcial), 5.8S e ITS2 (parcial). A análise de máxima parcimônia (MP) resultou em 108 árvores mais parcimoniosas, com comprimento de 4.760 passos, índice de consistência (IC) = 0,37, índice de homoplasia (IH) = 0,62 e índice de retenção (IR) = 0,73 (Fig. 27). Valores de bootstrap ($\geq 50\%$) da árvore de MP são

apresentados na Figura 27. O cladograma gerado a partir da análise de inferência Bayesiana (IB) ($-\ln$ likelihood = 39.565) e os valores de suporte de ramo de probabilidade posterior ($\geq 50\%$) são apresentados na Figura 28.

Ambas as análises (MP e IB) sugerem que as espécies ovíparas formam um grupo monofilético e basal, com suportes de consenso estrito e de bootstrap (BT) de 100% na MP (Fig. 27) e de probabilidade posterior (PP) igual a 1,00 na IB (Fig. 28), apresentando diferenças na posição de algumas espécies.

A análise de MP indica que espécies de *Aglaiogyrodactylus* formam um grupo polifilético e basal entre as espécies ovíparas. *A. coneii* e *A. ctenistus* formam um grupo distinto (BT = 93 %) de *A. calamus* (BT = 100 %) (Fig. 27). Na IB, *Aglaiogyrodactylus* é parafilético, com clados distintos formados por *Aglaiogyrodactylus calamus* (PP = 1,00) e outro clado formado por *A. coneii* e *A. ctenistus* (PP = 1,00). *Aglaiogyrodactylus forficulatus* Kritsky, Vianna e Boeger, 2007 em ambas as análises ocorre em um ramo distinto, porém, sempre próximo do clado formado por *A. coneii* e *A. ctenistus*. Esses dados podem indicar que *A. calamus* tenha uma posição distante das demais espécies do gênero.

A espécie G702, da Amazônia, ocorre sempre próximo de *Onychogyrodactylus* sp. (Tocantins), porém, as outras espécies de *Onychogyrodactylus*, incluindo a espécie tipo, foram descritas de Loricariidae do litoral do Paraná. Na máxima parcimônia, G702 e *Onychogyrodactylus* sp. são espécies irmãs e na inferência Bayesiana, ambas as espécies ocorrem na base do clado formado por espécies ovíparas.

Tanto na análise de MP como na de IB, as espécies de *Phanerothecium* formam um grupo monofilético, pela separação de *P. harrisi* em um ramo na base do clado do gênero. O clado possui suportes altos (BT = 76% e PP = 1,00) e nas duas filogenias representa um grupo-irmão de *Phanerothecioides* sp.

Nas duas análises, as espécies vivíparas formam um grupo monofilético, com três linhagens distintas dentro do clado. A primeira linhagem formada por Gênero n. B sp. n. 1, *Gyrdicotylus gallieni*, *Macrogyrodactylus polypteri* e *Gyrodactyloides bychowskii*, com a mesma topologia nas duas análises e com suportes de ramos máximos (BT= 100% e PP= 1,00). A segunda linhagem com espécies de *Gyrodactylus* de Siluriformes da América do Sul e *Scleroductus* sp. n. 1. Dentro desse clado as espécies de *Gyrodactylus* parasitas de espécies de *Corydoras* (*G. superbus*, *G. anisopharynx* e *G. corydora*) formam um clado com alto suporte (BT = 100% e PP = 0,97).

Agrupados na terceira linhagem estão espécies de *Gyrodactylus* de várias regiões geográficas (Tabela 3), *Acanthoplacatus* sp. e *F. stableri*. Na MP esse clado só recebe suporte de BT (98%) com a exclusão de *F. stableri*, *G. hoffmani* e *Gyrodactylus* sp. n. 9, enquanto que na IB o clado recebe suporte de PP = 1,00. Nas duas análises, *F. stableri*, *G. hoffmani* e *Gyrodactylus* sp. n. 9 são próximos filogeneticamente, sendo grupos irmãos na IB. *Acanthoplacatus* sp. ocorre como grupo basal no clado formado por espécies de *Gyrodactylus* da Austrália e Europa. Na MP o suporte de bootstrap para esse clado é baixo (57%), enquanto que na IB tem suporte de PP = 1,00.

Espécies de *Gyrodactylus* do norte da América do Sul e América Central (*G. poeciliae*, *G. turnbulli*, *G. pictae* e *G. bullatarudis*) (Tabela 3) formam um clado em ambas as análises com suportes de consenso estrito, BT = 100% e PP = 1,00. Outros dois clado são formados: um com espécies de *Gyrodactylus* da Eurásia (*G. nipponensis*, *G. arcuatus*, *G. ostendicus* e *G. branchialis*) e outro com espécies das Américas do Sul e do Norte, e Europa (*Gyrodactylus* sp. n. 1, *Gyrodactylus* sp. n. 2, *Gyrodactylus* sp. n. 14, *G. eucaliae* e *G. rarus*) (Tabela 3). Ambos com suportes altos de bootstrap e probabilidade posterior.

As duas análises sugerem que *Gyrodactylus* não seja monofilético, com as espécies distribuídas em quatro grupos e com diferentes relações de grupo-irmão: um somente com espécies da América do Sul, o qual é grupo-irmão de *Scleroductus* sp. n. 1; um segundo grupo com espécies da Eurásia, grupo-irmão de *Acanthoplacatus*; um terceiro grupo formado por espécies das Américas Central, do Sul e do Norte, Ásia e Europa; e *G. hoffmani* e *Gyrodactylus* sp. n. 9 associados à *F. stableri*.

Análise com dados combinados – Evidência total

Uma das maneiras de testar a congruência de dados combinados, utilizados em uma análise filogenética é através do ILD ou teste de homogeneidade, aceitando ou rejeitando a hipótese nula de congruência dos dados. A incongruência (hipótese alternativa) tem sido interpretada como indicativo de que as partições possuem diferentes histórias evolutivas. Porém, a incongruência obtida no ILD quer dizer que partições possuem uma história comum, contudo, com diferentes métodos obtêm-se diferentes performances, devido a parâmetros distintos de cada análise (Barker e Lutzoni, 2002; Ramírez, 2006).

A matriz de dados combinados de ITS1 (parcial), 5.8S, ITS2 e morfológicos possui 251 caracteres (221 do rDNA e 30 morfológicos) (Anexo B). A análise de máxima parcimônia dos dados combinados resultou em 27 árvores mais parcimoniosas (IC = 0,61; IH = 0,39; comprimento = 449 passos). A hipótese filogenética obtida a partir desses dados é apresentada na Figura 29. O resultado do teste de homogeneidade (ILD) indicou que não existe incongruência significativa ($p = 0,66$) entre as árvores resultantes das partições de dados. Isso quer dizer que a hipótese nula pode ser verdadeira, os conjuntos de dados são congruentes e em testes de análises combinadas de diferentes fontes possuem uma história comum.

A topologia resultante da análise de máxima parcimônia, com dados combinados (Fig. 29) indica que há grande similaridade com as topologias morfológicas e moleculares, mesmo com a utilização de diferentes números de táxons nas análises. A topologia das espécies ovíparas e *Scleroductus* sp. n. 1 na análise de evidência total é equivalente a topologia observada para essas espécies, no cladograma de dados morfológicos. As demais espécies vivíparas ocorreram em posições e com relações de grupos-irmãos no cladograma de evidência total, similares àquelas das análises com dados moleculares. Espécies de *Gyrodactylus* parasitos de Poeciliidae das Américas Central e do Sul (*G. poeciliae*, *G. turnbulli*, *G. pictae* e *G. bullatarudis*) e espécies parasitas de Characiformes (*Gyrodactylus* sp. n. 1 e 2) foram as únicas espécies nesse teste que tiveram topologia e/ou relação de grupo-irmão diferentes das outras análises.

Discussão

Morfologia

Os caracteres observados na base do cladograma de Gyrodactylidae são: 1) OCM muscular (série 4); 2) Glândula de Mehlis conspicua, massiva (série 9); 3) a presença de um par de âncoras ventrais (série 12); 4) 16 ganchos marginais, distribuídos regularmente na margem do háptor (série 23); e 5) barra profunda conectada a raiz profunda da âncora (série 31).

Boeger *et al.* (1994) identificaram nove prováveis sinapomorfias para Gyrodactylidae, que são: 1) presença de um órgão copulatório masculino muscular (OCM); 2) sensilo nos órgãos da cabeça; 3) larva ciliada (oncomirácido) ausente; 4) barra profunda associada às raízes profundas das âncoras; 5) poros genitais separados; 6) glândula de Mehlis massiva; 7) filamento do ovo como uma capa amorfa; 8) ausência

de vagina; e 9) olhos ausentes nas larvas e nos adultos.

Entre os caracteres identificados na base do cladograma da presente análise são plesiomórficos. O OCM muscular é um caráter na base de Monogenoidea (plesiomorfia), torna-se esclerotizado na base de Polyonchoinea (sinapomorfia) e sofre uma reversão em Gyrodactylidae, voltando a ser muscular (plesiomorfia) (Fig. 30) (Boeger e Kritsky, 2001). A glândula de Mehlis massiva, (conspícua) é uma sinapomorfia para o clado formado por Gyrodactylidae, Udonellidae e Acanthocotylidae (Fig. 30). Boeger *et al.* (1994) identificaram que o caráter “barra profunda conectada a raiz profunda da âncora” configura uma sinapomorfia para Gyrodactylidae.

A presença de um par de âncoras ventrais ocorre na base de Monogenoidea (Boeger e Kritsky, 1993). O caráter é perdido em Udonellidae, Anoplodiscidae e Acanthocotylidae, aparentemente como perda secundária (Boeger e Kritsky, 2001). Um par de âncoras é observado em Gyrodactylidae, como uma reversão do caráter plesiomórfico de Monogenoidea (Fig. 30) (Boeger e Kritsky, 2001). Em Gyrodactylidae o par de âncoras é perdido em *Anacanthocotyle* e *Isancistrum* (Clado “O”) (Fig. 4B), a ausência desse caráter suporta a relação de grupo-irmão entre esses táxons (Kritsky e Boeger, 2003) e é uma forte evidência para diagnose dessas espécies dentro de Gyrodactylidae. A ausência de âncoras é um estado que se apresenta em inúmeros eventos durante a história evolutiva em Monogenoidea (Boeger e Kritsky, 1993; Boeger e Kritsky, 2001). Os eventos de ausências (ou perdas) são difíceis de relacionar evolutivamente, pois não se pode saber se a ausência é um evento homólogo ou homoplásico (Boeger e Kritsky, 2001).

A presença de 16 ganchos foi considerada uma plesiomorfia de Monogenoidea (larva e adulto) por Boeger e Kritsky (1993). O caráter foi considerado uma sinapomorfia para larvas e adultos de Bothitrematidae, Tetraonchoididae e

Anoplodiscidae e ocorre em adultos de Gyrodactylidae (Boeger e Kritsky, 1997). O mesmo foi observado por Boeger e Kritsky (2001), porém acrescentam que o caráter é perdido em Udonellidae e sofre uma modificação em Acanthocotylidae (Fig. 30) (Boeger e Kritsky, 2001). Espécies de Udonellidae e Acanthocotylidae (sem ganchos ou com modificações) e Anoplodiscidae (com ganchos na larva) foram utilizadas como grupo-externo na presente análise.

Todos os caracteres considerados sinapomorfias de Gyrodactylidae por Boeger *et al.* (1994), configuram caracteres plesiomórficos em algum nível taxonômico superior ou compartilhado por Gyrodactylidae (Boeger e Kritsky, 2001).

A presença de uma sinapomorfia em Gyrodactylidae indica que essa família forma um grupo natural. Nenhum cladograma nessa análise mostrou os ovíparos em um clado, separado das espécies vivíparas. Boeger e Kritsky (2001) citam que há uma certa confusão na posição de Gyrodactylidae dentro de Monogenoidea, devido à presença de caracteres únicos como plesiomorfias e modificações secundárias.

Algumas relações internas de grupos-irmãos em Gyrodactylidae foram observadas por Kritsky e Boeger (2003) (*Anacanthocotyle* + *Isancistrum*; *Archigyrodactylus* + *Laminiscus*; *Gyrodactyloides* + *Polyclithrum*), com um conjunto de sinapomorfias semelhantes aos da presente análise: *Anacanthocotyle* + *Isancistrum* (âncoras ausentes); *Archigyrodactylus* + *Laminiscus* (presença de esclerito tipo placa não associado à barra superficial).

Entretanto o resultado das duas análises difere na relação do grupo-irmão de *Swingleus*. Na análise de Kritsky e Boeger (2003), *Swingleus* tem essa relação com *Fundulotrema*, reunidos pela presença de uma barra peduncular esclerotizada, e na presente análise tem relação de grupo-irmão com *M. gemini* apoiada por uma sinapomorfia homoplásica, esclerotização na extremidade da raiz superficial.

A posição basal das espécies ovíparas de Gyrodactylidae, proposta por Boeger *et al.* (1994) foi testada com a adição de novos táxons ovíparos e vivíparos. A análise baseada em dados morfológicos sugere que o grupo formado por espécies ovíparas é basal e parafilético. A oviparidade foi considerada um caráter plesiomórfico em Monogenoidea (Boeger e Kritsky, 1993) e viviparidade um caráter secundário dentro do grupo (Harris, 1983; Boeger *et al.*, 1994; Boeger e Kritsky, 2001). Malmberg (1990) considera válida Oogyrodactylidae e cita que provavelmente Gyrodactylidae teve um ancestral a partir de formas ovíparas. Malmberg (1998) baseado em dados do sistema excretor questiona se a oviparidade de espécies de Oogyrodactylidae (Boeger *et al.*, 1994 já tinham sinonimizado Oogyrodactylidae com Gyrodactylidae) seria um caráter primário ou secundário, como um retorno à condição ovípara. Porém outros estudos consideram a oviparidade um caráter plesiomórfico e a viviparidade um caráter apomórfico, com um único evento de origem na história evolutiva de Gyrodactylidae (Bakke *et al.* 2002, Kritsky e Boeger, 2003; Boeger *et al.*, 2003).

A partir do resultado de análises filogenéticas é possível inferir a validade de táxons. Muitas espécies ovíparas foram utilizadas em análises filogenéticas pela primeira vez nesse estudo, testando a monofilia e validade dos gêneros que essas espécies compõem. A indicação de que o grupo ovíparo é parafilético pode determinar no futuro algumas modificações na filogenia de Gyrodactylidae.

A análise indica que espécies de *Onychogyrodactylus* têm suporte de uma sinapomorfia não homoplásica (presença de bolsa da peça acessória). As espécies de *Aglaigyrodactylus* não possuem as relações de grupos-irmãos bem definidas, porém ocorrem em um clado com apoio de duas sinapomorfias (peça acessória na bolsa do OCM e presença de divertículo uterino). Pelo resultado da análise, baseada em caracteres morfológicos, esses gêneros podem ser considerados válidos.

Espécies de *Phanerothecium* formam um clado, suportado internamente por caracteres homoplásicos. Todavia, o clado é apoiado por suporte de bremer e por consenso estrito e uma sinapomorfia (presença de mais de um ovo no útero). Entretanto, Kritsky *et al.* (2007) sugerem que espécies de *Phanerothecium* que não possuem órgão copulatório eversível (*P. caballeroi*) possam futuramente ser consideradas parte de outro gênero, provavelmente com a utilização de novos caracteres.

Como alguns gêneros compostos por espécies ovíparas (*Oogyrodactylus*, *Phanerothecioides* e *Hyperopletes*), vários gêneros de espécies vivíparas são monotípicos (*Anacanthocotyle*, *Accessorius*, *Gyrdicotylus*, *Mormyrogyrodactylus*, Gênero n. A e Gênero n. B). Existe uma dificuldade de inferir a validade de táxons monotípicos através da filogenia. No entanto, os únicos gêneros monotípicos que não possuem as relações de grupos-irmãos definidas são *Oogyrodactylus* e *Phanerothecioides*, todos os outros gêneros monotípicos têm posições bem definidas.

Entre os gêneros formados por espécies vivíparas, que tiveram mais de uma espécie utilizada na análise, somente *Polyclithrum* pode ser avaliado, com a indicação de que seja um grupo monofilético. Contudo, o número de espécies de *Polyclithrum* utilizado na análise e a pouca variabilidade morfológica entre as espécies do gênero (todas da Região Neotropical), provavelmente foram fatores que associados, não permitiram a definição interna de relação de grupo-irmão.

A análise sugere que *Gyrodactylus* seja um grupo polifilético, com espécies ocorrendo em uma politomia com *Scleroductus* e o clado “M” e outras espécies formando outra politomia com *Acanthoplacatus* e o clado “R”, além de uma tricotomia com *Paragyrodactylus*. Esses dados corroboram os resultados de Kritsky e Boeger (2003), que testaram a monofilia de *Gyrodactylus*. Segundo esses autores *Gyrodactylus*

é um conjunto de táxons sem definição da posição filogenética devido a pouca variabilidade morfológica (“cath-all”).

Malmberg (1964, 1970, 1998) baseado em caracteres do sistema excretor, escleritos do háptor e órgão copulatório masculino tenta definir relações filogenéticas de *Gyrodactylus* e outras espécies de Gyrodactylidae. Nesses estudos o autor separa *Gyrodactylus* em seis subgêneros. Esses subgêneros não têm suporte na análise de Kritsky e Boeger (2003). O sistema excretor é um caráter difícil de ser utilizado, pois a observação desse caráter é melhor evidenciada com o animal vivo. Uma avaliação mais segura da validade de *Gyrodactylus* poderá ser realizada com a associação de dados moleculares e morfológicos.

A validade de espécies através de inferência na filogenia é restringida por problemas de reconhecimento de caracteres para definir homologia e estabelecer sinapomorfias. Um dos fatores que impõem limites no reconhecimento de espécies através de sinapomorfias é a pouca variabilidade morfológica na maioria dos táxons e o escasso conhecimento da diversidade de Gyrodactylidae. Esses fatores restringem a análise a poucos caracteres e dificultam a definição de sinapomorfias.

A diversidade morfológica de Gyrodactylidae ainda esbarra nos problemas de preparação de espécimes e de interpretação de caráter. Kritsky *et al.*, (1978) chamaram a atenção para esse problema e propuseram uma técnica de coloração com Tricrômico de Gomori + Grey Wess. Esse corante evidencia estruturas esclerotizadas corando-as de vermelho. Porém, as estruturas de espécimes distintos coram de maneira diferenciada e algumas estruturas não ficam em evidência e não são observadas, causando um erro de interpretação. Esse erro é repassado na matriz de dados, resultando na codificação errada de um caráter ausente. Entre as estruturas diagnósticas de girodactilídeos, estão sujeitas a esse problema as estruturas do háptor como escudo, barras acessórias (ou

almofadas), escleritos R1 e R2, barras superficial e profunda.

O escudo é um dos principais caracteres para a diagnose de espécies de *Gyrodactylus*, principalmente, devido ao grande número de espécies e falta de diversidade morfológica. O escudo é delicado e pode não corar ou ser perdido durante a preparação do espécime. Assim, admiti-se que observações de ausência de escudo podem ser artefatos da preparação do material. Portanto, é conveniente que as descrições de espécies sem escudo tenham um bom número de parasitos estudados.

Vianna *et al.* (no prelo a-b) (ver também Capítulo VI), Luus-Powell *et al.* (2003) descrevem espécies que possuem barras acessórias e almofadas. As almofadas são estruturas de tecido conectivo que ao serem preparadas com meio de Hoyer (evidencia escleritos) possuem aparência similar a de uma estrutura esclerotizada. Porém, com a utilização do corante tricrômico de Gomori, as estruturas que não são esclerotizadas coram de azul. É necessário cautela com espécimes de museus corados com tricrômico de Gomori há muito tempo (varia de acordo com o material), pois aparentemente perdem a cor progressivamente. Seria necessário a coleta de material *in natura* para a preparação correta e observação de estruturas haptorais da maior parte das espécies dos clados “M” e “S”, para futuras análises.

Molecular

Caracterização do ITS

A análise indica que espécies com seqüências de ITS1 mais longas formam um clado (Fig. 27). Esse dado corrobora resultados de Zietara e Lumme (2004), que citam que o comprimento do ITS1 é filogeneticamente informativo e pode ser utilizado para uma diagnose molecular das espécies de *Gyrodactylus*. Os dados do presente estudo

indicam que os agrupamentos das espécies, de acordo com o comprimento do ITS1 não resultam em grupos congêneros.

Os resultados de Matejusová *et al.* (2001) também são corroborados. Espécies de *Gyrodactylus* reportados na República Tcheca apresentaram diferenças no comprimento do ITS1 e variabilidade interespecífica suficiente para permitir seu uso na discriminação de espécies. Espécies de *Gyrodactylus* reportados no Reino Unido também puderam ser agrupadas pelos diferentes tamanhos de ITS1 (Cable *et al.*, 1999). Esses autores observaram que o alinhamento das seqüências foi impossibilitado tanto em espécies com o ITS1 curto (339-475 pb), com grande variação no comprimento das seqüências, como no grupo de espécies com o ITS1 longo (~ 600 pb), com diferenças de menos de 20 pb entre as seqüências.

A variação na região do ITS1 também pôde ser observada em estudos que propõem modelos de estrutura secundária. Cunningham *et al.* (2000) observaram que variações interespecíficas no ITS1 não suportam um modelo estável para o fragmento, que possui uma grande proporção de transversões relativa a de transições. Altas freqüências de transversões são interpretadas como divergência de longo tempo, o que pode sugerir acúmulo de mutações (Cunningham *et al.*, 2000). No entanto, no presente estudo, a taxa de transição no ITS1 foi maior do que a taxa de transversão, e essa região apresenta tantas variações quanto verificado em outros estudos, dificultando inclusive o alinhamento (Tabela 5). Grande parte da região do ITS1 não permitiu alinhamento exato, exceto a porção final 3' do ITS1 com 14 pb. O ITS1 apresenta muitos espaços (“gaps”) e saturação, porém, reunida com outras regiões indica sinal filogenético (Fig. 24). Isso é suportado porque mesmo com o ITS1 reduzido, foi possível agrupar as espécies com o ITS1 longo em um único clado (Figs. 27-28).

Com exceção de G702, as espécies ovíparas restantes possuem o 5.8S com um tamanho de 155 pb, enquanto que as espécies vivíparas possuem de 85-163 pb com o valor mais baixo observado em a *F. stableri*. Sem o valor de *F. stableri*, que possui o fragmento parcial, o menor comprimento do 5.8S é de 156 pb, observados em: *G. gasterostei* e *G. bullatarudis*, redução causada por uma deleção em cada sequência.

O 5.8S é a região mais conservada em comprimento entre as três regiões do rDNA utilizadas na análise, como foi observado nos dados de Cable *et al.* (1999). Esses autores também encontraram bases não identificadas no 5.8S e nenhum sinal filogenético, o que diferencia dos resultados obtidos na presente análise, nos quais o 5.8S contém sinal filogenético. De acordo com dados de Zietara *et al.* (2002), a região do 5.8S contém sinal filogenético apesar de ser conservada, fato que foi observado também por Zietara e Lumme (2004).

O ITS2 de espécies ovíparas variou entre 89-280 pb e das espécies vivíparas entre 163-540 pb. Espécies de *Gyrodactylus* parasitos de Callichthyidae da América do Sul (*G. superbus* e *G. corydora*) com exceção de *G. anisopharynx* apresentaram uma região do ITS2 maior a de que outras espécies, seguidas por espécies de *Gyrodactylus* parasitos de Poeciliidae (*G. turnbulli*, *G. pictae*, *G. bullatarudis*, *G. poeciliae*) e espécies Europeias (*G. anguillae*, *G. salaris*, *G. truttae*, *G. gasterostei*). Mesmo com a retirada das extremidades excedentes das seqüências, o ITS2 pode ter influenciado na formação de clados com essas espécies. Contudo, deve-se considerar a associação dessa região com os outros fragmentos. O ITS2 foi utilizado sozinho para reconstrução filogenética de várias espécies de *Gyrodactylus* mostrando-se um bom marcador específico, principalmente se associado ao ITS1 (Zietara e Lumme, 2004). O clado formado por espécies de *Gyrodactylus* parasitos de Poeciliidae da América do Sul, encontrou alto suporte de bootstrap utilizando somente o ITS2 (Zietara e Lumme, 2004). A presente

análise indica que espécies de *Gyrodactylus* que possuem a seqüência de ITS2 maior, associado com o ITS1 curto, estão agrupadas geograficamente (Figs. 27-28). A tabela 2 possui informações sobre a região de cada espécie utilizada. Ao passo que seqüências de espécies que possuem as duas regiões curtas ocorrem em um mesmo clado, com origem em regiões geográficas diferentes. Zietara e Lumme (2002) propõem que o ITS pode ser utilizado como marcador em espécies que apresentam baixo nível de variação intraespecífica e geográfica.

Teste de saturação e de sinal filogenético

O teste de saturação sugere que o ITS1 apresenta maior saturação, só ou em combinações com outras regiões do ITS, já o ITS2 apresenta saturação moderada nos dados de transversão e quando analisado só (Fig. 24). Cunningham *et al.* (2000) observaram mais transversões no ITS1 e no ITS2 do que transições, indicando que podem ter ocorrido eventos de mutações com maior frequência. Porém, a saturação é caracterizada pelo acúmulo de transições (Page e Holmes, 2004). A Tabela 5 possui os valores de transição e transversão para as espécies da presente análise, indicando maior frequência de transições em todas as regiões do ITS, com o menor valor no 5.8S.

Duas dificuldades podem interferir no teste de permutação: 1) a primeira é que pode ser detectado sinal filogenético quando existem espécies similares; e/ou 2) quando a árvore possui um único nó interno (Felsenstein, 2004). O segundo caso não é observado na presente análise, porém espécies muito semelhantes ou com poucas modificações entre as suas seqüências existem nos dados apresentados nesse estudo. O teste PTP tem baixo poder discriminatório por ser dependente do número de terminais e da proporção dos estados de caráter na matriz (Peres-Neto e Marques, 2000). Devido a esses motivos, foi realizado também o teste G1, que indica sinal filogenético nos dados

utilizados na análise, quando a curva é assimétrica e a árvore mais parcimoniosa encontra-se à esquerda dessa (Fig. 26). No teste G1 quando uma árvore é encontrada fora da cauda da curva, em direção ao menor escore de parcimônia (menor comprimento), há a indicação de que existe sinal filogenético nos dados (Hillis e Huelsenbeck, 1992; Felsenstein, 2004). Schneider (2003) indica que dados que resultam em uma curva relativamente simétrica possui pouco ou nenhum sinal filogenético. Os dados do presente estudo indicam que existe sinal filogenético, pois em ambos os testes, a curva é assimétrica e a árvore com o menor escore é encontrada fora da cauda da curva.

Análise molecular

Análises filogenéticas anteriores envolvendo espécies ovíparas de Gyrodactylidae foram realizadas somente com dados morfológicos e resultam em topologias diferentes daquelas baseadas em dados moleculares do ITS rDNA. Harris (1983) propôs Oogyrodactylidae para alojar espécies ovíparas de Monogenoidea tipo girodactilídeos, agrupando *Oogyrodactylus farlowellae* e *Phanerothecium caballeroi*. Kritsky e Boeger (1991) sugerem que Oogyrodactylidae poderia ser parafilética por ser baseada em simplesiomorfias de Gyrodactylidae. Boeger *et al.* (1994) realizaram um teste que rejeitou a monofilia de Oogyrodactylidae, suportando a transferência das espécies ovíparas para Gyrodactylidae.

Os dados das análises de MP e IB sugerem que as espécies ovíparas formam um grupo monofilético, indicando que a proposta de Harris (1983) de uma família para agrupar espécies ovíparas tipo girodactilídeo possa ser reavaliada.

A monofilia das espécies ovíparas é suportada por consenso estrito, de bootstrap e de probabilidade posterior, contudo a filogenia baseada em um conjunto de caracteres

moleculares (*e.g.* região do ITS) requer cautela. A adição de genes mitocondriais e outros genes nucleares pode permitir um refinamento desse teste de hipótese. Além disso, o clado ovíparo apresenta grandes grupos polifiléticos e parafiléticos que podem ser resolvidos com maior detalhe com o uso de novos fragmentos de DNA. Källersjö *et al.* (2005) testaram fragmentos de ITS rDNA, COI (Citocromo oxidase I) e 16S mitocondrial como marcadores para moluscos das famílias Mytilidae, Verenidae e Unionidae e concluíram que a utilização do ITS, em comparação aos outros fragmentos mitocondriais, deve ser extremamente cautelosa, apesar das três regiões apresentarem informação filogenética e filogenias congruentes. A região do ITS possui muitos “gaps” e grande variação, dificultando o alinhamento de alguns táxons dessas famílias com ITS1 curto e outros com o ITS2 longo.

O mesmo foi observado para algumas espécies de *Gyrodactylus* no presente estudo. Källersjö *et al.* (2005) concluíram que a região ITS deve ser utilizada somente como um representante do DNA nuclear, em adição a genes mitocondriais. Para Gyrodactylidae, entretanto, genes mitocondriais foram utilizados somente com espécies de *Gyrodactylus*, com grande dificuldade de amplificação (Meinilä *et al.*, 2002). Contudo, o gene mitocondrial (COI) utilizado por Hansen *et al.* (2003) teve maior resolução para determinar diversidade genética em espécies de *Gyrodactylus*, do que a região do ITS. Assim, é aconselhável realizar futuramente análises que contenham fragmentos de DNA nuclear (*e.g.* rDNA) e mitocondrial, com as espécies ovíparas utilizadas nesse estudo. Atualmente, é conhecido que três espécies de *Gyrodactylus* da Europa e duas espécies da América do Sul (Silva e Boeger, dados não publicados) possuem o gene Citocromo Oxidase I (COI) sequenciado.

As análises sugerem que *Gyrodactylus* não forma um grupo natural. A pouca diversidade morfológica observada em estudos de taxonomia não permite diferenciação

em um nível supra-específico. Entretanto, estudos utilizando o ITS1 como marcador indicam que a análise molecular é uma ferramenta eficiente para definir nova estrutura taxonômica para esse grupo de espécies. Cunningham (1997) utilizou enzima de restrição para diferenciar *G. salaris* de *G. thymalli* utilizando a região do ITS. Nesse estudo o autor observou grande variação nos sítios de restrição nas regiões de ITS1 e ITS2, e que isso pode ser repetido em outras espécies do gênero. Matejusová *et al.* (2001) propõem que o ITS1 e ITS2 podem ser utilizados como marcadores moleculares para espécies de *Gyrodactylus*. Isso é corroborado pela presente análise que indica a separação de espécies com o ITS2 longo, associado ao ITS1 curto.

Análise morfológica X molecular

Alguns pontos observados nas filogenias geradas com diferentes conjuntos de dados merecem uma breve discussão. Para facilitar essa discussão, serão utilizados os termos “*análise morfológica*” para análise filogenética baseada em dados morfológicos e “*análise molecular*” para as análises com rDNA.

A monofilia das espécies ovíparas em análises com dados moleculares pode ser um indício de que Oogyrodactylidae Harris (1983) possa ser confirmada com a utilização de mais dados moleculares. No entanto, na análise morfológica essas espécies formaram um grupo parafilético. Os clados internos compostos por espécies de *Onychogyrodactylus*, todavia, formaram um grupo monofilético em ambas as análises (MP e IB).

A análise morfológica indica que espécies de *Aglaioogyrodactylus* forma um clado, mesmo sem a resolução interna apresentada. O principal caráter que diagnostica espécies desse gênero é a forma da peça acessória do órgão copulatório masculino (OCM) e a presença de um divertículo próximo ao poro uterino (Kritsky *et al.*, 2007).

Entretanto, as análises moleculares sugerem que *Aglaiogyrodactylus* seja um grupo parafilético (IB) ou polifilético (MP). *Aglaiogyrodactylus forficulatus* (Figs. 27-28) ocorre em um ramo separado das demais e é a única espécie utilizada na análise que possui peça acessória ramificada com extremidades afiladas (como *A. guttus* e *A. forficuloides*) (Kritsky *et al.*, 2007). *Aglaiogyrodactylus calamus* é a única espécie do gênero que possui uma peça acessória não ramificada e forma um clado distinto com dados moleculares. *Aglaiogyrodactylus conei* e *A. ctenistus* possuem peça acessória do OCM ramificadas, porém, com morfologias distintas.

Aglaiogyrodactylus forficulatus é parasito de *Kronichthys lacerta* (Loricariidae) e tem ancestral comum com *A. conei* e *A. ctenistus* que são parasitos de *Pareioraphis parmula*, ambas espécies de hospedeiros pertencem a Neoplecostominae. *Aglaiogyrodactylus calamus* parasita *Schizolecis guntheri*, que pertence a Hypoptomatinae. Isso sugere que a separação das espécies de *Aglaiogyrodactylus* nessas análises pode ter forte relação com processos de co-especiação, em um nível de subfamília dos hospedeiros. Essa relação, de possível co-especiação entre espécies ovíparas e seus hospedeiros foi proposta também por Boeger *et al.* (2003).

Espécies de *Phanerothecium* formam um clado nas análises molecular e morfológica. Kritsky *et al.* (2007) sugerem que *P. caballeroi* pode ser separado das demais espécies pela presença de órgão copulatório eversível. Na análise morfológica *P. caballeroi* e *P. harrisi* formam uma tricotomia com espécies que não possuem órgão copulatório eversível. Porém, o caráter que foi utilizado na análise morfológica para separar essas espécies foi a presença de espinhos do OCM em *P. spinatus*, *P. spinulatum* e *P. spinatoides*. Na análise molecular, essa separação é corroborada, com *P. harrisi* em um ramo distante de *P. spinulatum* (espécies envolvidas nas duas análises).

Phanerothecioides agostinhoi possui órgão copulatório eversível também e na análise morfológica ocorre em uma politomia com *Oogyrodactylus farlowellae* e o clado de espécies vivíparas, na análise morfológica. Kritsky *et al.* (2007) sugerem que essa espécie possa ser grupo-irmão de espécies de *Phanerothecium*. Na análise molecular isso é observado, com *Phanerothecioides* sp. na base do clado formado por espécies de *Phanerothecium*, próximo de *P. harrisi*.

A topologia dos cladogramas de espécies vivíparas é diferente nas duas análises pelo acréscimo de espécies de *Gyrodactylus* de outras regiões biogeográficas e a ocorrência de linhagens bem distintas na análise molecular.

A análise morfológica possui dois cladogramas que merecem maior atenção, um formado por *Accessorius*, *Fundulotrema*, Gênero n. A sp. n. 1, Gênero n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides*, *Macrogyrodactylus*, *Mormyrogryrodactylus*, *Polyclithrum* e *Swingleus*, e o outro composto por *Gyrdicotylus*, *Anacanthocotyle*, *Isancistrum*, *Archigyrodactylus*, *Laminiscus*.

A análise molecular sugere que espécies que possuem um háptor com muitas modificações morfológicas (barras acessórias, escudo tipo fita, ventosas, esclerito R1 livre do escudo) formam uma linhagem (Gênero n. B sp. n. 1, *Gyrodactyloides bychowskii*, *Macrogyrodactylus polypteri* e *Gyrdicotylus gallieni*). A única espécie que não fazia parte do mesmo clado na análise morfológica foi *G. gallieni*, que ocorre com espécies com ausência de muitas estruturas esclerotizadas do háptor. Na análise molecular, esse clado possui suporte consistente de bootstrap (96%), inferência Bayesiana (1,00) e de consenso estrito, diferente da análise morfológica, que não possui suporte estatístico.

Fundulotrema stableri, que participava do clado com modificações no háptor na análise morfológica, ocorrendo em um clado com *Swingleus* e *Mormyrogryrodactylus*,

tem relação de grupo-irmão com espécies de *Gyrodactylus* na análise molecular. Isso pode sugerir que a divisão dos ganchos em dois agrupamentos e a presença de escleritos R1 e R2 no escudo, sejam caracteres homoplásicos e que não agrupam espécies dentro de Gyrodactylidae, como foi observado na análise morfológica.

Scleroductus sp. n. 1 ocorre em uma politomia com espécies de *Gyrodactylus* sem escudo na análise morfológica, em uma posição basal para o clado vivíparo. Na análise molecular *Scleroductus* sp. n. 1 ocorre na base de uma linhagem de espécies de *Gyrodactylus* com escudo e parasitos de Siluriformes. A espécie sem escudo, parasito de Characiformes, utilizada nas duas análises, ocorre em uma posição mais derivada no cladograma da análise molecular. Isso indica que a ausência de escudo não é um caráter que indique condição basal no grupo, como os resultados da análise morfológica apontam.

A topologia das espécies vivíparas, baseada em dados moleculares sugere que espécies com estrutura haptoral acessória formam uma linhagem basal. As análises (Figs. 27-28) indicam que houve somente um evento de perda desses caracteres. Dados moleculares de outras espécies desse clado (*Mormyrogyrodactylus*, *Archigyrodactylus* e outros) possivelmente podem sugerir que todas as espécies com essa morfologia fazem parte de uma grande linhagem dentro de Gyrodactylidae.

Análise com dados combinados – Evidência total

A análise indica que a hipótese nula foi aceita, isso quer dizer que os conjuntos de dados são congruentes e em testes, utilizando análises combinadas de diferentes fontes (molecular e morfológica) podem possuir uma história comum. Alguns fatores podem ter influenciado na rejeição da hipótese de incongruência entre as análises molecular e morfológica. Primeiro, o pequeno número de sítios utilizados na análise,

devido a regiões ambíguas e gaps, forçaram a redução da matriz de dados moleculares. Segundo, a pouca ou nenhuma variabilidade morfológica, que resultou em uma matriz com 31 caracteres. Por fim, o grupo de espécies utilizado, que teve de ser modificado a fim de compatibilizar o grupo interno na análise combinada de dados morfológicos e moleculares.

No teste de ILD apresentado aqui, os caracteres invariantes não foram removidos, contrário ao que foi proposto por Cunningham (1997). A remoção dos caracteres invariantes antes de aplicar o teste de ILD é necessária porque partições dos dados originais podem apresentar diferentes percentuais de caracteres variáveis, o que é muito comum na combinação de dados moleculares e morfológicos (Cunningham, 1997). Ramírez (2006) encontrou valores altamente significativos quando os caracteres invariantes foram adicionados às partições, devido a grandes partições utilizarem caracteres informativos na maioria das randomizações e partições menores utilizarem comumente caracteres invariantes. Como as partições nesse estudo foram pequenas, esses caracteres foram mantidos. Porém, um teste sem caracteres invariantes obteve o mesmo resultado.

Através de simulações, Darlu e Lecointre (2002) observaram que o poder do teste ILD em detectar incongruência é determinado pelo número de sítios analisados, número de sítios informativos e heterogeneidade entre as taxas de substituição de nucleotídeos. Entretanto, quando a incongruência é causada por diferentes topologias e o número de sítios informativos é pequeno e a taxa de substituição de nucleotídeos é alta, o poder do ILD de detectar incongruência é extremamente baixo, podendo produzir erros do tipo I e do tipo II (Darlu e Lecointre, 2002).

O erro do tipo I é o falso positivo (existência de incongruência significativa quando o esperado é a congruência, atribuída à variação randômica). O erro do tipo II é

o falso negativo (não determina valores significativos em casos de alta incongruência). Dolphin *et al.* (2000) citam que o resultado do ILD é ambíguo, pois diferentes partições de diferentes tipos de dados possuem taxas de homoplasias (ruídos) diferenciadas. Essa mesma observação a respeito do teste de homogeneidade é feita por Felsenstein (2004), e como Ramírez (2006) sugere cautela na utilização desse teste.

Inúmeras divergências sobre como interpretar os dados no teste ILD, se pode ser aplicado com outras ferramentas estatísticas, se é dependente de ruídos causados por homoplasias e número de sítios, tornam esse teste duvidoso. Os resultados baseados em dados desse trabalho indicaram uma história evolutiva comum entre dados morfológicos e moleculares. O mesmo foi observado em análises com os dados separados, que mostram certa congruência. Assim, aqui é aceito que os dados mostram história evolutiva comum e que a topologia obtida com os dados combinados é aceita e pode auxiliar na interpretação das hipóteses de relações entre os Gyrodactylidae.

Implicações biogeográficas e sobre os modelos de evolução dos Gyrodactyloidea

A importância da posição do clado das espécies ovíparas e seu status de monofilético têm relação direta com hipóteses de ancestralidade em Gyrodactylidae e, conseqüentemente, na origem da família. Boeger *et al.* (2003) propõem uma hipótese na qual a origem da família tenha ocorrido na Região Neotropical. Essa proposta foi baseada em alguns dados relativos às espécies ovíparas e seus hospedeiros, que são discutidas a seguir.

O grupo formado pelas espécies ovíparas é basal de acordo com os dados morfológicos e moleculares. Pela análise morfológica esses grupos de espécies (ovíparas e vivíparas) possuem um ancestral comum e pelas análises moleculares e evidência total, existem espécies vivíparas que ocorrem na Região Neotropical e são basais em alguns clados. Portanto, é possível que o ancestral das espécies ovíparas e vivíparas seja Neotropical.

As espécies ovíparas só ocorrem na Região Neotropical (Figs. 31-33), enquanto que as espécies vivíparas ocorrem em todas as regiões biogeográficas. A ausência das espécies ovíparas em outras regiões biogeográficas requer uma explanação sobre a relação desses táxons e os seus hospedeiros. Espécies ovíparas foram registradas parasitando duas grandes famílias de Siluriformes: Pimelodidae, e Loricariidae. Kritsky *et al.* (2007) sugerem que formas jovens de espécies ovíparas podem parasitar hospedeiros Pimelodidae e que essas infestações geralmente são acidentais ou ocorrem com poucos animais.

Adultos de espécies ovíparas possuem ovos com uma capa de cimento na extremidade, que auxilia na fixação do ovo em substratos rígidos (Boeger *et al.*, 2003). Loricariidae são peixes que possuem a superfície corporal rígida, possibilitando a fixação desses ovos. Esse fator pode ser limitante na frequência de troca de hospedeiros entre espécies ovíparas, restringindo essas espécies aos loricarídeos. Bakke *et al.* (2002) propõem que o evento responsável pela presença de formas ovíparas em loricarídeos seja a troca de hospedeiros.

As análises do presente estudo (morfológica e moleculares) indicam que o ancestral das espécies ovíparas trocou de hospedeiro. A troca é evidenciada pela presença de *Udonella* sp., *Enoplocotyle* e *Anoplodiscus*, utilizados como grupos-externos e com relação próxima do clado ovíparo na análise molecular (*Udonella* sp).

Todos esses táxons são ovíparos e marinhos, indicando que houve um ancestral com essas características entre esses grupos. Considerando a ocorrência de loricarídeos somente em água doce é aceito que ocorreu troca de hospedeiro do ancestral marinho para o ancestral dos loricarídeos. Esse ancestral loricarídeo possivelmente possuía as características morfológicas compatíveis com o modelo reprodutivo das espécies ovíparas (ovo com cimento).

Bakke *et al.* (2002) baseados em dados geológicos relativos à distribuição de hospedeiros loricarídeos discordam que as espécies ovíparas de Gyrodactylidae possam ter tido origem nos neotrópicos. Os autores concluíram que esses peixes pertencem a grupos recentes e que possivelmente seus parasitos também seriam de grupos recentes.

A proposta de Bakke *et al.* (2002) não é corroborada pelo registro fóssil mais antigo de Siluriformes da América do Sul, que é datado de 71,5-65 milhões de anos atrás (Ma), do último Cretáceo (Idade Maastrichtian), após a separação do Gondwana (Briggs, 2005). Os dados de Briggs (2005) corroboram as datações de Berg (1958), para o registro mais antigo de fóssil de Loricariidae (cerca de 66 Ma). Além disso, as espécies das 14 famílias de Siluriformes Neotropicais de água doce são endêmicas (Briggs, 2005) e não parecem ter relação com espécies da África, pela ausência de espécies de grupos monofiléticos simultaneamente nos dois continentes (Lundberg, 1993). Os dados de Briggs (2005) e Lundberg (1993) descartam a possibilidade da presença de espécies ovíparas em outras regiões antes da quebra do Pangea e do Gondwana. Essa hipótese vicariante perde suporte, quando é aceito que os girodactilídeos ovíparos trocaram de um hospedeiro marinho para um loricarídeo de água doce. Aceitando que os grupos hospedeiros (loricarídeos) de espécies ovíparas são recentes (com origem a 71-65Ma), os girodactilídeos trocaram de hospedeiros após esse período e depois da fragmentação do Gondwana (110-80Ma). Se o ancestral das

espécies ovíparas fosse mais antigo do que o evento de separação dos continentes, diversos eventos de extinção seriam necessários para explicar a ausência das espécies ovíparas nas outras regiões biogeográficas.

A origem da viviparidade ocorreu em um único evento na história evolutiva de Gyrodactylidae (Bakke *et al.* 2002, Kritsky e Boeger, 2003; Boeger *et al.*, 2003). O suporte para considerar a viviparidade um estado apomórfico, é dado pelas análises de Boeger e Kritsky (2001) e Olson e Littlewood (2002), utilizando dados morfológicos e moleculares (rDNA), respectivamente. Contudo, é o grupo de maior diversidade morfológica, riqueza de espécies e de maior distribuição geográfica, entre os girodactilídeos.

A ocorrência das espécies vivíparas em outras regiões pode ser explicada pela de troca de hospedeiros, que é mais intensa nas espécies vivíparas do que nas espécies ovíparas (Zietara e Lumme, 2002; Boeger *et al.*, 2003; Boeger *et al.*, 2005).

A troca de hospedeiros é um dos fatores envolvidos no processo de radiação adaptativa (Bakke *et al.*, 2002; Boeger *et al.*, 2003). A radiação adaptativa ocorre à medida que os caracteres que permitiram o sucesso de infestação na troca de hospedeiros são fixados na população. Entretanto, mutação e seleção geram diversidade genética, que associadas ao tempo de infestação proporcionam co-especiação, entre a nova linhagem de parasito e seu hospedeiro. A troca para hospedeiros simpátricos seguida de especiação periférica é repetida, e o mesmo processo ocorre se o parasito dispersar com seu hospedeiro para uma nova área geográfica (Boeger *et al.*, 2003). A troca de hospedeiros tem sido mostrada em hospedeiros simpátricos, em um modelo utilizando *Gyrodactylus anisopharynx* Popazoglo e Boeger, 2000, parasitando três espécies de *Corydoras* (Callichthyidae, Siluriformes), incluindo observações de

especiação incipiente das espécies de parasitos (Pie *et al.*, 2006; Silva e Boeger, dados não publicados).

Com a radiação adaptativa, as espécies vivíparas tiveram chance de dispersar para outras regiões biogeográficas, trocando de hospedeiros. Provavelmente com origem da dispersão na Região Neotropical. Isso é mostrado nas análises apresentadas nesse estudo, as quais sugerem três linhagens de espécies vivíparas, sendo que duas delas apresentam espécies Neotropicais na base do clado. As Figuras 31 a 33 indicam que os grupos mais basais de espécies vivíparas são da Região Neotropical.

A linhagem basal das espécies vivíparas é composta por Gênero n. B sp. n. 1, *G. gallieni*, *M. polypteri* e *G. bychowskii* e contém a maioria das espécies com grande diversidade morfológica dentro de Gyrodactylidae (Fig. 31). A análise morfológica nesse estudo indicou que quase todas as espécies que possuem ganchos divididos em dois grupamentos no háptor, barras acessórias e escleritos R1 e R2 no háptor, compõem um clado. Clados compostos por parte dessas espécies, contendo topologias semelhantes, foram obtidos também por Kritsky e Boeger (2003) e Matejusová *et al.* (2003). A adição do Gênero n. B sp. n. 1 na análise permite observar que essa espécie é a mais basal no clado (Figs. 31 - 34).

Na segunda linhagem, são encontradas somente espécies Neotropicais, formando um clado basal em relação ao grupo composto por espécies de *Gyrodactylus* e outros gêneros de várias regiões biogeográficas (Tabela 1) (Figs. 32, 34).

Uma das principais justificativas de Boeger *et al.* (2003) para manter a proposta de que Gyrodactylidae teve origem na Região Neotropical foi justamente de que os grupos basais eram parasitos de hospedeiros endêmicos da América do Sul. Gênero n. B sp. n. 1 é parasito de *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Gymnotiformes) que é um grupo endêmico dos neotrópicos (Albert e Campos-da-Paz, 1998; Lundberg, 1993) e

recente na filogenia de Othophysa (Briggs, 2005). O mesmo padrão é observado para os grupos de hospedeiros da segunda linhagem (Fig. 32), os quais são parasitos de Siluriformes Neotropicais pertencentes aos grupos considerados monofiléticos, Pimelodinae, Heptapterinae e Callichthyidae (de Pinna, 1998; Reis, 1998).

Todos parasitos girodactilídeos vivíparos que são encontrados na base das duas primeiras linhagens possuem hospedeiros estritamente Neotropicais e de grupos recentes. Portanto, considerando esse aspecto, é possível suportar que a origem de Gyrodactylidae tenha ocorrido na Região Neotropical. Aliado a esse fator, o grupo-irmão de espécies vivíparas pertence ao clado de espécies ovíparas, indica um ancestral comum Neotropical.

A terceira linhagem é composta por espécies de *Gyrodactylus* de várias regiões biogeográficas, *Acanthoplacatus* sp. e *F. stableri*. Nesse grupo existem pequenos clados bem suportados formados por espécies que pertencem à mesma região biogeográfica (Figs. 32-34). O agrupamento geográfico de espécies de Gyrodactylidae, indica que, possivelmente nesses grupos, não existiu distribuição geográfica baseada em um padrão vicariante. Boeger *et al.* (2003) sugerem que padrões vicariantes são observados com o agrupamento de espécies de diferentes continentes e que um padrão de dispersão via mar, com o parasito acompanhando o hospedeiro, é indicado pelo agrupamento de espécies próximas geograficamente.

Na Figura 34 é observado que espécies próximas geograficamente são agrupadas em pequenos clados e naqueles clados onde existem espécies de diferentes regiões, uma das espécies é marinha ou esturina, o que pode indicar ancestrais típicos destes ambientes entre essas espécies.

O clado formado por *Acanthoplacatus* sp. e *Gyrodactylus* spp. tem o táxon marinho basal (*Acanthoplacatus* sp., Austrália) (Fig. 32) e espécies de *Gyrodactylus* de

ambientes marinhos e de água doce, da Austrália e da Europa. *Gyrodactylus micropsi* e *G. anguillae* formam um clado de espécies marinhas, enquanto no grupo-irmão, somente *G. salaris* e *G. pungitii* são observados em ambiente marinho (Fig. 33). Foi observado que esse clado reúne todas as espécies utilizadas na análise, que contém o ITS1 longo (Fig. 27).

Espécies da região norte da América do Sul e América Central, *G. poeciliae*, *G. turnbulli*, *G. pictae* e *G. bullatarudis*, são todos parasitos de Poeciliidae (Cyprinodontiformes) e tem relação de grupo-irmão com um clado formado por espécies da América do Sul e do Norte, além de uma marinha que ocorrem no Oeste da Europa (Fig. 33). Espécies da Eurásia *G. nipponensis*, *G. arcuatus*, *G. ostendicus* e *G. branchialis* formam um clado com espécies de ambiente marinho (Tabela 3, Figs. 28, 32) ou acompanham os hospedeiros nesses ambientes freqüentando estuários. Esses resultados corroboram dados obtidos por filogenias com topologias semelhantes, levando em consideração as espécies utilizadas em cada estudo (Kritsky e Boeger, 2003; Matejusová *et al.*, 2003; Zietara e Lumme, 2004). Nesses cladogramas, foi observada a presença de ITS2 mais longo que as demais espécies e ITS1 curto, sugerindo que essa combinação pode definir melhor a proximidade geográfica.

Em geral, cladogramas que incluem espécies marinhas apresentam relacionamento de grupo-irmão entre espécies marinhas e de água doce/estuarina, com exceção do clado de *Gyrodactylus* de Siluriformes neotropicais (água doce) e alguns grupos próximos de *Acanthoplacatus* sp.

Na Figura 28, uma otimização (círculos nos nós) indica os possíveis pontos onde possam ter existido ancestrais marinhas ou de água doce, sugerindo que o ancestral das espécies vivíparas era de água doce. Essa observação, associada à informação da topologia de que grupos basais são Neotropicais (Gênero n. B sp. n. 1 e clado com

Scleroductus sp. n. 1 e *Gyrodactylus* spp.) reforça a hipótese de que o grupo possa ter origem no ambiente continental Neotropical.

Agradecimentos

Aos curadores dos museus e colaboradores pelo empréstimo de espécimes: Delane C. Kritsky (Idaho State University, USA); Alistair M. Dove (Aquário do Museu de Stony Brook, New York, USA); F. Moraveck (IPCR - Institute of Parasitology, Academy of Science of the Czech Republic), a Cláudio Luis Muniz (CHIOC – Coleção Helminológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz); Augusto Loureiro Henriques (INPA – Coleção Parasitológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia); a Fernando Marques (MZUSP – Coleção Parasitológica do Museu de Zoologia da USP); e Eric P. Hoberg (USNPC – United States National Parasite Collection). A Marcus Vinicius Domingues (IB, USP), Marcio R. Pie e Guilherme Schnell e Schüllli (LEMPE, UFPR) por auxiliarem nas análises. A Sérgio Agostinho e Elineide Marques e todo seu pessoal (NEAMBI-UFT), Joaber Pereira Jr. (FURG), Marlus B. Silva e Raphael Orélis (LEMPE, UFPR), Maria Antonia e Érico (UFPR) por auxiliarem na coleta de material. Ao CNPq e Fundação Araucária por financiarem o projeto e ao CNPQ por bolsa cedida a RTV.

Literatura Citada

- Albert, J. S. e Campos-da-Paz, R. 1998. *Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnosis of 58 clades: A review of available data*. In: Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Eds. Malabarba, LR; Reis, RE; Vari, RP; Lucena, ZMS; Lucena, CAS. Porto Alegre: EDIPUCRS. 419-446p.
- Bakke, T. A., P. D. Harris, e J. Cable. 2002. Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans. *International Journal for Parasitology* 32: 281-308.
- Barker, F. K. e Lutzoni, F. M. 2002. The utility of the Incongruence Length Difference test. *Systematic Biology* 51: 625-637.
- Baugh, S. C. 1957. On the morphology of *Neogyrodactylus indicus* n. g., n. sp., a viviparous monogenetic Trematode (Fam. Gyrodactylidae) from *Argulus indicus* Weber. *Parasitology* 47: 40-45.
- Berg, L. S. 1958. *System de Rezenten und Fossilen Fischaratigen und Fische*. Berlin: Veb. Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- Boeger, W. A. e D. C. Kritsky . 2003. Parasites, fossils and geologic history: Historical biogeography of the South American freshwater croakers, *Plagioscion* spp. (Teleostei, Sciaenidae). *Zoologica Scripta* 32: 3-11.
- Boeger, W. A. e D. C. Kritsky. 2001. *Phylogenetic relationships of the Monogenoidea*. In: D. T. J. Littlewood e R. A. Bray, eds. *Interrelationships of the Platyhelminthes*. London: Taylor & Francis. p.92-102.
- Boeger, W. A. e Kritsky, D. C. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowky, 1937 (Platyhelminthes). *Systematic Parasitology* 26: 1-32.
- Boeger, W. A. e Kritsky, D. C. 1997. Coevolution of the Monogenoidea (Platyhelminthes) based on a revised hypothesis of parasite phylogeny. *International Journal for Parasitology* 27: 1495-1511.
- Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogenoidea. 23. Two new species of *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae) from a Cichlid and an Eryhinid fish of Southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 90:694-698.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Belmont-Jegu, E. 1994. Neotropical Monogenoidea. 20 .Two New Species of Oviparous Gyrodactylidea (Polyonchoinea) from Loricariid Catfishes (Siluriformes) in Brazil and the Phylogenetic Status of Ooegyrodactylidae Harris, 1983. *Journal of Helminthology Society Washington* 61: 34-44.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C. e Pie, M. R. 2003. Context of diversification of the viviparous Gyrodactylidae (Platyhelminthes, Monogenoidea). *Zoologica Scripta* 32: 437-448.
- Boeger, W. A., Kritsky, D. C., Pie, M. R. e Engers, K. B. 2005. Mode of transmission, host switching, and scape from the red queen by viviparous Gyrodactylids (Monogenoidea). *Journal of Parasitology* 91: 1000-1005.
- Briggs, J. C. 2005. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. *Journal of Biogeography* 32: 287-294.
- Brooks, D. R. e McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cable, J. e Harris, P. D. 2002. Gyrodactylid development biology: historical review, current status and future trends. *International Journal for Parasitology* 32: 255-280.
- Cable, J.; Oosterhout, C. van; Barson, N. e Harris, P. D. 2005. *Gyrodactylus pictae* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae) from the Trinidadian swamp guppy *Poecilia*

- pcta* Regan, with a discussion on species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 and their poeciliid hosts. *Systematic parasitology* 60: 159-164.
- Cable, J., Harris, P. D., Tinsley, R. C. e Lazarus, C. M. 1999. Phylogenetic analysis of *Gyrodactylus* spp. (Platyhelminthes: Monogenea) using ribosomal DNA sequences. *Canadian journal of Zoology* 77: 1439-1449.
- Cone, D. K. e Odense, P. H. 1988. Light and scanning electron microscope studies of *Fundulotrema prolongis* (Monogenea: Gyrodactylidae) Parasitizing *Fundulos diaphanus* (Cyprinodontidae) in Nova Scotia, Canada, with an emended diagnosis of *Fundulotrema*. *Proceedure of Helminthological Society of Washington*. 55: 224-228.
- Cunningham, C. O., Mo, T. A., Collins, C. M., Bucmann, K., Thiery, R., Blanc, G. e Lautraite, A. 2001. Redescription of *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monogenea: Gyrodactylidae); a species identified by ribosomal RNA sequences. *Systematic Parasitology* 48: 141-150.
- Cunningham, C. W. 1997. Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy? Empirically testing an interative procedure for choosing among phylogenetic methods. *Systematic Biology* 46: 464-478.
- Cunningham, C. O., Aliesky, H. e Collins, C. M.. 2000. Sequence and Secondary structure variation in the *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) Ribosomal RNA gene array. *Journal of Parasitology* 86: 567-576.
- Cunningham, C. O. 1997. Species variation within the internal transcribed spacer (ITS) region of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) ribosomal RNA genes. *Journal of Parasitology* 83: 215-219.
- Darlu, P. e Lecointre, G. 2002. When does the incongruence length difference test fail? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 432-437.
- De Pinna, M. C. C. 1998. *Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes: Historical Overview and Synthesis of Hypotheses*. In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Eds. Malabarba, LR; Reis, RE; Vari, RP; Lucena, ZMS; Lucena, CAS. Porto Alegre: EDIPUCRS. 279-330p.
- Dolphin, K., Belshaw, R., Orme, C. D. L. e Quicke, D. L. J. 2000. Noise and incongruence: interpreting results of the incongruence length difference test. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 401-406.
- Ehlers U. 1995. The basic organization of the Plathelminthes. *Hydrobiologia* 305: 21-26.
- Ernst, I., Whittington, I. D. e Jones, M. K. 2000. Three new species of *Polyclithrum* Rogers, 1967 (Gyrodactylidae: Monogenea) from mugilid fishes from Australia and Brazil, with a redescription of *P. mugilini* Rogers, 1967. *Systematic Parasitology* 45: 61-73.
- Faith, D. P. e Cranston, P. S. 1991. Could a cladograma this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. e Bult, C. 1995a. Testing significance of Incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. e Bult, C. 1995b. Constructing a significance test of Incongruence. *Systematic Biology* 44: 570-572.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer, Sunderland. 664p.
- Fried, B. e Haseeb, M.A. 1991. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Volume 3. Platyhelminthes: Aspidogastrea, Monogenea, and Digenea. Capítulo 3. Wiley-Liss, Inc.p.141-209.
- Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. (www.zmuc.dk/public/phylogeny).

- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. Ser. 41:95-98.
- Hansen, H., Bachmann, L. e Bakke, T. A.. 2003. Mitochondrial DNA variation of *Gyrodactylus* spp. (Monogenea: Gyrodactylidae) populations infecting Atlantic salmon, grayling, and rainbow trout in Norway and Sweden. International Journal for Parasitology 33: 1471-1478.
- Harris, P. D. 1983. The morphology and life-cycle of the oviparous *Oögyrodactylus farlowellae* gen. et sp. nov. (Monogenea, Gyrodactylidae). Parasitology 87: 405-420.
- Hillis, D. M. e Huelsenbeck, J. P. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis. The Journal of Heredity 83: 189-195.
- Huysse, T. e Malmberg, G. 2004. Molecular and morphological comparisons between *Gyrodactylus ostendicus* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae) on *Pomatoschistus microps* (Krøyer) and *G. harengi* Malmberg, 1957 on *Clupea harengus membras* L. Systematic parasitology 58: 105-113.
- Huysse, T. e Volckaert, F. A. 2005. Comparing Host and parasites phylogenies: *Gyrodactylus* flatworms jumping from goby to goby. Systematic Biology 54: 710-718.
- Huysse, T., Malmberg, G. e Volckaert, F. A. 2004. Four new species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea, Gyrodactylidae) on Gobiid fishes: combined DNA and morphological analyses. Systematic Parasitology 59: 103-120.
- Huysse, T.; Pampoulie, C.; Audenaert, V. e Volckaert, F. A. M. 2006. First report of *gyrodactylus* spp. (Platyhelminthes: Monogenea) in the Western Mediterranean sea: Molecular and morphological descriptions. Journal of Parasitology 92: 682-690.
- Hyman, L. H. 1951. *The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela*. The acoelomate Bilateria. McGraw-Hill.550p.
- Källersjö, M., Proschwitz, T. v., Lundberg, S., Eldeñas, P. e Erséus, C. 2005. Evaluation of ITS rDNA as a complement to mitochondrial gene sequences for phylogenetic studies in freshwater mussels: an example using Unionidae from north-western Europe. Zoologica Scripta 34: 415-424.
- Kearn, G. C. 1993. A new species of the genus *Enoplocotyle* (Platyhelminthes: Monogenea) parasitic on the skin of the moray eel *Gymnothorax kidako* in Japan, with observations on hatching and oncomiracidium. Journal of Zoology 229: 533-544.
- Kimura, M. 1980. A simple model for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J. Mol. Evol. 16:111-120.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humpries, C. J. e Williams, D. M. 1998. *Cladistics – The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd Ed. Oxford. 228p.
- Kornet, D. J. e Turner, H., 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. Systematic Biology 48: 365-379.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A. 2003. *Phylogeny of the Gyrodactylidae and the phylogenetic status of Gyrodactylus Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenoidea)*. In: Combes C, Jourdane J, editors. Taxonomie, écologie et évolution es métazoaires parasites. Taxonomy. ecology and evolution of metazoan parasites. (Livre hommage à Louis Euzet). Tome II. Perpignan: p 37-58.
- Kritsky, D. C. e Boeger, W. A.. 1991. Neotropical Monogenea, 16. New Species of Oviparous Gyrodactylidae with Proposal of *Nothogyrodactylus* gen. n. (Oogyrodactylidae). Journal of Helminthology 58:7-15.

- Kritsky, D. C. e Stockwell, C. A. 2005. New species of *Gyrodactylus* (Monogeneoidea, Gyrodactylidae) from the white sands pupfish, *Cyprinodon tularosa*, in New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 312-317.
- Kritsky, D. C. e Thatcher, V. E. 1977. *Phanerothecium* gen. nov. and *Fundulotrema* gen. nov. Two new genera of viviparous Monogeneoidea (Gyrodactylidae), with a description of *P. caballeroi* sp. nov. and key to the subfamilies and genera of the family. *Publicaciones Especiales* (4): Excerta Parasitologica en memoria del doctor Eduardo Caballero y Caballero 4: 53-60.
- Kritsky, D. C., Boeger, W. A. e Popazoglo, F. 1995. Neotropical Monogeneoidea. 22. variation in *Scleroductus* species (Gyrodactylidea, Gyrodactylidae) from Siluriformes fishes of Southeastern Brazil. *Journal of Helminthology Society Washington* 62: 53-56.
- Kritsky, D. C., Leiby, P. D. e Kayton, R. J. 1978. A rapid stain technique for the haptor bars of *Gyrodactylus* species (Monogenea). *The Journal of Parasitology* 64: 172-174.
- Kritsky, D. C., Vianna, R. T. e Boeger, W. A. 2007. Neotropical Monogeneoidea. 50. Oviparous gyrodactylids from loricariid and pimelodid catfishes in Brazil, with the proposal of *Phanerothecioides* n. g., *Onychogyrodactylus* n. g. and *Aglaiogyrodactylus* n. g. (Polyonchoinea: Gyrodactylidea). *Systematic Parasitology* 87: 1-34.
- Lundberg, J. G. 1993. *African-South American freshwater fish clades and Continental drift: Problems with a paradigm*, In: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University, Dexter. 156-199p.
- Luus-Powell, W. J., Mashego, S. N. e Khalil, L. F. 2003. *Mormyrogyrodactylus gemini* gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae), a new gyrodactylid from *Macusenius macrolepidotus* (Mormyridae) from South Africa. *Folia Parasitologica* 50: 49-55.
- Maddison, W. P. e Maddison, D. R. 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*. V.3. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Malmberg G. 1990. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea. *Systematic Parasitology* 17: 1-65.
- Malmberg, G. 1964. Taxonomical and Ecological Problems in *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). In: Ergens, R. & Ryssavý, L. (Eds) *Parasite worms and aquatic condition*. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences. p.205-226.
- Malmberg, G. 1970. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Arkiv för Zoologi* 23: 1-235.
- Malmberg, G. 1998. On the evolution within the family Gyrodactylidae (Monogenea). *International Journal for Parasitology* 28: 1625-1635.
- Matejusová, I., Gelnar, M., McBeath, A. J. A., Collins, C. M. e Cunningham, C.O. 2001. Molecular markers for gyrodactylids (Gyrodactylidae: Monogenea) from five fish families (Teleostei). *International Journal for Parasitology* 31: 738-745.
- Matejusová, I., Gelnar, M., Verneau, O., Cunningham, C.O. e Littlewood, D. T. J. 2003. Molecular phylogenetic analysis of the genus *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) inferred from rDNA ITS region: subgenera versus species groups. *Parasitology* 127: 603-611.
- Meinilä, M., Kuusela, J., Zietara, M. e Lumme, J. 2002. Brief report Primers for amplifying ~820 bp of highly polymorphic mitochondrial COI gene of *Gyrodactylus salaris*. *Hereditas* 137: 72-74.

- Moy, T. I. e Silver, P. A. 1999. Nuclear export of the small ribosomal subunit requires the Ran-GTPase cycle and certain nucleoporins. *Genes and Development* 13: 2118-2133.
- Nixon, K. C. e Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Olson, P. D. e Littlewood, D. T. J. 2002. Phylogenetics of the Monogenea - evidence from a medley of molecules. *International Journal of Parasitology* 32: 233-244.
- Page, R. 2001. NDE (NEXUS Data Editor For Windows) ver. 0.5.0. Published by the author, Glasgow, United Kingdom.
- Page, R. D. 2001. TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Compleat. Appl. Biosci.* 12: 357-358.
- Page, R. D. M. e Holmes, E. C. 2004. *Molecular evolution: a phylogenetic approach*. Blackwell Science, 346p.
- Peres-Neto, P. R. e Marques, F. 2000. When are random data not random, or is the PTP test useful? *Cladistics* 16: 420-424.
- Pie, M. R., Engers, K. B. e Boeger, W. A. 2006. Density-dependent topographical specialization in *Gyrodactylus anisopharynx* (Monogeneoidea, Gyrodactylidae): boosting transmission or evading competition. *Journal of Parasitology* 92: 459-463.
- Posada, D. e Crandall, K. A 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Ramírez, M. J. 2006. Further problems with the incongruence length difference test: "hypercongruence" effect and multiple comparisons. *Cladistics* 22:289-295.
- Reis, R. 1998. *Systematic, biogeography, and the fossil record of the Callichthyidae: A review of the available data*. In: Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Eds. Malabarba, LR; Reis, RE; Vari, RP; Lucena, ZMS; Lucena, CAS. Porto Alegre: EDIPUCRS. 279-330p.
- Rogers, W. A. 1969. *Swingleus Polyclithroides* Gen. et sp. n. (Monogenea:Gyrodactylidae) from *Fundulus Grandis* Baird and Girard. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 16: 22-25.
- Ronquist, F. e Huelsenbeck, J. P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Schneider, H. 2003. *Métodos de análise filogenética: um guia prático*. 2a Ed. Holos, Soc. Bras. de Genética, Ribeirão Preto. 114p.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice os statistics in biological research*. 3rd Ed. W.H. Freeman & Company, New York. 850p.
- Staden R, Beal KF, Bonfield JK. 1992-2002. <http://staden.sourceforge.net/>.
- Swofford, D. L. 2001. *Phylogentic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA [em CD].
- Thompson, J. D., Higgins, D. G. e Gibson, T. J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
- Vari, R. P. e Malabarba, L. R. 1998. *Neotropical ichthyology: An overview*. In: Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Eds. Malabarba, LR; Reis, RE; Vari, RP; Lucena, ZMS; Lucena, CAS. Porto Alegre: EDIPUCRS. 1-12 p.
- Vianna, R. T, Boeger, W. A e Silva-Souza, A. T. no prelo b. Neotropical Monogeneoidea. 51. *Diechodactylus joaberi* n. gen., n. sp. from the banded knifefish ("Tuvira"), *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Gymnotiformes), from Southeast Brazil. *Systematic Parasitology*.

- Vianna, R. T, Boeger, W. A. e Dove, A. D. M. no prelo a. Neotropical Monogenoidea. 50. *Scutalatus magniancoratus* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae) from the South-American electric eel, *Electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), and redescription of *Mormyrogyrodactylus gemini* from the African buldog, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes). Acta Zoologica.
- Weider, L. J., Elser, J. J., Crease, T. J., Mateos, M., Ctner, J. B. e Markow, T. A. 2005. The functional significance of ribosomal (r)DNA variation: impacts on the evolutionary ecology of organisms. Annu. Ver. Ecol. Evol. Syst. 36: 219-242.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics, the principles and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York. 439p.
- Williams, E. H. e Rogers, W. A. 1971. Two new species of *Gyrodactylus* (Trematoda: Monogenea) and a redescription and new host record for *G. prolongis* Hargis, 1955. The Journal of Parasitology 57: 845-847.
- Xia, X., e Xie. Z., 2001 DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. Journal of Heredity 92: 371-373.
- Zietara, M. S. e Lumme, J. 2004. Comparison of molecular phylogeny and morphological systematics in fish parasite genus *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea, Gyrodactylidae). Zoologica Poloniae 49: 5-28.
- Zietara, M. S., Huyse, T., Lumme, J. e Volckaert, F. A. 2002. Deep divergence among subgenera of *Gyrodactylus* inferred from rDNA ITS region. Parasitology 124: 39-52.

Tabela 1. Espécimes estudados e incluídos na análise. IPCR – Institute of Parasitology, Academy of Science of the Czech Republic (República Tcheca); CHIOC – Coleção Helmintológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz; INPA – Coleção Parasitológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia; MZUSP – Coleção Parasitológica do Museu de Zoologia da USP; USNPC – United States National Parasite Collection.

Espécie	Números de controle de Museus	Número de exemplares
<i>Aglaiogyrodactylus calamus</i>	INPA 483a-s	19
<i>Aglaiogyrodactylus coneii</i>	INPA 479a-c	03
<i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i>	INPA 481a-u	21
<i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	INPA 470a-r	18
<i>Aglaiogyrodactylus forficuloides</i>	INPA 485a-l	12
<i>Aglaiogyrodactylus guttus</i>	INPA 475a-f	06
<i>Aglaiogyrodactylus pedunculatus</i>	INPA 473a-aa	27
<i>Aglaiogyrodactylus salebrosus</i>	INPA 477a-d	04
Gênero n. A sp. n. 1	MZUSP 6352, 6353a-c, INPA 497a-d, USNPC 98771, 98772	10
Gênero n. B sp. n. 1	Capítulo IV– neste trabalho	12
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1	Capítulo II– neste trabalho	06
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 3	Capítulo II– neste trabalho	03
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 4	Capítulo II– neste trabalho	18
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 5	Capítulo III– neste trabalho	07
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6	Capítulo III– neste trabalho	07
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 11	Capítulo VI– neste trabalho	09
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 12	Capítulo VI– neste trabalho	12
<i>Mormyrogyrodactylus gemini</i>	IPCR M348	03
<i>Onychogyrodactylus hydaticus</i>	INPA 468a-k	11
<i>Onychogyrodactylus sudis</i>	INPA 466a-p	16
<i>Phanerothecioides agostinhoi</i>	INPA 464a-q	17
<i>Phanerothecium deiropedeum</i>	INPA 462a-p	16
<i>Phanerothecium spinatoides</i>	INPA 397a-g	07
<i>Phanerothecium spinulatum</i>	INPA 449a-q	17
<i>Polyclithrum boegeri</i>	CHIOC 33988b	01
<i>Polyclithrum</i> sp. n. 1	Capítulo VI– neste trabalho	13
<i>Polyclithrum</i> sp. n. 2	Capítulo VI– neste trabalho	14
<i>Scleroductus</i> sp. de <i>Glanidium melanopterum</i>	CHIOC 33147c, 33147d, 33148b, 33148c, 33154d	05
<i>Scleroductus</i> sp. de <i>Parauchenipterus striatulus</i>	CHIOC 33146, 33153	02
<i>Scleroductus</i> sp. de <i>Pimelodella</i> sp.	CHIOC 33145a, 33145c, 33152a, 33152b, 33156a	05
<i>Scleroductus</i> sp. de <i>Rhamdia quelen</i>	CHIOC 33150e, 33150i, 33151b, 33151c	04

Tabela 2. Matriz de caracteres utilizada na reconstrução das relações filogenéticas de Gyrodactylidae. 1-30 = caracteres; “?” caracteres desconhecidos; “-“ caracteres não aplicados; (*) grupo externo. A. = *Aglaiogyrodactylus*; H. = *Hyperopletes*; N. = *Nothogyrodactylus*; O. = *Onchogyrodactylus*; Ph. = *Phanerothecioides*; P. = *Phanerothecium*.

Táxons	Caracteres		
	1	1111111112	2222222333
	1234567890	1234567890	12345678901
01. <i>Enoplocotyle*</i>	0010000000	01-----00-	00000000?-0
02. <i>Udonella*</i>	0002--1-00	01-----000	0---0000 -0
03. <i>Anoplodiscus*</i>	0000-00000	1-----0000	---0001 --0
04. <i>Acanthoplacatus</i>	1101211-23	0010011001	00100000-0
05. <i>A. forficulatus</i>	0011100010	0010000000	00100001011
06. <i>A. ctenistus</i>	0011100010	0010000000	00110001011
07. <i>A. coneii</i>	0011100010	0010001000	00100001011
08. <i>A. forficuloides</i>	0011100010	0010000000	00100001011
09. <i>A. pedunculatus</i>	0011100010	0010000000	00100001011
10. <i>A. salebrosus</i>	0011100010	0010000000	00100001011
11. <i>A. guttus</i>	0010100010	0010000000	00100001011
12. <i>A. calamus</i>	0010100010	0010000000	00100001011
13. <i>Anacanthocotyle</i>	1111211-23	01---2----	00101000--0
14. <i>Archigyrodactylus</i>	1111211-23	001002----	1010?000--0
15. <i>Accessorius</i>	1111211-23	0010001000	00200-00--1
16. <i>Fundulotrema</i>	1111211-23	1010001210	00200000--1
17. Gênero et sp. n. A	1111211-23	0021101200	00300000--1
18. Gênero et sp. n. B	1111211-23	0021101101	00501100--1
19. <i>Gyrdicotylus</i>	1111211-23	000002----	00600000--0
20. <i>Gyrodactyloides</i>	1111211-23	0000012100	0030?110--0
21. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.1	1111211-23	0010001000	00100000--1
22. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.3	1111211-23	0010000000	00100000--1
23. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.4	1111211-23	0010000000	00100000--1
24. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.5	1111211-23	0010000000	00100000--1
25. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.6	1111211-23	0010001000	00100000--1
26. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.11	1111211-23	0010001000	00100100--1
27. <i>Gyrodactylus</i> sp.n.12	1111211-23	0010000000	00100000--1
28. <i>G. anisopharynx</i>	1111211-23	0010001000	00100000--1
29. <i>G. superbus</i>	1111211-23	0010001000	00100000--1
30. <i>H. malmbergi</i>	0011111-12	0010000000	001000000-1
31. <i>Isancistrum</i>	11?1211-23	01---2----	00101000--0
32. <i>Laminiscus</i>	1111211-23	0000010000	1030?000--0
33. <i>Macrogyrodactylus</i>	1111211-23	0010002320	00400100--1
34. <i>Mormyrogyrodactylus</i>	1111211-23	2021001211	00100110--1
35. <i>N. clavatus</i>	0011000010	0010000000	00110000001
36. <i>N. amazonicus</i>	0011000011	0010000000	00100000001
37. <i>N. plaesiophallus</i>	0011000010	0010000000	00110000001
38. <i>O. sudis</i>	0011100111	0010000000	00100000001
39. <i>O. hydaticus</i>	0011100110	0010000000	00100000001
40. <i>Oogyrodactylus</i>	0011101-12	0010000000	001000000-1
41. <i>Paragyrodactylus</i>	1111211-23	0010001000	00100100--1
42. <i>Ph. agostinhoi</i>	0011101-12	000002----	001000000-0
43. <i>P. caballeroi</i>	0010111-11	0010000000	001100001-1
44. <i>P. deiropedeum</i>	0011101-11	0010000000	001000001-1
45. <i>P. harrisi</i>	0011101-11	0010000000	001100001-1
46. <i>P. spinatus</i>	0011111-11	0010000000	001100001-1
47. <i>P. spinatoides</i>	0011111011	0010000000	001100001-1
48. <i>P. spinulatum</i>	0011111-11	0010000000	001100001-1
49. <i>Polyclithrum boegeri</i>	1111211-23	0001002320	01300110--1
50. <i>Polyclithrum</i> sp.n.1	1111211-23	0001002321	01300110--1
51. <i>Polyclithrum</i> sp.n.2	1111211-23	0001002320	01300110--1
52. <i>Scleroductus</i> sp.n.1	1111211-23	0010000100	00100000--1
53. <i>Swingleus</i>	1111211-23	1011011210	01200100--0

Tabela 3 – Sequências utilizadas na análise, número de acesso no Genbank (NGB) e número de pares de bases por região do ITS e total. Sequências produzidas nesse estudo (*). Grupo-externo (**). A – Ambientes: D – água doce, E – estuarino, M- marinho; RB – região geográfica: AS - América do Sul, AC – A. Central, AN – A. do Norte, AFR – África, EUR – Europa, AUS – Austrália, ASI – Ásia, ATN –Atlântico Norte; TO – Total original; TC – total com corte dos pares de bases excedentes.

Espécies	NGB	A	R	ITS1	5.8S	ITS2	TO	TC
Espécies Ovíparas								
<i>Udonella</i> sp.**	*	M	AS	762	172	433	1367	678
G702	*	D	AS	297	153	276	726	696
<i>Aglaiogyrodactylus calamus</i> 1	*	D	AS	263	155	256	674	674
<i>Aglaiogyrodactylus calamus</i> 2	*	D	AS	267	155	262	684	679
<i>Aglaiogyrodactylus calamus</i> 3	*	D	AS	237	155	262	654	651
<i>Aglaiogyrodactylus coneii</i>	*	D	AS	315	155	233	703	689
<i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i> 1	*	D	AS	316	155	262	733	715
<i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i> 2	*	D	AS	304	155	257	716	715
<i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i> 3	*	D	AS	304	155	258	717	715
<i>Aglaiogyrodactylus ctenistus</i> 4	*	D	AS	302	155	266	723	716
<i>Aglaiogyrodactylus forficulatus</i>	*	D	AS	291	155	181	627	624
<i>Onychogyrodactylus</i> sp.	*	D	AS	297	155	263	715	698
<i>Phanerothecioides</i> sp.	*	D	AS	301	155	278	734	732
<i>Phanerothecium harrisi</i>	*	D	AS	284	155	89	528	514
<i>Phanerothecium</i> sp. 1	*	D	AS	314	155	194	663	649
<i>Phanerothecium</i> sp. 2	*	D	AS	302	155	234	691	690
<i>Phanerothecium</i> sp. 3	*	D	AS	299	155	263	717	716
<i>Phanerothecium</i> sp. 4	*	D	AS	313	155	268	736	719
<i>Phanerothecium</i> sp. 5	*	D	AS	303	155	280	738	719
<i>Phanerothecium spinulatum</i>	*	D	AS	296	155	264	715	715
Espécies Vivíparas								
<i>Acanthoplacatus</i> sp.	AF465784	M	AUS	430	161	418	1009	699
<i>Fundulotrema stableri</i>	AY099505	D	AN	-	85	425	510	347
Gênero n. B sp. n. 1	*	D	AS	302	157	346	805	697
<i>Gyrdicotylus gallieni</i>	AJ001843	D	AFR	388	157	392	937	744
<i>Gyrodactyloides bychowskii</i>	AJ249348	M	ATN	421	158	362	941	699
<i>Gyrodactylus anguillae</i> AN	AB063291	M	AUS	702	157	425	1284	719
<i>Gyrodactylus anguillae</i> EUR	AB063294	M	EUR	702	157	425	1284	719
<i>Gyrodactylus anisopharynx</i>	*	D	AS	459	157	247	863	700
<i>Gyrodactylus arcuatus</i>	AY338442	D, E, M	EUR	409	157	374	940	702
<i>Gyrodactylus branchialis</i>	AY338430	M	EUR	382	157	376	915	701
<i>Gyrodactylus bullatarudis</i>	AJ011410	D	AC	466	156	429	1051	718
<i>Gyrodactylus cf micropsi</i>	AJ427221	M	EUR	649	157	382	1188	707
<i>Gyrodactylus corydora</i> 1	*	D	AS	447	157	538	1142	725
<i>Gyrodactylus corydora</i> 2	*	D	AS	423	157	534	1114	727
<i>Gyrodactylus corydora</i> 3	*	D	AS	447	157	540	1144	731
<i>Gyrodactylus eucaliae</i>	*	D	AN	348	157	350	855	721
<i>Gyrodactylus gasterostei</i>	AJ001841	D	EUR	658	156	448	1262	725
<i>Gyrodactylus hoffmani</i>	*	D	AN	399	157	328	884	724
<i>Gyrodactylus kobayashii</i>	AF484534	D	EUR	651	157	417	1225	735
<i>Gyrodactylus niponnensis</i>	AB063295	M	ASI	387	157	416	960	699
<i>Gyrodactylus ostendicus</i>	AY338441	M	EUR	384	157	376	917	702
<i>Gyrodactylus pictae</i>	AY692023	D	AC	493	157	369	1019	709
<i>Gyrodactylus poeciliae</i>	AJ001844	D	AS	447	157	390	994	701

Tabela 3 – Continuação

Espécies	NGB	<i>A</i>	<i>R</i>	ITS1	5.8S	ITS2	TO	TC
Espécies Vivíparas								
<i>Gyrodactylus pungitii</i>	AF484543	D, E	EUR	659	157	419	1235	733
<i>Gyrodactylus rarus</i>	AY061976	E, M	EUR	404	157	393	954	721
<i>Gyrodactylus salaris</i>	AF484544	D, E, M	EUR	655	157	427	1239	731
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 1	*	D	AS	361	157	357	875	696
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 2	*	D	AS	351	157	352	860	694
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 6	*	D	AS	478	163	482	1123	742
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 9	*	D	AS	43	160	293	496	470
<i>Gyrodactylus</i> sp. n. 14	*	D	AS	252	157	227	636	636
<i>Gyrodactylus superbus</i>	*	D	AS	412	157	518	1087	720
<i>Gyrodactylus truttae</i>	AJ132260	D	EUR	703	157	470	1330	734
<i>Gyrodactylus turnbulli</i>	AJ001846	D	AS	495	157	370	1022	711
<i>Macrogyrodactylus polypteri</i>	AJ567672	D	AFR	407	159	259	825	697
<i>Scleroductus</i> sp. n. 1	*	D	AS	487	158	163	808	636

Tabela 4. Distribuição dos caracteres nos clados e táxons terminais. N = número relativo às transformações acima do ramo na Figura 1; Índices e mudanças de estados obtidos da análise no PAUP*; “=” transformação não ambígua do caráter; “-” caráter com transformação ambígua; IC = índice de consistência de cada caráter.

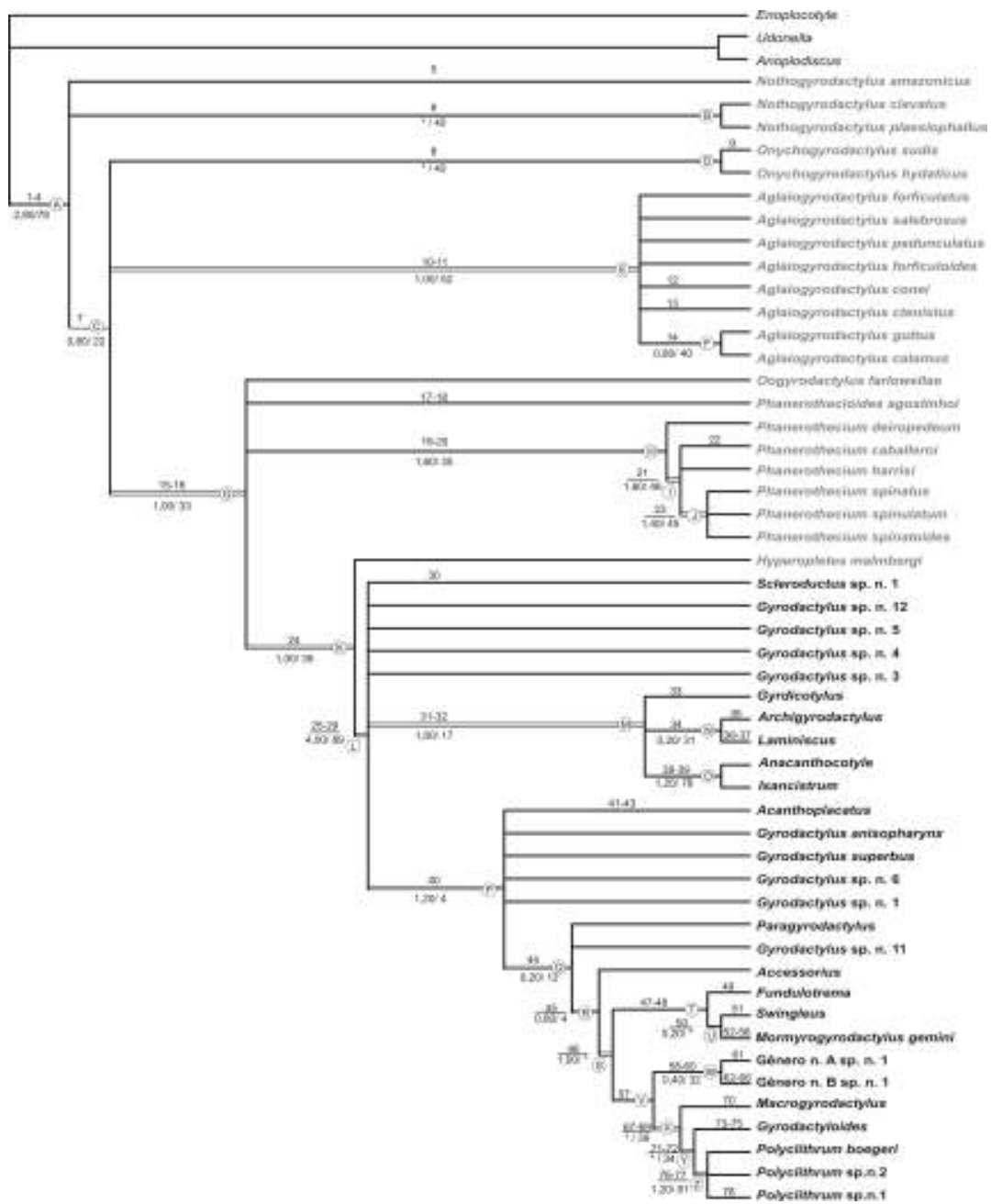
Sinapomorfias	N	Caráter	Passos	IC	Transformação
Clado A	1	4	1	0,50	0 = 1
	2	9	1	1,00	0 = 1
	3	12	1	0,50	1 = 0
	4	23	1	0,75	0 - 1
<i>N. amazonicus</i>	5	10	1	0,60	0 = 1
Clado B	6	24	1	0,33	0 = 1
Clado C	7	5	1	1,00	0 = 1
Clado D	8	8	1	1,00	0 = 1
<i>O. sudis</i>	9	10	1	0,60	0 = 1
Clado E	10	28	1	1,00	0 = 1
	11	30	1	1,00	0 = 1
<i>A. coneii</i>	12	17	1	0,50	0 = 1
<i>A. ctenistus</i>	13	24	1	0,33	0 = 1
Clado F	14	4	1	0,50	1 = 0
Clado G	15	7	1	0,50	0 = 1
	16	10	1	0,60	0 = 2
<i>P. agostinhoi</i>	17	13	1	0,33	1 = 0
	18	16	1	0,40	0 = 2
Clado H	19	10	1	0,60	2 = 1
	20	29	1	0,50	0 = 1
Clado I	21	24	1	0,33	0 = 1
<i>P. caballeroi</i>	22	4	1	0,50	1 = 0
Clado J	23	6	1	0,50	0 = 1
Clado K	24	6	1	0,50	0 = 1
Clado L	25	1	1	1,00	0 = 1
	26	2	1	1,00	0 = 1
	27	5	1	1,00	1 = 2
	28	9	1	1,00	1 = 2
	29	10	1	0,60	2 = 3
<i>Scleroductus</i> sp. n. 1	30	18	1	0,60	0 = 1
Clado M	31	13	1	0,33	1 - 0
	32	16	1	0,40	0 = 2
<i>Gyrdicotylus</i>	33	23	1	0,75	1 = 6
Clado N	34	21	1	1,00	0 = 1
<i>Archigyrodactylus</i>	35	13	1	0,33	0 - 1
<i>Laminiscus</i>	36	16	1	0,40	2 = 1
	37	23	1	0,75	1 = 3
Clado O	38	12	1	0,50	0 = 1
	39	25	1	0,50	0 = 1
Clado P	40	17	1	0,50	0 = 1
<i>Acanthoplacatus</i>	41	3	1	0,50	1 = 0
	42	16	1	0,40	0 = 1
	43	20	1	0,25	0 = 1
Clado Q	44	26	1	0,33	0 = 1
Clado R	45	23	1	0,75	1 = 2
Clado S	46	18	1	0,60	0 = 2
Clado T	47	11	1	1,00	0 = 1
	48	19	1	0,67	0 = 1
<i>Fundulotrema</i>	49	26	1	0,33	1 = 0
Clado U	50	14	1	0,33	0 = 1

Continuação da Tabela 4.

Sinapomorfias	N	Caráter	Passos	IC	Transformação
<i>Swingleus</i>	51	22	1	0,50	0 = 1
<i>Mormyrogyrodactylus</i>	52	11	1	1,00	1 = 2
	53	13	1	0,33	1 = 2
	54	20	1	0,25	0 = 1
	55	23	1	0,75	2 = 1
	56	27	1	0,50	0 = 1
Clado V	57	23	1	0,75	2 = 3
Clado W	58	13	1	0,33	1 = 2
	59	14	1	0,33	0 = 1
	60	15	1	1,00	0 = 1
Gênero n. A sp. n. 1	61	26	1	0,33	1 = 0
Gênero n. B sp. n. 1	62	17	1	0,50	1 = 0
	63	18	1	0,60	2 = 1
	64	20	1	0,25	0 = 1
	65	23	1	0,75	3 = 5
	66	25	1	0,50	0 = 1
Clado X	67	17	1	0,50	1 = 2
	68	18	1	0,60	2 = 3
	69	19	1	0,67	0 - 2
<i>Macrogyrodactylus</i>	70	23	1	0,75	3 = 4
Clado Y	71	13	1	0,33	1 = 0
	72	27	1	0,50	0 = 1
<i>Gyrodactyloides</i>	73	16	1	0,40	0 = 1
	74	18	1	0,60	3 = 1
	75	19	1	0,67	2 - 0
Clado Z	76	14	1	0,33	0 = 1
	77	22	1	0,50	0 = 1
<i>Polyclithrum</i> sp. n. 1	78	20	1	0,25	0 = 1

Tabela 5 – Taxas de transição (ti) (%), transversão (tv) (%) e a relação ti/tv da diferença pareada de bases das seqüências utilizadas na reconstrução filogenética de espécies Gyrodactylidae, com base no rDNA, ITS1 (parcial), 5.8S e ITS2 (parcial). Total = ITS1 + 5.8S + ITS2.

	ITS1	5.8S	ITS2	Total
ti	27,60	6,31	22,60	56,51
tv	18,40	2,65	17,05	38,10
ti/ tv	0,84	1,21	0,71	0,78



◀Figura 1. Hipótese filogenética de Gyrodactylidae baseada em dados morfológicos, obtida com o programa PAUP* 4.0b10. Nomes de espécies ovíparas em cinza. Letras circuladas representam os cladogramas indicados no texto. Valores acima dos ramos representam as transformações dos caracteres; valores abaixo do ramo indicam os suportes de Bremer (antes da barra) e de Bootstrap (após a barra). Todos os valores de Bootstrap estão representados; */número = ramo sem suporte de Bremer; número/ * = ramo sem suporte de bootstrap. Ramos com linhas duplas representam ramos com suporte no cladograma de consenso estrito. Mudanças evolutivas entre colchetes representam homoplasias e seguidas de um asterisco representam autapomorfias: 1. Órgão copulatório masculino (OCM) muscular; 2. Glândulas de Mehlis conspicua, massiva; 3. Um par de âncoras ventrais; [4, 54]. Dezesesseis ganchos (8 pares), marginais, regularmente distribuídos na margem do háptor; [5, 9, 19]. Vitelária em forma de “h”, sem ramo dextro-anterior; [6, 13, 21]. Quilha na haste do gancho presente; 7. Bolsa do OCM (quando OCM muscular) sacular, com parede fina; 8. Bolsa da peça acessória presente; 10. Divertículo uterino presente; 11. Peça acessória dentro do saco do OCM; [12, 40]. Escudo da barra superficial tipo placa; [14, 22]. OCM esclerotizado; 15. Peça acessória do OCM ausente; 20. Presença de mais de um ovo no útero; 16. Distribuição da vitelária em “U” invertido, ramos anteriores ausentes; [23, 24]. Espinhos do OCM presentes; [17, 31, 71]. Raiz profunda da âncora conspicua; [18, 32]. Barras superficial e profunda ausente; 25. Hiperviviparidade; 26. Protoginia; 27. Bolsa do OCM (quando OCM muscular) bulbosa; 28. Glândulas de Mehlis ausente; 29. Vitelária reduzida ou modificada no tronco posterior; [30, 63, 74]. Esclerito R1 ligado à barra superficial; 33*. Ganchos distribuídos em oito pares laterais às ventosas; [39, 66]. Cecos intestinais confluentes no tronco posterior; 38. Âncoras ausentes; 34. Esclerito tipo placa (não associado com a barra superficial) presente; 35. Raiz profunda da âncora tipo botão, inconspicua; [36, 42, 73]. Barra profunda ausente; [37, 57]. Oito ganchos (4 pares) anteriores, oito (4 pares) na margem posterior do háptor; 41. Sensilo cefálico ausente; [43, 53, 64, 78]. Projeção mediana anterior da barra superficial (PAM) presente; 44. Barra acessória anterior presente; 45. Seis ganchos (3 pares) anteriores, 10 ganchos (5 pares) na região posterior da margem do háptor; 46. Esclerito R1 conectado ao escudo; 47. Barra peduncular esclerotizada; 48. Esclerito R2 conectado ao escudo; [49, 61]. Barra acessória anterior ausente; [50, 59, 76]. Esclerotização na extremidade da âncora (esclerito acessório) presente; [56, 77]. Escleritos tipo costelas presentes no háptor; 51*. Barra peduncular parcialmente esclerotizada (celular); [52, 58]. Raiz profunda alongada; [55, 72]. Barra acessória lateral presente; 60. Quilha da raiz superficial da âncora presente; 62. Escudo da barra superficial ausente; 65*. Dez ganchos (5 pares) anteriores, seis ganchos (3 pares) na margem posterior do háptor; 67. Escudo da barra superficial tipo fita; 68. Esclerito R1 livre da barra e do escudo; 69. Esclerito R2 livre do escudo; 70*. Dois ganchos (1 par) anteriores, quatorze ganchos (7 pares) na margem anterior; 75. Esclerito R2 ausente.

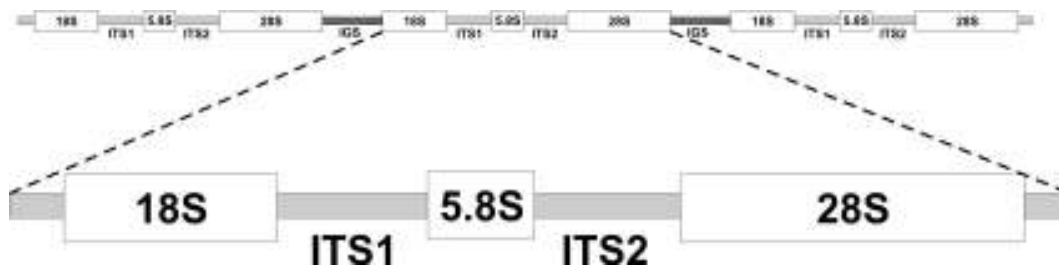


Figura 2 - Esquema das regiões do DNA ribossomal. Parte superior da figura: repetições das regiões no rDNA; IGS (espaçador intergênico ou “intergenic spacer”). Parte inferior da figura: ITS1 e ITS2 (ITS - espaçador interno transcrito ou “internal transcribed spacer”). Genes 18S (sub-unidade menor do DNA ribossomal ou “SSU – small subunit”), 5.8S rDNA e 28S (sub-unidade maior do DNA ribossomal ou “LSU – large subunit”).

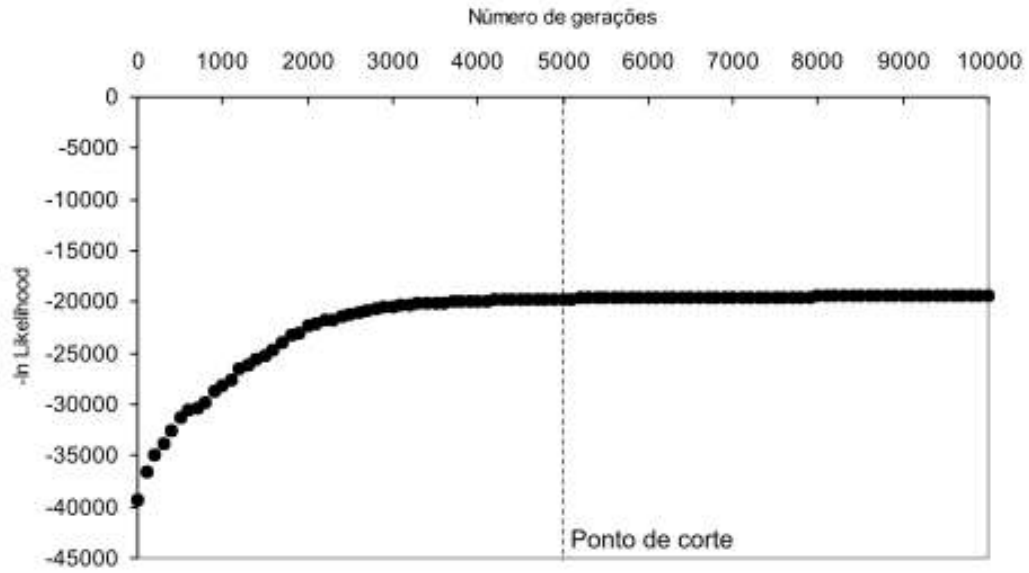


Figura 3 - Gráfico do ponto de corte (BURNIN = 5000 gerações) utilizado na análise de inferência Bayesiana. São evidenciadas 10.000 gerações do total de 1,5 milhões de gerações. Linha pontilhada = ponto de corte.

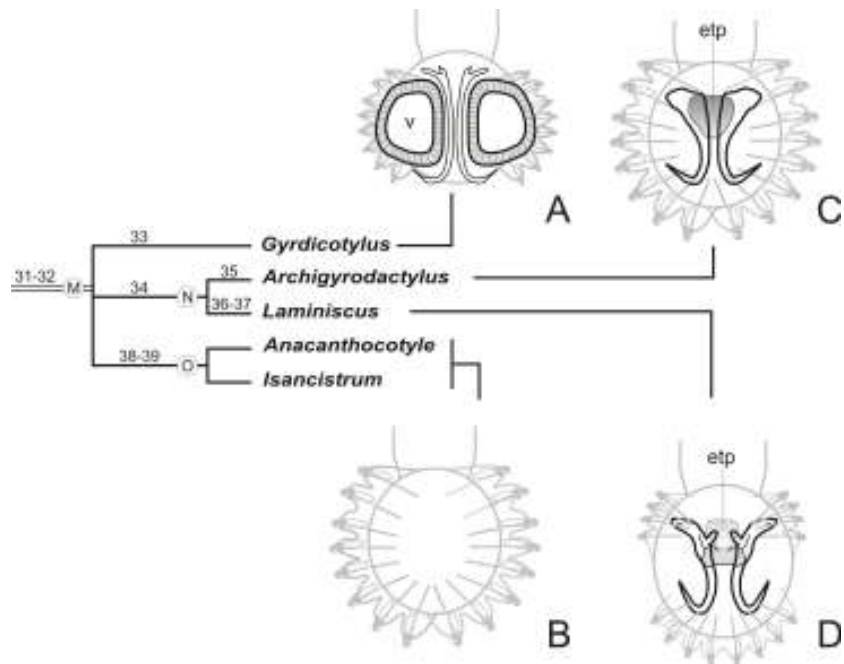
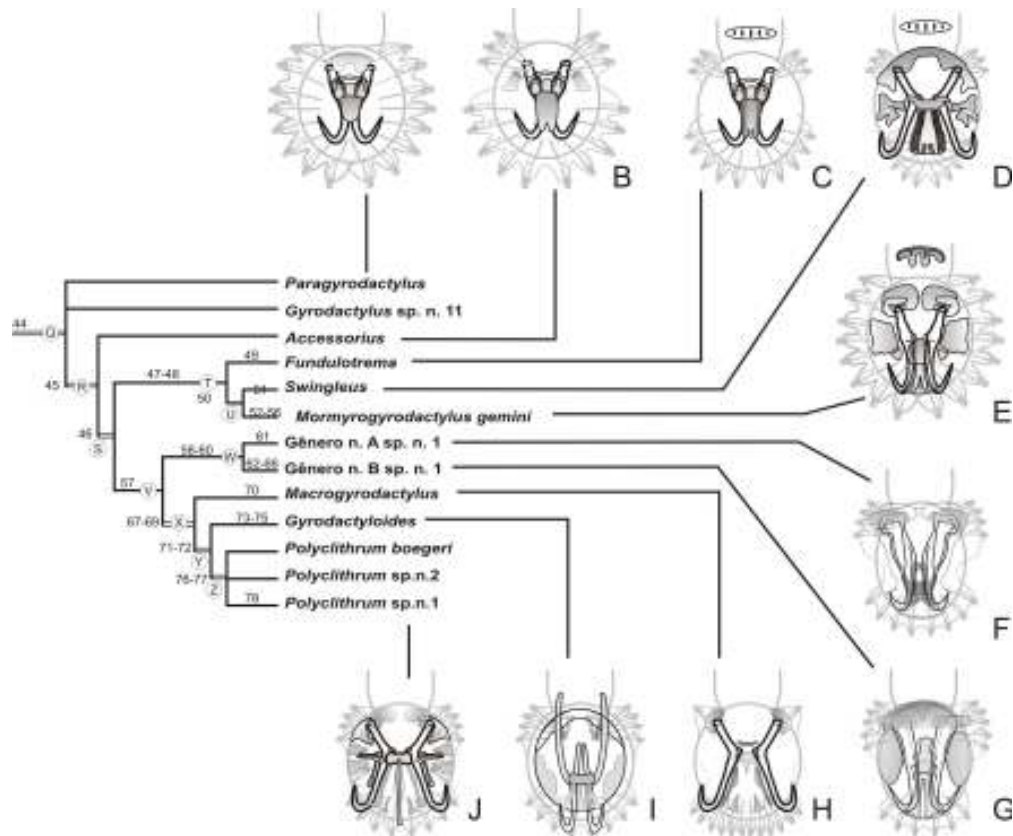
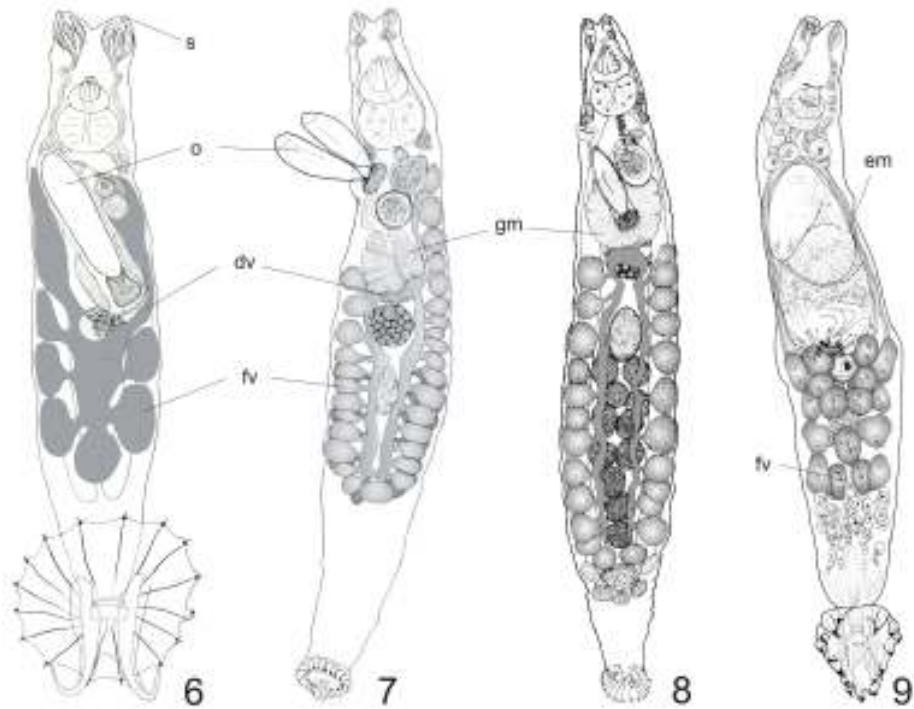


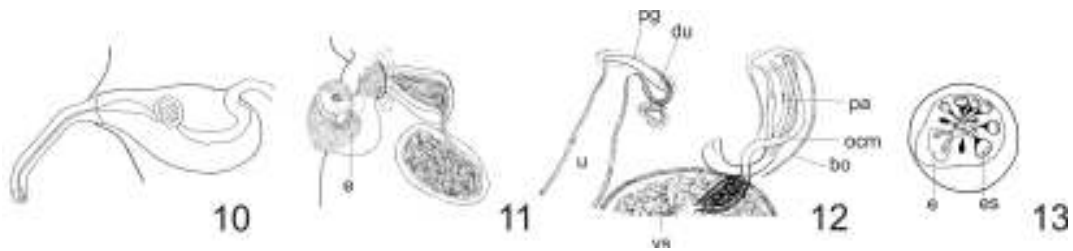
Figura 4. Representações esquemáticas do háptor das espécies que compõem o clado “M”. **A.** *Gyrdicotylus* – v. ventosa. **B.** *Anacanthocotyle* e *Isancistrum*. **C.** *Archigyrodactylus* – etp. esclerito tipo placa. **D.** *Laminiscus* – etp. esclerito tipo placa. Mudanças evolutivas: 31. Raiz profunda da âncora conspícua; 32. Barras superficial e profunda ausente; 33. Ganchos distribuídos em oito pares laterais às ventosas; 34. Esclerito tipo placa (não associado com a barra superficial) presente; 35. Raiz profunda da âncora tipo botão, inconspícua; 36. Barra profunda ausente; 37. Oito ganchos (4 pares) anteriores, oito (4 pares) na margem posterior do háptor; 38. Âncoras ausentes; 39. Cecos intestinais confluentes no tronco posterior.



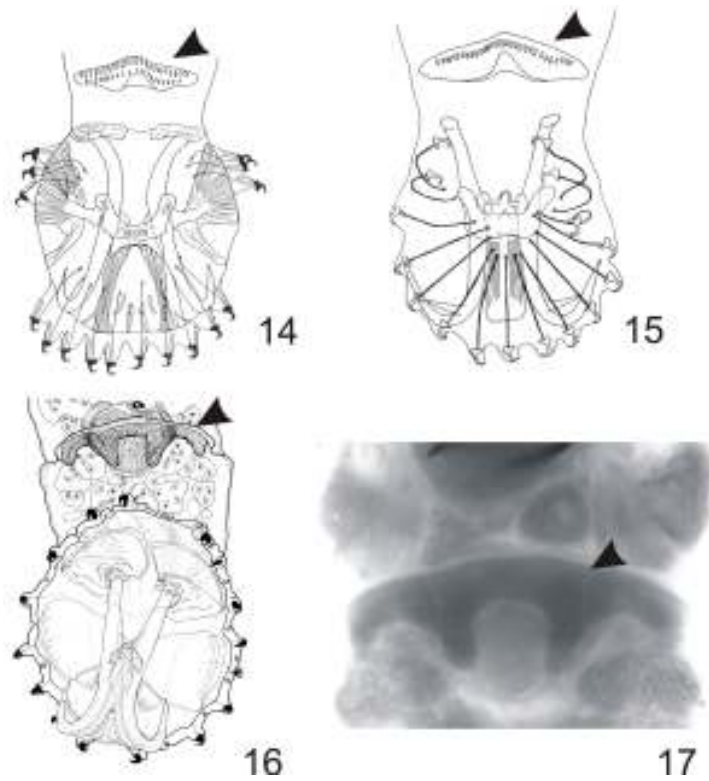
◀Figuras 5. Representação esquemática do háptor das espécies de Gyrodactylidae incluídas no Clado “R”. Os números acima de cada ramo indicam as transformações dos caracteres. **A.** *Paragyrodactylus*; **B.** *Accessorius*; **C.** *Fundulotrema*; **D.** *Swingleus*; **E.** *Mormyroggyrodactylus gemini*; **F.** Gênero n. A sp. n. 1; **G.** Gênero n. B sp. n. 1; **H.** *Macrogyrodactylus*; **I.** *Gyrodactyloides*; **J.** *Polyclithrum* sp. n. 1. Mudanças evolutivas: 44. Barra acessória anterior presente; 45. Seis ganchos (3 pares) anteriores, 10 ganchos (5 pares) na região posterior da margem do háptor; 46. Esclerito R1 conectado ao escudo; 47. Barra peduncular esclerotizada; 48. Esclerito R2 conectado ao escudo; 49, 61. Barra acessória anterior ausente; 50, 59, 76. Esclerotização na extremidade da âncora (esclerito acessório) presente; 51*. Barra peduncular parcialmente esclerotizada (celular); 52, 58. Raiz profunda alongada; 53, 64, 78. Projeção mediana anterior da barra superficial (PAM) presente; 54. Dezesesseis ganchos (8 pares), marginais, regularmente distribuídos na margem do háptor; 55, 72. Barra acessória lateral presente; 56, 77. Escleritos tipo costelas presentes no háptor; 58. Oito ganchos (4 pares) anteriores, oito (4 pares) na margem posterior do háptor; 60. Quilha da raiz superficial da âncora presente; 62. Escudo da barra superficial ausente; 63, 74. Esclerito R1 ligado à barra superficial; 65*. Dez ganchos (5 pares) anteriores, seis ganchos (3 pares) na margem posterior do háptor; 66. Cecos intestinais confluentes no tronco posterior; 67. Escudo da barra superficial tipo fita; 68. Esclerito R1 livre da barra e do escudo; 69. Esclerito R2 livre do escudo; 70*. Dois ganchos (1 par) anteriores, quatorze ganchos (7 pares) na margem anterior; 71. Raiz profunda da âncora conspicua; 73. Barra profunda ausente; 75. Esclerito R2 ausente.



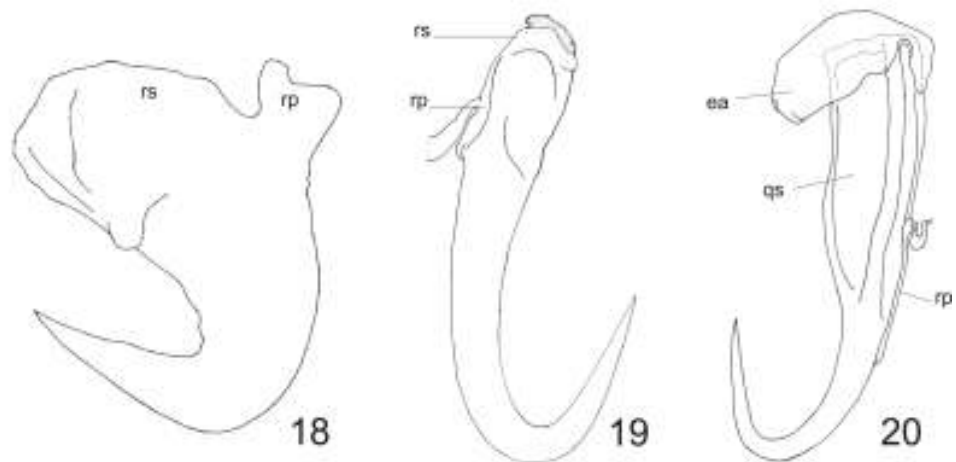
Figuras 6-9. Espécimes representando diferentes estados do caráter tipo de vitelária; 6. *Onychogyrodactylus hydaticus* (vitelária em “H”) – s. sensila; o. ovo; dv. dutos da vitelária; fv. folículo da vitelária. (de Kritsky *et al.*, 2007); 7. *Phanerothecium deiropedeum* (vitelária em “h”, sem ramo dextro-anterior) – gm. Glândula de Mehlis. (de Kritsky *et al.*, 2007); 8. *Phanerothecioides agostinhoi* (vitelária em “U” invertido) (de Kritsky *et al.*, 2007); 9. *Gyrodactylus* sp. n. 7 (vitelária reduzida no tronco posterior) – e. embrião; fv. folículo da vitelária (Vianna, capítulo 2).



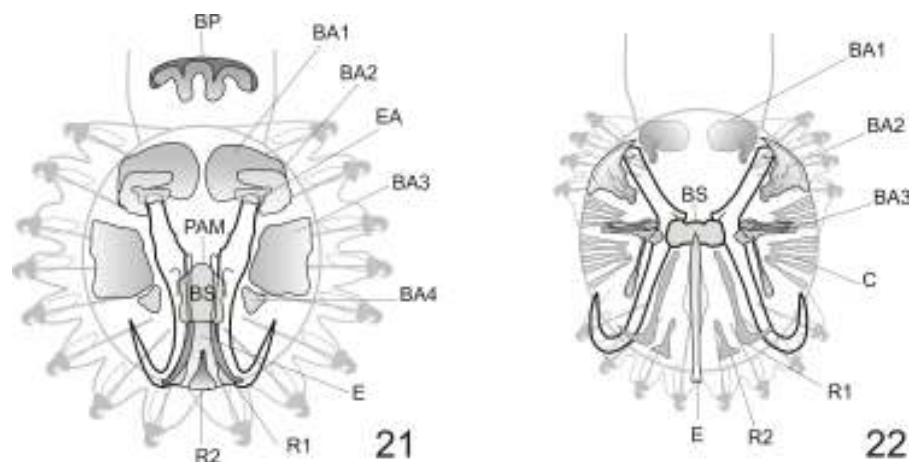
Figuras 10-13. Órgão copulatório masculino (OCM) de Gyrodactylidae, representando diferentes estados do caráter. 10. OCM de *Phanerothecium caballeroi* (esclerotizado, sacular e não-armado) (de Kritsky e Thatcher, 1977); 11. OCM de *Hyperopletes malmbergi* (muscular, sacular e armado) – e. espinhos (de Boeger *et al.*, 1994); 12. *Aglaiogyrodactylus forficulatus* (muscular, sacular e não-armado, com peça acessória inclusa no saco do OCM) – ocm. Órgão copulatório masculino; pg. poro genital; du. divertículo uterino; u. útero; pa. peça acessória; bo. bolsa do OCM; vs. vesícula seminal. (de Kritsky *et al.*, 2007); 13. OCM de Gênero n. B sp. n. 1 (muscular, bulboso e armado) - e. espinho; es. espinelete (de Vianna *et al.*, no prelo - b).



Figuras 14-17. Barra peduncular. 14. *Swingleus polyclithroides* (de Rogers, 1969). 15. *Fundulotrema prolongis* (de Williams e Rogers, 1971). 16-17. *Mormyrogyrodactylus gemini* (de Vianna *et al.*, no prelo a). Ponta da seta indica a barra peduncular.



Figuras 18-20. Âncoras de Gyrodactylidae. 18. *Phanerothecioides agostinhoi* (raiz profunda conspícua) – rs. raiz superficial; rp. raiz profunda. (de Kritsky *et al.*, 2007); 19. *Gyrodactylus geophagensis* (raiz profunda tipo botão) – rs. raiz superficial; rp. raiz profunda. (de Boeger e Popazoglo, 1995); 20. Gênero n. A sp. n. 1 (raiz profunda alongada) – ea. esclerito acessório; qs. quilha superficial; rp. raiz profunda (de Vianna *et al.*, no prelo – a, capítulo 3).



Figuras 21 - 22. Estruturas esclerotizadas do háptor. **21.** Háptor de *Mormyrogyrodactylus gemini*. BP. barra peduncular; PAM. projeção antero-mediana; BS. Barra superficial; BA1. barra acessória 1; BA2. barra acessória 2; BA3. barra acessória 3; BA4. barra acessória 4; E. esclerito acessório; E. escudo; R1. esclerito R1; R2. Esclerito R2. **22.** Háptor de *Polyclithrum* sp. BS. Barra superficial; BA1. barra acessória 1; BA2. barra acessória 2; BA3. barra acessória 3; BA4. barra acessória 4; E. esclerito acessório; E. escudo; R1. esclerito R1; R2. Esclerito R2; C. costelas bilaterais

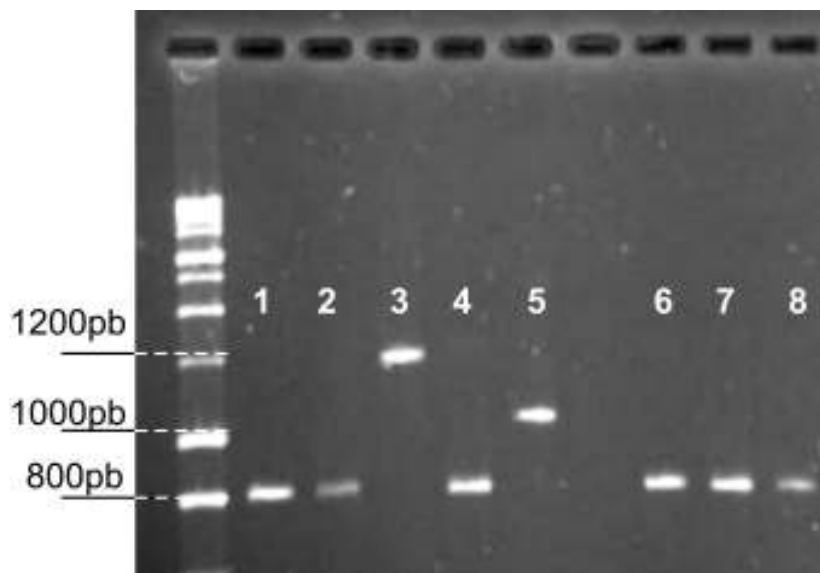


Figura 23 - Gel de agarose (1,5%) indicando a diferença do tamanho do produto da PCR entre espécies ovíparas e vivíparas de Gyrodactylidae. Espécies ovíparas: 1-2. *Udonella* sp.; 4. *Phanerothecium spinulatum*; 6. Ovíparo não identificado de *Rineloricaria* sp.; 7. *Phanerothecium* sp. 1; 8. *Phanerothecium* sp. 2; espécies vivíparas: 3. *Gyrodactylus* sp. n. 2; 5. *Gyrodactylus* sp. n. 1; pb. Pares de bases.

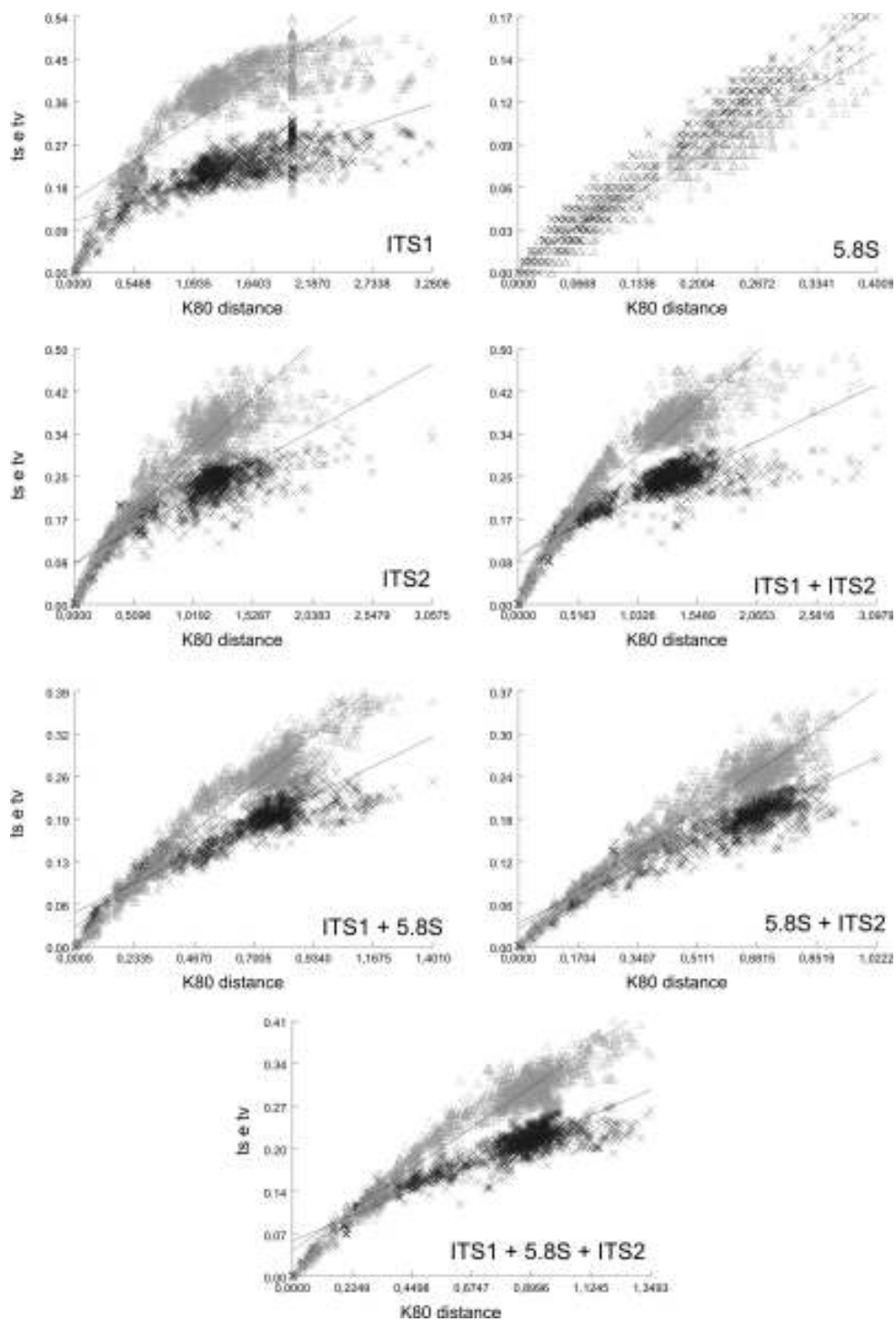


Figura 24 - Gráficos do testes de saturação das regiões de ITS, através da taxa de transição/ transversoão x distância (calculado baseado no modelo de substituição K80), realizados no programa DAMBE v 4.5.20. Cinza claro (Δ) = transversoão (tv); cinza escuro (x) = transição (ts).

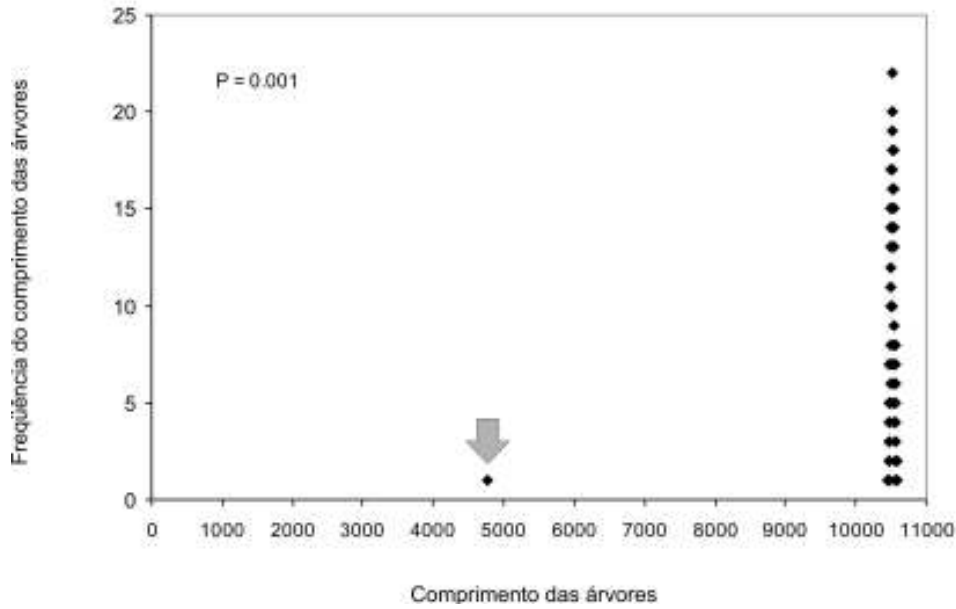


Figura 25 - Gráfico de distribuição de escores do Teste de Permutação (PTP) dos fragmentos de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA e ITS2 (parcial) (número de réplicas =1000, busca = heurística). Seta cinza indica a árvore mais parcimoniosa (AMP = 4760). P = indica diferença significativa entre os dados originais da AMP e os dados permutados.

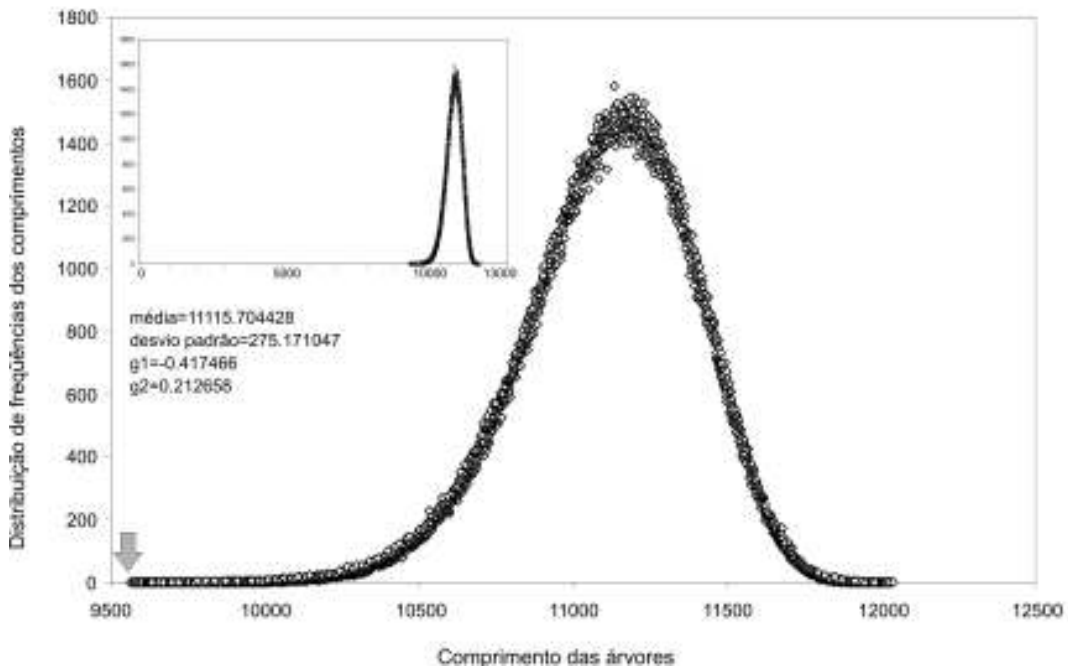


Figura 26 - Gráfico do Teste G1 dos fragmentos de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA e ITS2 (parcial) (número de réplicas =1.000.000). Seta cinza indica a árvore mais parcimoniosa (AMP = 9566). Gráfico menor mostra o comportamento da curva com valores de 0-13000.

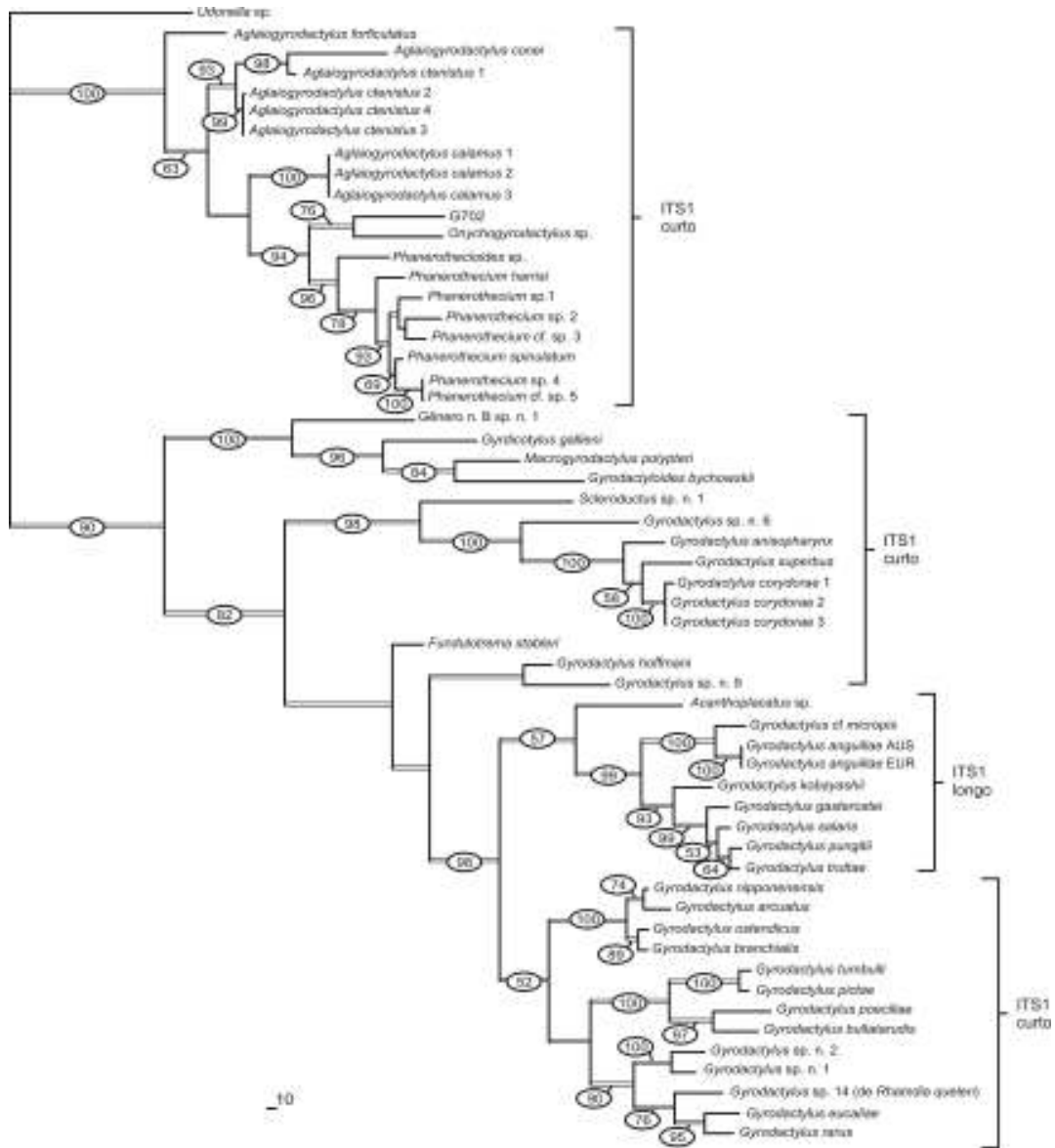


Figura 27 - Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de máxima parcimônia no programa PAUP* 4.0b10 (108 cladogramas; IC = 0,37; IH = 0,62; comprimento = 4.760). Valores dentro das elipses indicam os suportes de Bootstrap. Ramos com linhas duplas representam o suporte no cladograma de consenso estrito.

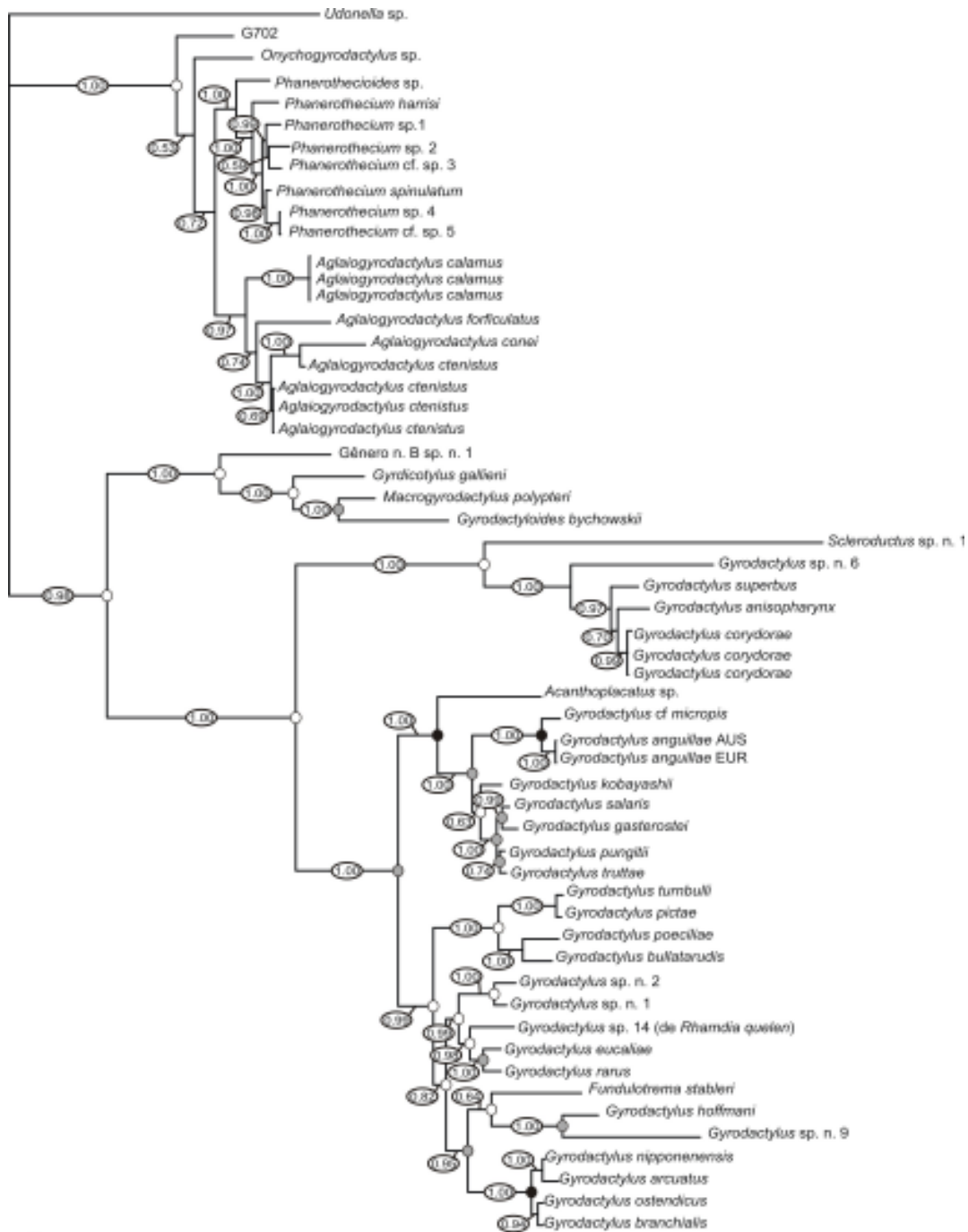
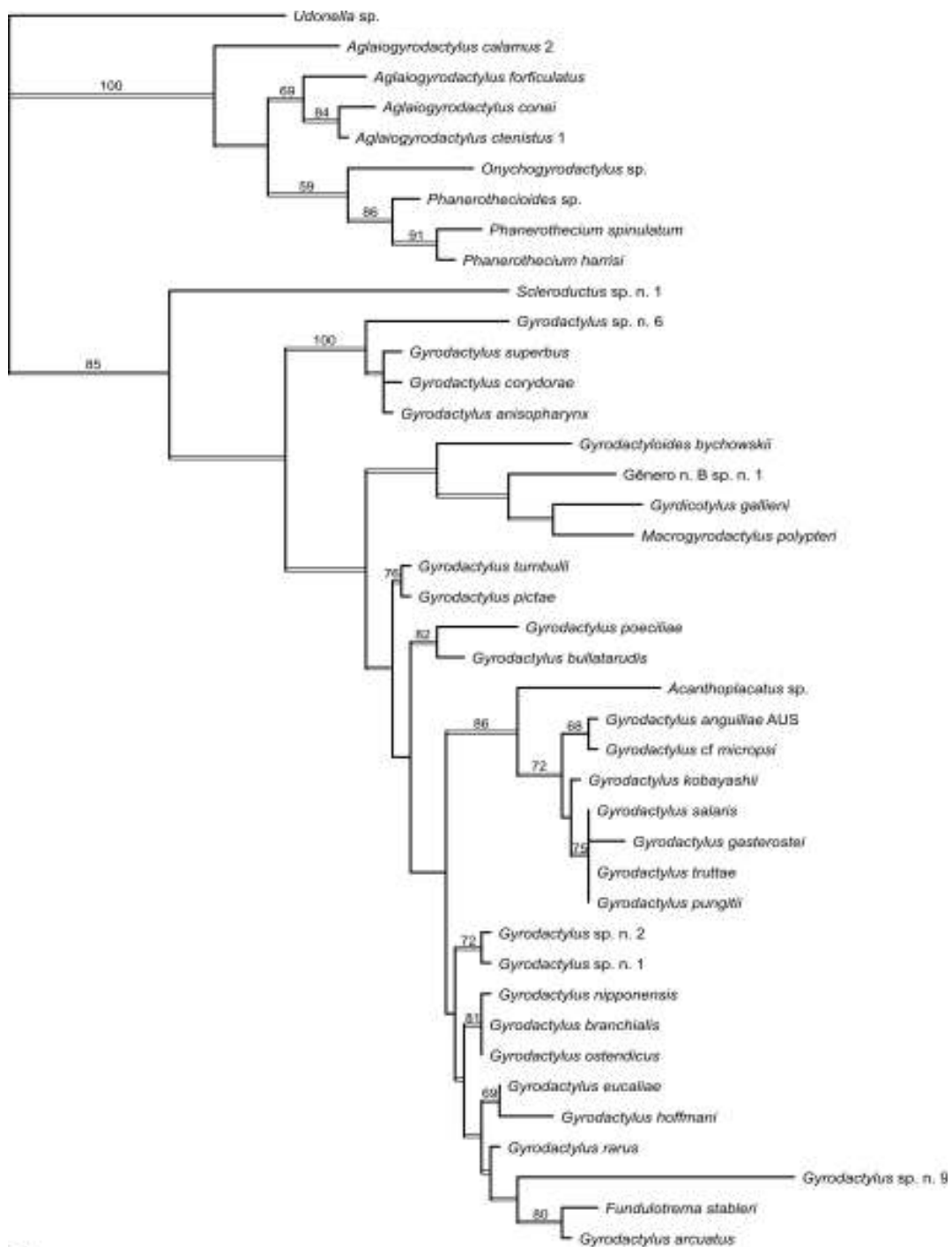


Figura 28 - Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de inferência Bayesiana no programa MrBayes. Valores dentro das elipses indicam os suportes probabilidades posterior. -ln likelihood = 39.565. Círculos brancos = possível ancestral de água doce; círculos cinzas = possível ancestral marinho ou água doce; círculos pretos = possível ancestral marinho.



1

Figura 29 - Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados combinados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) e morfologia, através de máxima parcimônia no programa PAUP* 4.0b10 (27 árvores; IC = 0, 61; IH = 0,39; comprimento = 449). Valores acima dos ramos indicam os suportes de bootstrap. Ramos com linhas duplas indicam suporte no cladograma de consenso estrito.

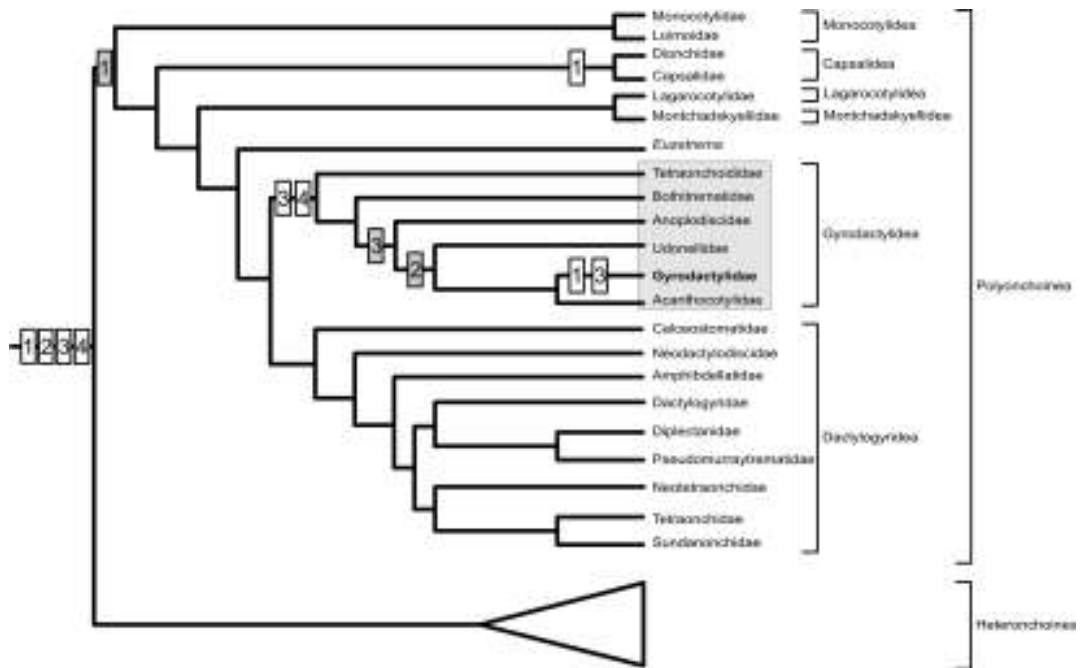


Figura 30. Cladograma de Monogenoidea modificado de Boeger e Kritsky (2001), mostrando as relações de Gyrodactylidae em Polyonchoinea. Retângulos nos ramos indicam o estado do caráter - brancos = caráter plesiomórfico (pl); cinzas = caráter apomórficos (ap). 1. Órgão copulatório masculino. pl = muscular, ap = esclerotizado; 2. Glândula de Mehlis. pl = folicular, inconspícua, ap = lobada, conspícua; 3. Um par de âncoras. pl = presente, ap = ausente; 4. 16 ganchos na margem do háptor. pl = presente, ap = ausente. As mudanças de caráter que não estão na discussão foram omitidas (para detalhes ver Boeger e Kritsky, 2001).

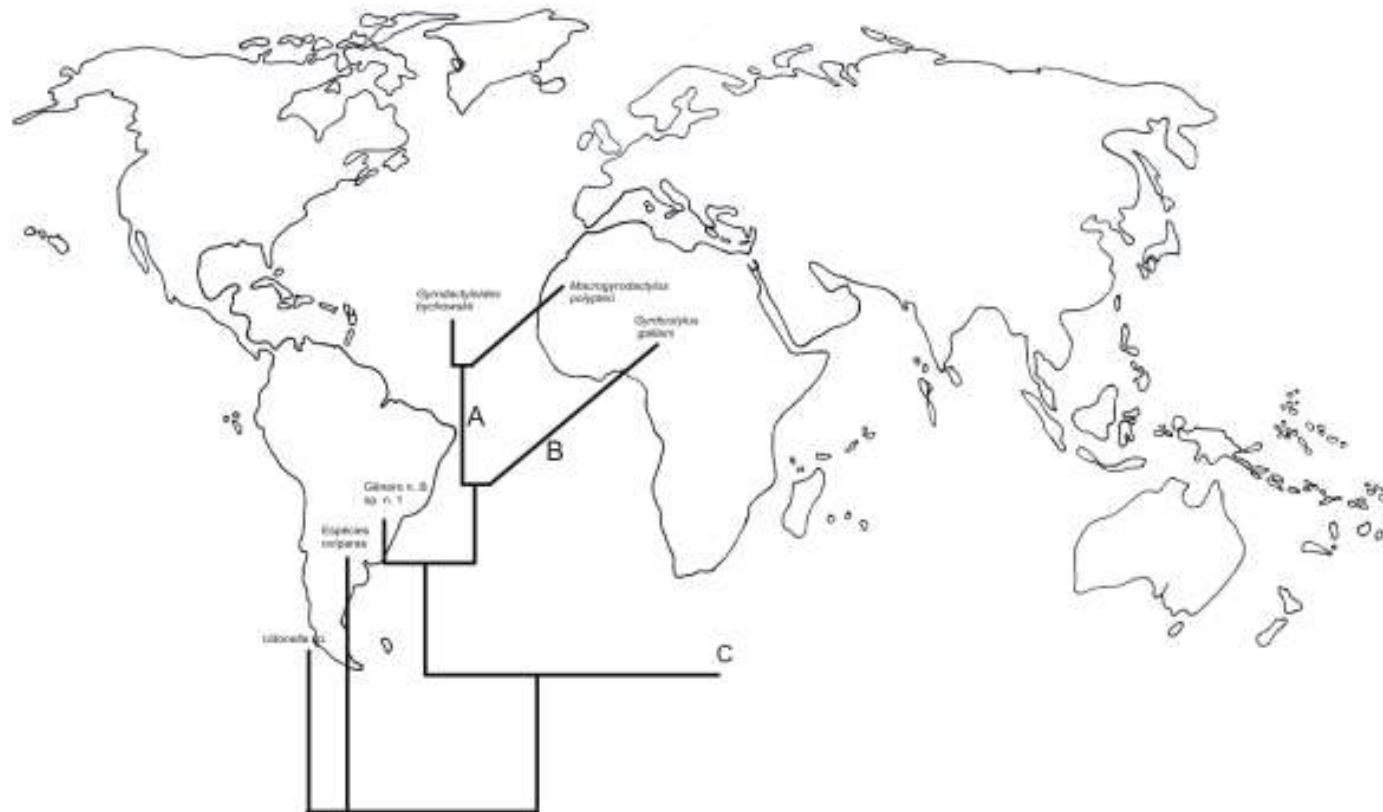


Figura 31 – Distribuição das espécies ovíparas e da primeira linhagem de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29).

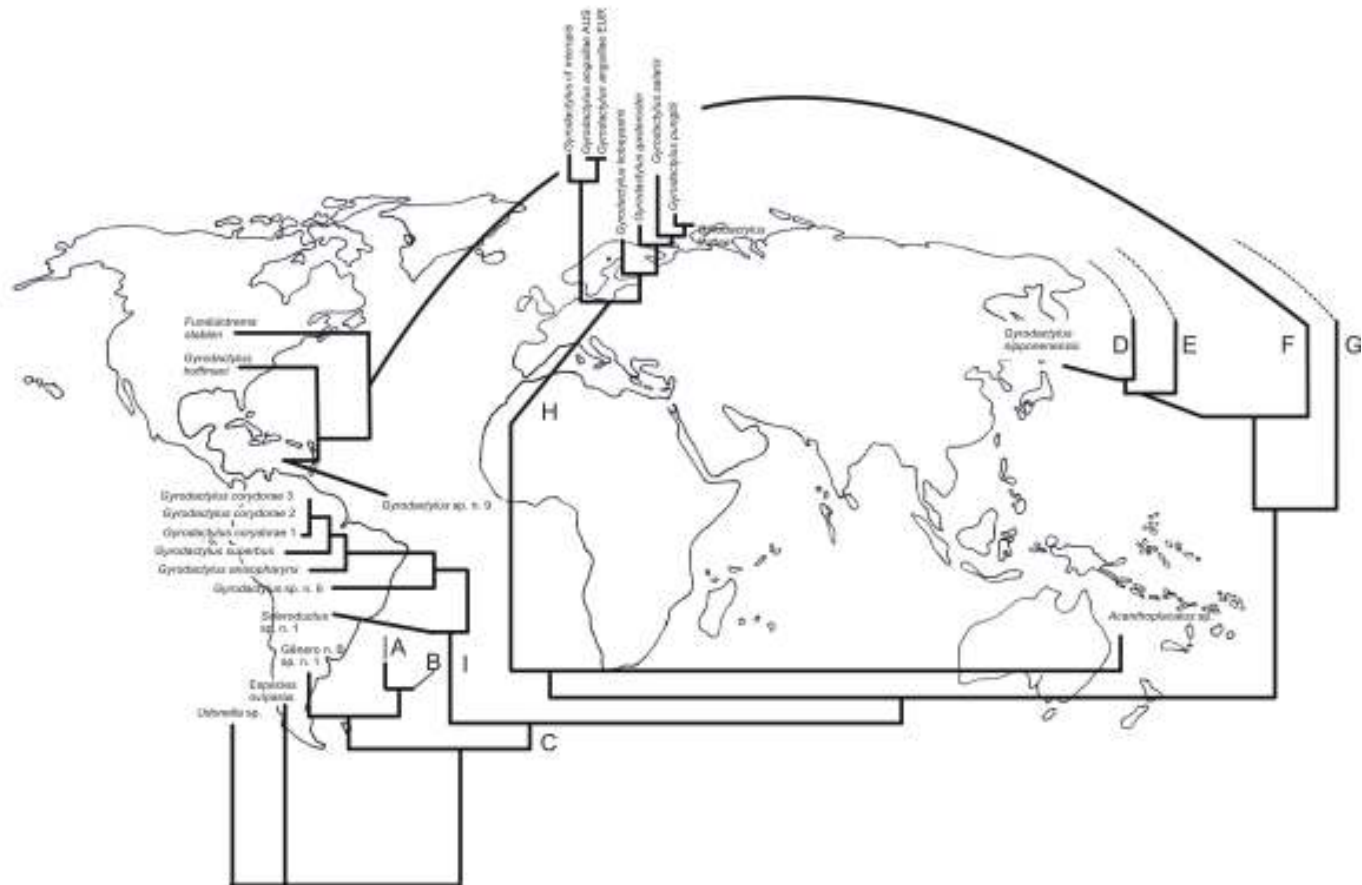


Figura 32 – Distribuição das espécies ovíparas e das segunda e terceira linhagens de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29). Destaque das espécies de *Gyrodactylus* da América do Sul, parasitos de Siluriformes (da segunda linhagem - clado I) e da Europa (da terceira linhagem - clado H), que tem relação de grupo-irmão com *Acanthoploicatus* sp.

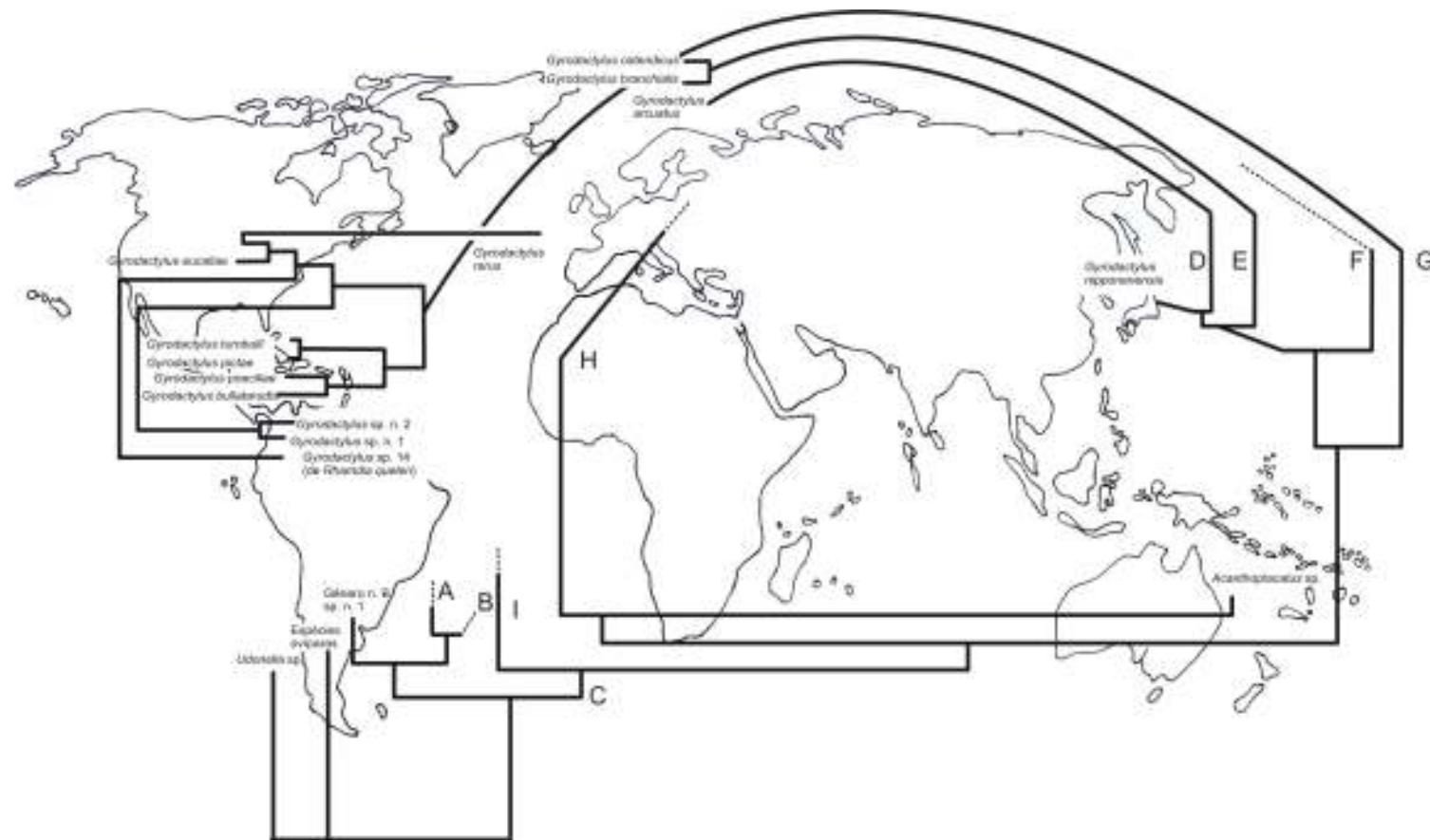


Figura 33 – Distribuição das espécies ovíparas e da terceira linhagem de espécies vivíparas de Gyrodactylidae de acordo com a hipótese filogenética obtida com dados moleculares através de inferência Bayesiana (Figura 29). Destaque das espécies de *Gyrodactylus* da Europa (da terceira linhagem – clados E e D) e suas relações de grupo-irmão com o clado que contém espécies das Américas e Europa (da terceira linhagem - clado G).

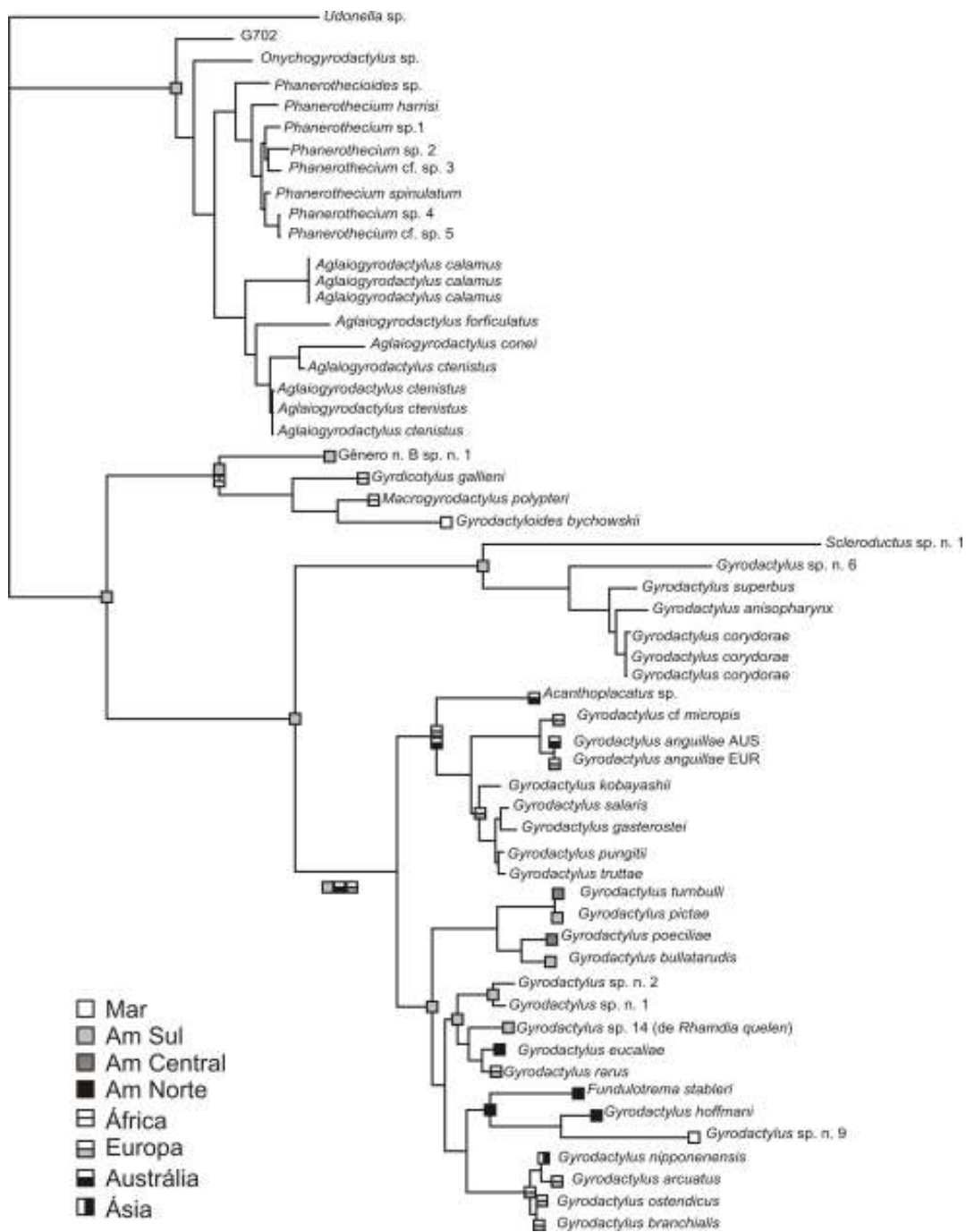


Figura 34 - Hipótese filogenética de Gyrodactylidae obtida com dados do ITS1 (parcial), 5.8S rDNA, ITS2 (parcial) através de inferência Bayesiana, com a otimização das regiões geográficas sugerindo a possível área de ancestral de cada clado.

Anexo A – Caracteres que não foram envolvidos na análise morfológica devido a problemas de grande número de homoplasias e dificuldade no estabelecimento de homologias.

Presença de almofadas no háptor

Na redescrição de *M. gemini* foi observada uma barra acessória que foi chamada por Vianna *et al.* (no prelo a) de barra acessória 3 (BA3) (Fig. 4). No entanto, na descrição do Gênero n. B sp. n. 1 (Vianna *et al.*, no prelo b; ver Capítulo VI) foi observado que a BA3 provavelmente era uma estrutura de tecido conectivo. Isso gerou uma incerteza sobre a composição de estruturas semelhantes em outras espécies e poderia permitir erro na definição de homologia. Por esse motivo o caráter foi retirado da análise.

Ramificação da peça acessória

Espécies de *Nothogyrodactylus*, *Onychogyrodactylus* e *Aglaigyrodactylus* possuem peça acessória, no entanto, algumas possuem a peça acessória sem nenhuma ramificação, uma única peça com ou sem OCM acoplado; outras com dois ramos separados; ou com dois ramos fundidos na base; ou com três ramos, sem OCM acoplado, ou com OCM sendo guiado pela peça acessória, ambas com a extremidade afilada; três ou quatro ramos com as extremidades ramificadas. A maioria desses estados eram autapomórficos o que determinou a sua retirada da análise.

Número de fileiras de espinhos no OCM

As espécies ovíparas apresentam espinhos em múltiplas fileiras (*P. spinatus*, *P. spinulatum*, *P. spinatoides* e *H. malmbergi*), enquanto que as espécies vivíparas apresentam espinhos do OCM em uma ou duas fileiras. A dificuldade de traçar

homologia foi em relação às fileiras múltiplas das espécies ovíparas que não possuem os espinhos homólogos.

OCM muscular eversível

Com exceção das espécies com OCM esclerotizado (*A. guttus*, *A. calamus* e *P. caballeroi*) o restante das espécies de Gyrodactylidae possui OCM muscular. Porém, as informações disponíveis para a movimentação do OCM (eversível ou não) de espécies vivíparas são escassas. Provavelmente, todas as espécies vivíparas possuem o OCM eversível, como foi demonstrado para *M. gemini* (Luus-Powell *et al*, 2003). Porém, seria necessário observar isso em grande parte das espécies utilizadas na análise. Assim, a definição de homologia entre OCM de espécies ovíparas e vivíparas poderia ser falsa. Pela falta de informação do OCM das espécies vivíparas foi decidido não utilizar esse caráter. Entretanto, é um caráter que está sendo re-avaliado para uso em estudos futuros.

Forma dos ganchos

Malmberg (1964) utiliza a forma dos ganchos, entre outros caracteres, para propor relações filogenéticas em espécies de *Gyrodactylus*. Durante a fase final desse estudo começou a ser observado certos padrões existentes entre formas de ganchos. Por exemplo entre ganchos de espécies ovíparas e *Scleroductus* sp. n. 1 (e outras espécies); entre os girodactilídeos parasitos de Gymnotiformes; e entre os parasitas de hospedeiros Cichlidae. Essas observações permitiram o começo da preparação de uma série de homólogos. Porém, devido ao grande número de espécies a serem estudadas e re-estudadas e devido ao tempo hábil da preparação da tese, esse caráter não foi utilizado. Permanecendo em estudo e avaliação para futuros trabalhos com Gyrodactylidae.

Projeção antero-lateral da barra superficial

O caráter projeção antero-lateral da barra superficial foi utilizado por Kritsky e Boeger (2003) e aparece com uma sinapomorfia do clado formado por *Accessorius*, *Fundulotrema*, *Swingleus*, *Macroglyrodactylus*, *Gyrodactyloides* e *Polyclithrum*. Devido ao acréscimo de mais espécies na análise foi observado que esse caráter foi homoplásico. Em um teste que avaliou caracteres que poderiam estar causando ruídos na análise, foi observado que esse caráter ao ser retirado da análise permitiu uma definição melhor de certos clados.

Anexo B – Matriz dos dados combinados de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA (total), ITS2 (parcial) e morfológicos utilizadas na reconstrução do relacionamento filogenético das espécies de Gyrodactylidae.

	5	15	25	35	45	55
Udonella sp.	AGCGCCTTCG	GGATGAACTC	TTTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACATATCG	ATGAAGGGTG
Phanerothecium spinulatum	AGCGCTTTAA	AGAGGAACTC	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGCACCG	ATGAAGAATG
Onychogyrodactylus sp.	AGCGCTTTAA	AGAGGAACTT	CGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGAACCG	ATGAAGAGTG
Aglaioogyrodactylus coneii	AGCGCTTTAA	AGAAGAACTT	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTACCG	ATGAAGAATG
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	AGCGCTTTAA	AGAAGAACTT	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTACCG	ATGAAGAATG
Phanerothecioides sp.	AGCGCTTTAA	AGAGGAACTC	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGAACCG	ATGAAGAATG
Phanerothecium harrisii	AGCGCTTTAA	AGAGGAACTC	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGAACCG	ATGAAGAATG
Aglaioogyrodactylus forficulatus	AGCGCTTTAA	AGAGGAACTC	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTACCG	ATGAAGAATG
Aglaioogyrodactylus calamus2	AGCGCTTTAG	AGAAGAACTT	TGTGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGCACCG	ATGAAGAATG
Gênero n. B sp. n. 1	AGCGCCCCAG	GGAAGAACTT	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Scleroductus sp. n. 1	AGTATTCTTT	AGTAAACTT	CAGTTGGTGG	ATCACTCGGC	TCGTGTGTCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus eucaliae	GGTGCCCTTC	AGAAAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus sp. n. 2	GGCGCCCTTC	AGAAAGACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus sp. n. 1	GGCGCCCTTC	AGAAAGACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus corydoraee	AGCG-CCCTT	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAATG
Gyrodactylus superbus	AGCG-CCCTT	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAATG
Gyrodactylus anisopharynx	AGCGGCCCTT	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAATG
Gyrodactylus hoffmani	GGTGCCCTTC	AGAAAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus sp. n. 6	ACCGCCCTTT	AGAAAGGCA	CACACGTGGT	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	AAAAAATG
Gyrodactylus sp. n. 9	-----	AGAAAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus turnbulli	GGCGCCCTTA	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus poeciliae	GGCGCCCTTA	AGAAGAACTT	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus bullatarudis	GGCGCCGCA	AGAAGAACTT	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus pictae	GGCGCCCTCA	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Fundulotrema stableri	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Acanthoplacatus sp.	AGCGCTCCGC	AGAAGAACTC	AA---GGGG	NTCCCTGGCC	CCANGAGACN	ATGAAGAGTG
Gyrdicotylus gallieni	AGCGCCTTCG	GGAAGAACTT	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Macrogyrodactylus polypteri	AGCGCCTTCG	GGATGAACTT	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus bychowskii	-GCCCTTTAA	GGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus anguillae	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus nipponensis	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTG	TATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus arcuatus	GGCGCCCTTC	AGTAGAAGCTG	TATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus ostendicus	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTG	TATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus branchialis	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTG	TATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus micropsi	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus salaris	AGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus pungitii	AGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus kobayashii	AGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus rabus	GGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus truttae	AGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTGGTGG	ATCACTCGGC	TCACGTATCG	ATGAAGAGTG
Gyrodactylus gasterostei	AGCGCCCTTC	AGAAGAACTC	CATGTG--TG	GTCACCTCGC	TCACGTATCG	AGCAAGA-TG

	65	75	85	95	105	115
Udonella sp.	CAGCAAACCTG	TGTGAAACAA	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GAACATCGGT	AACTTGAACG
Phanerothecium spinulatum	CAGCAAACCTG	TGAAATCTT	TGCGAACCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	ACTTTGAACG
Onychogyrodactylus sp.	CAGCAAACCTG	TGATAATCTT	TGCGAACCGC	AGCTGCTTC	GAGCATTGGT	ACTTTGAACG
Aglaioogyrodactylus coneii	CAGCAAACCTG	TGTTAATCTT	TGCGAATCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	AATTTGAACG
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	CAGCAAACCTG	TGTTAATCTT	TGCGAATCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	AATTTGAACG
Phanerothecioides sp.	CAGCAAACCTG	TGAAATCTT	TGCGAACCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	ACTTTGAACG
Phanerothecium harrisii	CAGCAAACCTG	TGAAATCTT	TGCGAATCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	ACTTTGAACG
Aglaioogyrodactylus forficulatus	CAGCAAACCTG	TGATAATCTT	TGCGAATCGC	AGACTGCTTC	GAGCATTGGT	AATTTGAACG
Aglaioogyrodactylus calamus2	CAGCAAACCTG	CGTGAATCTT	TGTGAAACGC	AAACTGCTTC	GAGCATTGGT	AATTTGAACG
Gênero n. B sp. n. 1	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TCTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Scleroductus sp. n. 1	CAGCAAACCTG	TGAAACTCA	TGTGAATCGC	AGACTGCTTC	GAACATTGAT	ACTTTGAACG
Gyrodactylus eucaliae	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus sp. n. 2	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus sp. n. 1	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus corydoraee	CAGCAAACCTG	TGTGAACCA	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	ACATTGAACG
Gyrodactylus superbus	CAGCAAACCTG	TGTGAACCA	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	ACATTGAACG
Gyrodactylus anisopharynx	CAGCAAACCTG	TGTGAACCA	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	ACATTGAACG
Gyrodactylus hoffmani	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus sp. n. 6	CAGCAAACCTG	TGTGAACCA	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	ACATTGAACG
Gyrodactylus sp. n. 9	CAGCAAANTG	NNTTAACCCT	TTTGAACCGC	AGACTGCTTC	GATCATCGAT	CTCTNNAACG
Gyrodactylus turnbulli	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AAACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus poeciliae	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus bullatarudis	C-GCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus pictae	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AAACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Fundulotrema stableri	-----	-----	-----	-----	---CATCGGT	CTCTTGAACG
Acanthoplacatus sp.	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTNAAACGC	AAACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrdicotylus gallieni	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Macrogyrodactylus polypteri	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus bychowskii	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GAACATCGGT	ACTTTGAACG
Gyrodactylus anguillae	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AAACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus nipponensis	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus arcuatus	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus ostendicus	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG
Gyrodactylus branchialis	CAGCAAACCTG	TGTTAACCCT	TGTGAAACGC	AGACTGCTTC	GATCATCGGT	CTCTTGAACG

Gyrodactylus micropsi	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus salaris	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus pungitii	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus kobayashii	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus rarus	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus truttae	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG
Gyrodactylus gasterostei	CAGCAAAC	TGTTAACCA	TGTGAAACGC	AAACTGCTCC	GATCATCGGT	CTCTCGAACG

	125	135	145	155	165	175
Udonella sp.	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCTCAAAGCT	ACTCTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ATTGAT
Phanerothecium spinulatum	CACATTGCGG	CCTATGGTTC	TCCATAGGCT	ACGCTTGATC	GAGTGTCCGG	ATC-ATTTAT
Onychogyrodactylus sp.	CATATTGCGG	CCTTTAGTTC	ACTAGAGGCT	ACGCTTGATC	GAGTGTCCGG	ACT-ATTTAT
Aglaioogyrodactylus coneii	CACATGGCGG	CCTTTGGTTA	TCCATAGGCT	ACACTTGATG	GAGTGTCCGG	ATT-ACTTAT
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	CACATGGCGG	CCTTTGGTTA	TCCATAGGCT	ACACTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ACTTAT
Phanerothecioides sp.	CACATTGCGG	CCTATGGTTC	TCCATAGGCT	ACGCTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ATTTAT
Phanerothecium harrisii	CACATGGCGG	CCTTTGGTTC	TCCATAGGCT	ACGCTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ATTTAT
Aglaioogyrodactylus forficulatus	CACATGGCGG	CCTTTGGTTC	TCCATAGGCT	ACATTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ACTTAT
Aglaioogyrodactylus calamus2	CACATGGCGG	CCTATGGTTC	ACCATAGGCT	ACACTTGATC	GAGTGTCCGG	ATT-ATTTAT
Género n. B sp. n. 1	CACATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTATACCTAT
Scleroductus sp. n. 1	CAAAATGGCGG	TCGTGAGCTT	GCTCAGGCTT	ACGTTTCGCT	GAGAGTCCGG	-TCTATTTAT
Gyrodactylus eucaliae	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus sp. n. 2	CAAAATGGCGG	CTAGGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTATACCTAT
Gyrodactylus sp. n. 1	CAAAATGGCGG	CTAGGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus corydorae	CATATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus superbus	CATATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus anisopharynx	CATATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTATCTAT
Gyrodactylus hoffmani	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus sp. n. 6	CATATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACATTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus sp. n. 9	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTATCTAT
Gyrodactylus turnbulli	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus poeciliae	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus bullatarudis	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus pictae	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Fundulotrema stableri	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Acanthoplacatus sp.	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrdicotylus gallieni	CATGTTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Macrogyrodactylus polypteri	CACATTGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactyloides bychowskii	CAAAATGGCGG	CTTTGAGCTT	GCTCATAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTAACCCTAT
Gyrodactylus anguillae	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus nipponensis	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus arcuatus	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus ostendicus	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus branchialis	CAAAATGGCGG	CTTTGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus micropsi	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus salaris	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus pungitii	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus kobayashii	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus rarus	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCCCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus truttae	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT
Gyrodactylus gasterostei	CAAAATGGCGG	CTAAGGGCTT	GCTCTTAGCC	ACGTTTCGATC	GAGTGTCCGG	TTTTACCTAT

	185	195	205	215	225	235
Udonella sp.	CACGC-GCTT	AATTTTGCCT	GTCATTAGTT	GTTGACTGCG	T0002--1-0	001-----00
Phanerothecium spinulatum	CACGA-GCTT	AATA-TTCGT	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	A0011111-1	1001000000
Onychogyrodactylus sp.	CACGA-GCTT	AATT-TTCGT	GGATTGGGAA	GTATGCCCTG	A001110011	1001000000
Aglaioogyrodactylus coneii	CACGA-GCTT	AATT-TTAGT	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	A001110001	0001000100
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	CACGA-GCTT	AATT-TTAGT	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	A001110001	0001000100
Phanerothecioides sp.	CACGA-GCTT	AATTATTTCGT	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G0011101-1	2000002---
Phanerothecium harrisii	CACGA-GCTT	AATACCTTCGT	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G0011101-1	1001000000
Aglaioogyrodactylus forficulatus	CACGA-GCTT	AATT-TTAGT	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G001110001	0001000000
Aglaioogyrodactylus calamus2	CATGG-ATTC	ATTT--CCAT	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	A001010001	0001000000
Género n. B sp. n. 1	CGCGACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3002110010
Scleroductus sp. n. 1	CATGGCGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACTGGT	A1111211-2	3001000010
Gyrodactylus eucaliae	CGCGAAACTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus sp. n. 2	CGCAAAACTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus sp. n. 1	CGCAAAGCTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus corydorae	CGCGACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus superbus	CGCGACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus anisopharynx	CGCGACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus hoffmani	CGCGAAACTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus sp. n. 6	CGCGACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus sp. n. 9	NCGTGCGCTT	AATTAGACGT	GGATTGGGAA	GCTTCCCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus turnbulli	CGCTACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus poeciliae	CGCTATACTT	AATTAATAGC	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus bullatarudis	CGCTATACTT	AATTAATAGC	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus pictae	CGCTACGCTT	AATTGTTTCG	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Fundulotrema stableri	CGCGCAACTT	AATTATGCGT	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3101000121
Acanthoplacatus sp.	CGCAACGCTT	AATTAGTTGC	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1101211-2	3001001100
Gyrdicotylus gallieni	CGCAACGCTT	AATTAGTTGC	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	G1111211-2	3000002---
Macrogyrodactylus polypteri	CACGACGCTT	AATTAGTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000232
Gyrodactyloides bychowskii	CGTGTGCTT	AATTGTACAC	GGATTGGGAA	GTATGCCATG	G1111211-2	3000001210
Gyrodactylus anguillae	CGTAACGCTT	AATTAGTTGC	GGATTGGGAA	GTATACCCTG	A1111211-2	3001000100
Gyrodactylus nipponensis	CGCAAAACTT	AATTCCTTTC	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus arcuatus	CGCGCAACTT	AATTCCTTCG	GGATTGGGAA	GTTTACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus ostendicus	CGCAAAACTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus branchialis	CGCAAAACTT	AATTATTTCG	GGATTGGGAA	GCATACCCTG	G1111211-2	3001000100

Gyrodactylus micropsi	CGCAACGCTT	AATTAGTTGC	GGATTGGGAA	GTATACCATG	A1111211-2	3001000100
Gyrodactylus salaris	CGTAACGCTT	AATTAGTTAC	GGATTGGGAA	GTATACCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus pungitii	CGTAACGCTT	AATTAGTTAC	GGATTGGGAA	GTATACCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus kobayashii	CGTAACGCTT	AATTAGTTGC	GGATTGGGAA	GCATACCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus rarus	CGCGAAACTT	AATTATTCGC	GGATTGGGAA	GCTTACCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus truttae	CGTAACGCTT	AATTAGTTAC	GGATTGGGAA	GTATACCATG	G1111211-2	3001000100
Gyrodactylus gasterostei	CGTAACGCTT	AATTAGTTAC	GGATTGGGAA	GTATACCATG	G1111211-2	3001000100

...|...| .
245

Udonella sp.	-00--0000	-
Phanerothecium spinulatum	0001100001	-
Onychogyrodactylus sp.	0001000000	0
Aglaioogyrodactylus coneii	0001000010	1
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	0001100010	1
Phanerothecioides sp.	-001000000	-
Phanerothecium harrisi	0001100001	-
Aglaioogyrodactylus forficulatus	0001000010	1
Aglaioogyrodactylus calamus2	0001000010	1
Género n. B sp. n. 1	100501100-	-
Scleroductus sp. n. 1	000100000-	-
Gyrodactylus eucaliae	000100000-	-
Gyrodactylus sp. n. 2	000100000-	-
Gyrodactylus sp. n. 1	000100000-	-
Gyrodactylus corydorae	000100000-	-
Gyrodactylus superbus	000100000-	-
Gyrodactylus anisopharynx	000100000-	-
Gyrodactylus hoffmani	000100000-	-
Gyrodactylus sp. n. 6	000100000-	-
Gyrodactylus sp. n. 9	000100000-	-
Gyrodactylus turnbulli	000100000-	-
Gyrodactylus poeciliae	000100000-	-
Gyrodactylus bullatarudis	000100000-	-
Gyrodactylus pictae	000100000-	-
Fundulotrema stableri	000200000-	-
Acanthoplacatus sp.	100100000-	-
Gyrdicotylus gallieni	-00600000-	-
Macrogyrodactylus polypteri	000400100-	-
Gyrodactylus bychowskii	00030?110-	-
Gyrodactylus anguillae	000100000-	-
Gyrodactylus nipponensis	000100000-	-
Gyrodactylus arcuatus	000100000-	-
Gyrodactylus ostendicus	000100000-	-
Gyrodactylus branchialis	000100000-	-
Gyrodactylus micropsi	000100000-	-
Gyrodactylus salaris	000100000-	-
Gyrodactylus pungitii	000100000-	-
Gyrodactylus kobayashii	000100000-	-
Gyrodactylus rarus	000100000-	-
Gyrodactylus truttae	000100000-	-
Gyrodactylus gasterostei	000100000-	-

Anexo C – Alinhamento das seqüências de ITS1 (parcial), 5.8S rDNA (total) e ITS2 (parcial), utilizadas na reconstrução do relacionamento filogenético das espécies de Gyrodactylidae.

	5	15	25	35	45	55
Udonella sp.	---TCTAATA	TATGCTATAT	ATATATATAA	TGTTCTATAG	TCATTTAAAT	TGCTCTGCTT
Phanerothecium sp.2	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCATAC	TCTAA-CCAC	CGCTTGTATC
Phanerothecium sp.3	--CTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGTCTA	TGTTCCATAC	TCTATACTAC	CGTTAGTATC
Phanerothecium sp.1	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCATAC	TCTAT-TCAC	CGCTAGTATC
Phanerothecium spinulatum	--CTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCATAC	TCCAT-TCAC	CGCTAGTATC
Phanerothecium sp.4	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCATAC	TCAAT-TTAC	CGCTAGTACC
Phanerothecium sp.5	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCATAC	TCAAT-TTAC	CGCTAGTACC
G702	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	AAAA--C---	AGTTCC---T	A-TAGGGTAT	ACCAGAGTGC
Onychogyrodactylus sp.	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GACA--TCCT	AGTTCC---T	AACAACTTGT	GACCCG-TGG
Aglaioogyrodactylus conei	-CCTACGG-A	AGGATCAATA	GCAA-GTCTA	AGTTCCATAT	GTTAA--TAC	CGCAAGAAAT
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GCAATGTCTA	AGTTCCATAT	GTTAA--TAC	CGCAAGAAAT
Aglaioogyrodactylus ctenistus2	-ACTGCGGGA	AGGATCAATA	GAAATGTCTA	AGTTCCATAT	GTTTA--TAC	CGCAAGAAAT
Aglaioogyrodactylus ctenistus4	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GAAATGTCTA	AGTTCCATAT	GTTTA--TAC	CGCAAGAAAT
Aglaioogyrodactylus ctenistus3	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GAAATGTCTA	AGTTCCATAT	GTTTA--TAC	CGCAAGAAAT
Phanerothecioides sp.	---TGCGGGA	AGGATCAATA	GTTATGCCTA	TGTTCCCTTA	CCCAA-TTAC	CGCCAGTGGT
Phanerothecium harrisi	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTATGC-TA	TGTTCCA-AT	CCTG---TAC	CGCCGGTATG
Aglaioogyrodactylus forficulatus	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	GTTACCTTT-	-GTTCCCTAA	TGTAT--TTA	CGCAAGGAAAT
Aglaioogyrodactylus calamus1	-----TGCGG-A	AGGATCAATA	--TGTAAC	TGTTCC-TAT	AAACACCCAC	CGCGAATGTA
Aglaioogyrodactylus calamus3	-----TGCGG-A	AGGATCAATA	-----	--TTCC-TAT	AAACACCCAC	CGCGAATGTA
Aglaioogyrodactylus calamus2	-CCTGCGG-A	AGGATCAATA	--TGTAAC	TGTTCC-TAT	AAACACCCAC	CGCGAATGTA
Gênero n. B sp. n. 1	-----CATTTCAT	CGGGTCTAA	TCACCCTTG	AACTATAAAC	TTTCCCTTCT	TTGATGTGG-
Scleroductus sp. n. 1	---AACCTGC	GGAAGGATCA	TTATCAAGTT	CC--AAATCA	CTAAC-TTGC	TCTTGGGTT
Gyrodactylus eucaliae	---TGCTCTT	GCCTCCGTTA	AGGTAGGCTG	TGTATCATA	CC-TG-AGGC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus sp. n.2	--ATCCACT	GCCTCCGTTA	AGGTAGGCTG	TGTATCATA	AT-TG--GAC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus sp. n.1	-TCTCCACT	GCCTCCGTTA	AGGTAGGCTG	TGTATCATA	AT-TG--GAC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus corydorae1	-----CGC	TAGATGGTAA	TGACTAGCGT	AG--TACTGT	CTGGT-TATC	GGTAGTA--T
Gyrodactylus corydorae3	-----CGC	TAGATGGTAA	TGACTAGCGT	AG--TACTGT	CTGGT-TATC	GGTAGTA--T
Gyrodactylus corydorae2	-----CGC	TAGATGGTAA	TGACTAGCGT	AG--TACTGT	CTGGT-TATC	GGTAGTA--T
Gyrodactylus superbus	-----CGC	TAGATGGTAA	TGACTAGCGT	AG--TACTGT	CTGGT-TATC	GGTAGTA--T
Gyrodactylus anisopharynx	-----CGC	TAGATGGTAA	TGACTAGCGT	AG--TACTGT	CTGGT-TATC	GGTAGTA--T
Gyrodactylus hoffmani	-CATAACCTC	CGCAGCGTTG	ATGTGAAACC	TGGNAANAAC	TTTNC-TNAC	TTTTGAA--T
Gyrodactylus sp. n.6	GGTTAAAAGG	GGAAATGGTT	TCCTCGGGAT	ATCTTAAGGG	CTTTT-TAAC	AGCTGGACCT
Gyrodactylus sp. n.9	-----TGCTCTC	GCACCCGTT	AGGTGACTG	TGTATCATA	CT--A-ACAC	GCTGGAG--T
Gyrodactylus sp. n.14	-----TGCTCTC	GCACCCGTT	AGGTGACTG	TGTATCATA	CT--A-ACAC	GCTGGAG--T
Gyrodactylus turnbulli	-TGTTTCCCT	GTTATCATA	CG-GTAACTG	TGTATCATA	CT--G-ACAC	GCTGGAG--T
Gyrodactylus bucciliae	-CGCTCTC-	GTCACCCGTT	AGGTGACTG	TGTATCATA	CT--A-TCAC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus poellatarudis	-TGCTCTC-	GTCACCCGTT	AGGTGACTG	TGTATCATA	CT--A-ACAC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus pictae	-TGTATCCCT	GTTATCATA	CG-GTAACTG	TGTATCATA	CT--G-ACAC	GCTGGAG--T
Fundulotrema stableri	-----CG	GCTGTCGTT	AGATGGCATG	AAATTAATGT	-T-----AT	GTAGTGG--T
Acanthoplacatus sp.	-----CACTTG	TGGTTCGGT	CTGCTAGATG	AGCTAGCATG	ATTGAAG-GT	TACACTGAGC
Gyrdicotylus gallieni	-----TGAGTG	TGGGTCACGA	CTGT-GACTT	--TGTTAATA	TCGTATGTGC	TTCCGTTGGT-
Macroglyrodactylus polypteri	-----CTCC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CTATTAATAT	AC-----CC	TTTGTG--T
Gyrodactylus anguillae AUS	---TAGCCGC	GCAACCCGTT	AGGTGCTATG	TGTATCATA	ACGTG-GTGC	GTAAGGA--T
Gyrodactylus nipponensis	---TAGCCGC	GCAACCCGTT	AGGTGCTATG	TGTATCATA	ACGTG-GTGC	GTAAGGA--T
Gyrodactylus arcuatus	---TAGCCGC	GCAACCCGTT	AGGTGCTATG	TGTATCATA	ACGTG-GTGC	GTAAGGA--T
Gyrodactylus ostendicus	---TAGCCGC	GCAACCCGTT	AGGTGCTATG	TGTATCATA	ACGTG-GTGC	GTAAGGA--T
Gyrodactylus branchialis	---TAGCCGC	GCAACCCGTT	AGGTGCTATG	TGTATCATA	ACGTG-GTGC	GTAAGGA--T
Gyrodactylus cf. micropsi	-----CTCC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CCCTCAA-GT	CC-----CC	TTTGGCG--T
Gyrodactylus salaris	-----CACC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CATCAAAAAC	GC-----TC	ATTGGAG--T
Gyrodactylus pungitii	-----CACC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CATATAAAGT	AC-----TC	ATTGGAG--T
Gyrodactylus kobayashii	-TAACCCCTC	ACCGTCGTT	AGACGGTTGC	TCTTTAACA	AC-----TC	ATTGGAG--T
Gyrodactylus rarus	---TGCTCTT	GCCACCGTTA	AGGTGCTATG	TGTATCATA	CC-TG-AGAC	GTTGGAG--T
Gyrodactylus bychowskii	---TACCAGTA	AAGGCTTTGA	CTGTGCGCTT	AATGGTAATG	TCAGCTGTGT	AGCAGTAGTC
Gyrodactylus anguillae EUR	-----CTCC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CTATTAATAT	AC-----CC	TTTGTG--T
Gyrodactylus truttae	-----CACC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CATFAAAAAT	AC-----TC	ATTGGAG--T
Gyrodactylus gasterostei	-----CTCC	ACCGTCGTT	AGATGGTTGA	CATFAAAAAT	AC-----TC	ATTGGAG--T

	65	75	85	95	105	115
Udonella sp.	AATTTTGATG	CATTTAATG	ACTATCAACT	TGCATCAGTG	CTTCATTTTC	AGATGCGGTT
Phanerothecium sp.2	TGTATTACAA	GCGAGTCCAG	TAC-TCACAT	G-G-GTGAGT	GCTGT--TCT	GATATATCT--
Phanerothecium sp.3	TGTATTGCTA	GCGAGGCCAG	TAC-TCACAT	G-G-GTGGGT	GCTGT--TCT	GATATATAT--
Phanerothecium sp.1	TGTATTACTA	GCGAGACCAG	CAT-CCATAT	G--GTGGGT	GCTTT--TCT	GATATATCT--
Phanerothecium spinulatum	AGTATTGCTA	GCGAGGCCA-	-GC-TCACAT	T-G-GTGGGT	ACTGT--TCT	GATATATCT--
Phanerothecium sp.4	TGTATTGCTA	GCGAGACCAG	TGC-ATACAA	T-G-GTATGT	ACTAT--TCT	GATATATCT--
Phanerothecium sp.5	TGTATTGCTA	GCGAGACCAG	TGC-ATACAA	T-G-GTATGT	ACTAT--TCT	GATATATCT--
G702	TATA-CG---	-----	-ACGGCCTCT	GAGCCCAA--	--ATTGTCT	TGTATATAT--
Onychogyrodactylus sp.	TATATCG---	-----	-AAGGTACC-	-AGCGTGA--	--TTCTATCT	ATGCATATTTT
Aglaioogyrodactylus conei	GGTCTTGCGT	GTAGCATGCA	TACACTGTGT	GTGTGTGTGT	GCTTTGGTCT	ATGCATAT--
Aglaioogyrodactylus ctenistus1	GGTCTTGCGT	GTAGCATGCA	TACACTGTGT	GTGTGTGTGT	GCTTTGGTCT	ATGCATAT--
Aglaioogyrodactylus ctenistus2	GGTCTTGCGT	GCGAAGCATA	CACCTTATGT	GTGTGTGTAT	GCCATGGTCT	ATGTATAT--
Aglaioogyrodactylus ctenistus4	GGTCTTGCGT	GCGAAGCATA	CACCTTATGT	GTGTGTGTAT	GCCATGGTCT	ATGTATAT--
Aglaioogyrodactylus ctenistus3	GGTCTTGCGT	GCGAAGCATA	CACCTTATGT	GTGTGTGTAT	GCCATGGTCT	ATGTATAT--
Phanerothecioides sp.	TAT-CTACTG	GCGAGCCAAAG	TAT-CCACAC	G-GTGTGGTT	ACTGT--CCT	GTACATTT--
Phanerothecium harrisi	CGTACCG---	-----	-----	G-C-GTGAA-	--ACT--TCT	GATATATCT--
Aglaioogyrodactylus forficulatus	GGCCTTGTAG	ACCG-----	-GCGTCACTT	GTGATTGC-T	GTCT--GTTT	ATGCGTAT--

Gyrodactylus arcuatus	CGGCAAGGTG	CTACGGCAA-	--CTTAGCAC	TCACG-CGGT	ATTAC-----	-----TAC
Gyrodactylus ostendicus	CGGCAAGGTG	CTACGGCAA-	--CTTAGCAC	TCACG-CGGT	ATTAC-----	-----TAC

	125	135	145	155	165	175
Gyrodactylus branchialis	CGGCAAGGTG	CTACGGCAA-	--CTTAGCAC	TCACG-CGGT	ATTAC-----	-----TAC
Gyrodactylus cf. micropsi	CGGTT-G--G	CTACGGCCAC	-ACGCATTGC	GGGTTCCGTT	GTTAC-----	-----
Gyrodactylus salaris	CGGTTTCG--G	CTACGGCCA-	-GCTCAATGT	AGTATCCGCT	ATTAC-----	-----
Gyrodactylus pungitii	CGGTTTCG--G	CTACGGCCA-	-GCTCAATGT	AGTAAACCGCT	ATTAC-----	-----
Gyrodactylus kobayashii	CGGTTTCG--G	CTACGGCCA-	-GCTCAATGT	AGTAAACCGCT	ATTAC-----	-----
Gyrodactylus rarus	CGGTTTCGGAG	CTACGGCAG-	--CTCGACGT	TTTCAGCGAC	ATTAC-----	-----TAC
Gyrodactylus bychowskii	GGTCTGTCTA	TC--GGAT---	----TTATT-	---CTA----	TTGTGAAA-	-----TTTG-
Gyrodactylus anguillae EUR	CGGTT-G--G	CTATGGCCAC	-ACACCTAGC	GG-TACCGTT	GTTAC-----	-----
Gyrodactylus truttae	CGGTTTCG--G	CTACGGCCA-	-GCTCAATGT	AGTAAACCGCT	ATTAC-----	-----
Gyrodactylus gasterostei	CGGTACG--G	CTACGGCCA-	-GCTCAATGA	AGTAAACCGCT	ATTAC-----	-----

	185	195	205	215	225	235
Udonella sp.	CTTGATAATT	TATTA-TCTA	TGGTGGAAAC	ACCTCTCTG-	TATCACAGTT	GGATG-TTTT
Phanerothecium sp.2	TCTGAGAGTC	GGCTA--TAT	ATTTATACAG	AAGCAGTTGC	TACCTAAGCT	T-TAC--CCT
Phanerothecium sp.3	TTTGAGGGTC	GGCTT--TAT	ATGTATACAG	AACCAGTTGC	TACCTATTCA	---TA--CCT
Phanerothecium spinulatum	TTTGAGGGTC	GGCCT--TAT	ATTTATACAG	AATCAGTTGT	TACCTAAACT	T-TGA--CCT
Phanerothecium sp.	TTTGAGGGTC	GGCTT--TAT	ATTTATACAG	AAGCAGTTGT	TACCAAGGCC	---AA--CCT
Phanerothecium sp.	TTTGAGGGTC	GGCTT--TAT	ATTTATACAG	AAGCAGTTGT	TACCAAGGCC	---AA--CCT
Phanerothecium sp.	TTTGAGGGTC	GGCTT--TAT	ATTTATACAG	AAGCAGTTGT	TACCAAGGCC	---AA--CCT
G702	TTTGAGGGTC	GGTTTCGCTC	GTATACATAG	ATATAGTTGT	TACCAAGGCC	A-CCTGTAAC
Onychogyrodactylus sp.	TTTGGTGGTT	GGCTT--TAA	GTATGTGTAG	ATCTCATTTG	TGCCAAACAT	A-TTTGACAC
Aglaioogyrodactylus conei	TTTGATGATT	GGTAC--TTA	GTATGCATAG	ATCTAGTTGC	TACTACTGGT	T-ATT--TAC
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TTTGAGGATT	GGTAC--TTA	GTATGCATAG	ATCTAGTTGC	TACTACTGGT	T-ATT--TAC
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TTTGAGGATT	GGTAC--TTA	GTATGCATAG	ATCTAGTTGC	TACTAAATGCT	T-ATT--TAC
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TTTGAGGATT	GGTAC--TTA	GTATGCATAG	ATCTAGTTGC	TACTAAATGCT	T-ATT--TAC
Phanerothecioides sp.	TTTGAGAGTC	GGCTA---AC	ACTTGTGCAG	GACTAGTTGT	TACCAACCTA	T-TTA--CAC
Phanerothecium ha	TTTGAGGGTC	GGTGC--GAT	ATTTATACAG	AT-CAGTTGT	TACC-AAGCT	A-TAT--CCT
Aglaioogyrodactylus forficulatus	TTTGATAGAT	AGTCA--TAA	GTACGCATAG	A-CTAGTTGC	TACTACTTGC	T-TTA--CAC
Aglaioogyrodactylus calamus	TTTGAGGTAT	GGTAC--TTA	ATATGCATTG	GCTTAGTTGC	TACTAAAACA	T-ATC--TTT
Aglaioogyrodactylus calamus	TTTGAGGTAT	GGTAC--TTA	ATATGCATTG	GCTTAGTTGC	TACTAAAACA	T-ATC--TTT
Aglaioogyrodactylus calamus	TTTGAGGTAT	GGTAC--TTA	ATATGCATTG	GCTTAGTTGC	TACTAAAACA	T-ATC--TTT
Género n. B sp. n. 1	TATCACTAAG	CGGAGGAAC	ACCTTTTATA	GTTTCGCTAC	TGTGGTGAAC	CCATTGGTGC
Scleroductus sp. n. 1	CGAATGT-GT	CTATAGTATT	TGTTTCGCTC	AATTGATTTG	TCTGCCTCTT	TACATTATTT
Gyrodactylus eucaliae	ACCCGAAAGG	GTTTGTATTT	ATCCACG---	--GTGGTGAC	ATATGAGCTC	CACA---CTC
Gyrodactylus sp. n.	TCCCGTAAGG	GC-TGTATTT	ATCCACG---	--GTGGTGAC	ATATGAGCTC	CACA---CTC
Gyrodactylus sp. n.	CCCCGTAAGG	GGATGTATTT	ATCCACG---	--GTGGTGAC	ATATGAGCTC	CACA---CTC
Gyrodactylus corydorae	CCTAGA--GC	TTA-GCTTTG	TCATTTCTAC	TTT-GGTTCC	G-CAAGGTTT	CGCACCC--TT
Gyrodactylus corydorae	CCTAGA--GC	TTA-GCTTTG	TCATTTCTAC	TTT-GGTTCC	G-CAAGGTTT	CGCACCC--TT
Gyrodactylus corydorae	CCTAGA--GC	TTA-GCTTTG	TCATTTCTAC	TTT-GGTTCC	G-CAAGGTTT	CGCACCC--TT
Gyrodactylus superbus	CCTAGA--GC	TTA-GCTTTG	TCATTTCTAC	TTT-GGTTCC	G-CAAGGTTT	CGCACCC--TT
Gyrodactylus anisopharynx	CCTAGA--GC	TTA-GCTTTG	TCATTTCTAC	TTT-GGTTCC	G-CAAGGTTT	CGCACCC--TT
Gyrodactylus hoffmani	CCTTNNACGG	GGTNTGTATT	TNTCCACAG	GGGTGACATT	AT-GAGCTCC	CACAC--TCG
Gyrodactylus sp. n.	CTTTTATAAG	TGAGGCTTTT	ACAGCTA-GC	TGTAATTTGC	G-----AC	TGTAATTCGG
Gyrodactylus sp. n.	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Gyrodactylus sp. n.	ACCCGAAAGG	GAT-GTATTT	ATCCGCA---	--GTGGTGAC	TTATGAGCTC	CACA---CTC
Gyrodactylus turnbulli	CCCTTTCCGG	GACTGTATTT	ATCCACA---	--GTGGTACT	-T-CGAGTTC	CACAT--CTC
Gyrodactylus puccilliae	CCCTTAAACG	GGTGTATTT	ATCCACA---	--GTGGTCC	AT-TGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus bullatarudis	CCCTGTAAGG	GGTGTATTT	ATCCACA---	--GTGGTCC	-C-AGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus pictae	CCCTT-CGGG	GACTGTATTT	ATCCACA---	--GTGGTACT	-T-CGAGTTC	CACAT--CTC
Fundulotrema stableri	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Acanthoplacatus sp.	---TCTAA---	-----CT	ATCCACG---	--GTGGTTCG	TT-TTCCAGA	ATCA---TCC
Gyrdicotylus gallieni	ACTGCCCTTA	CT-ACTGTCT	ATCTGTATTT	CATACACTGT	GGTGACCTA-	--CAAGTCTC
Macroglyrodactylus polypteri	-----TTG	TT-ACTACCA	TGTTGTTTG	TATTTCCAC	GGTGGTTTCG	TATAACATT
Gyrodactylus anguillae AUS	--TAAATACA	CCCCTATTCT	TTCTACTATA	TTGTGGTTCC	AA-AGAGAAC	TACT---CTC
Gyrodactylus nipponensis	CCTT-----	-----TGTAT	ATCCACT---	--GTGGTCC	TCGT--GTTT	CACG---CTC
Gyrodactylus arcuatus	CCTT-----	-----TGTAT	ATCCACT---	--GTGGTCC	TCGT--GTTT	CACG---CTC
Gyrodactylus ostendicus	CCAT-----	-----TGTAT	TTCCACT---	--GTGGTCT	TAGT--GTTT	CACT---CTC
Gyrodactylus branchialis	CTCT-----	-----TGTAT	TTCCACT---	--GTGGTCT	TCAT--GTTT	CACT---CTC
Gyrodactylus cf. micropsi	-----	---CTTTTCA	TTCTACTTT-	-TGTGGTTCG	AA-TGTGAAC	TGCT---CTC
Gyrodactylus salaris	--CGAAA---	-----CATA	CACTACA---	--GTGGTTCG	AT-AGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus pungitii	-----CGAAAA	-----CITT	TTCTACA---	--GTGGTTCG	AT-AGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus kobayashii	-----CAAAC	-----CCAT	CTCTACA---	--GTGGTTCG	TT-GGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus rarus	ACCCGTAAGG	GTTTGTATTT	ATCCACC---	--GTGGTGAC	ATATGTGCTC	CACA---CTC
Gyrodactylus bychowskii	-----TTA	CT-ATGCTTC	GGCAAAATTG	TATTTACTAC	AGTGGTCTC-	--TCGAATTC
Gyrodactylus anguillae EUR	--TAAATACA	CCCCTATTCT	TTCTACTATA	TTGTGGTTCC	AA-AGAGAAC	TACT---CTC
Gyrodactylus truttae	-----CGAAAA	-----CITT	CTCTACA---	--GTGGTTCG	AT-AGAGTTC	CACA---CTC
Gyrodactylus gasterostei	-----CGCAC	-----TATT	C--CACA---	--GTGGTTCG	AT-AGAGTTC	CACA---CTC

	245	255	265	275	285	295
Udonella sp.	CTTGTTCTCT	TCGGATTATA	AGATTCAAT	GATTGATGCG	GGCAAGCGCC	TTGC-----
Phanerothecium sp.2	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium sp.3	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium spinulatum	ATCATT-TGT	ATCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium sp.	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium sp.	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium sp.	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
G702	CTT-TTGCAT	ATCCCTCTGG	GTCCCTCTGT	G-GGCCT--G	GGTTAGCGCT	TGTAT-----
Onychogyrodactylus sp.	TAAACTATAT	ATCCCTCTGG	GTACGTAAGT	G-TATCT--G	GGTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaioogyrodactylus conei	TTTACTATAT	ATCTCTCCGA	GCAC----AT	GATGCCTC-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TTTACTATAT	ATCTCTCCGA	GCAC----AT	GATGCCTC-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CTTACTATAT	ATCTCTCCGA	GCAC----AT	GATGCCTC-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----

Aglaiogyrodactylus ctenistus	CTTACTATAT	ATCTCTCCGA	GCAC----AT	GATGCCTC-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaiogyrodactylus ctenistus	CTTACTATAT	ATCTCTCCGA	GCAC----AT	GATGCCTC-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----

	245	255	265	275	285	295
Phanerothecioides sp.	TTAACTCTAT	ATCCCTCTGG	GCTTCGTAAT	GGAGTCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Phanerothecium ha	ATCATT-TAC	CTCTCTCTGG	GCATTGTAAT	GATGTCT--G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaiogyrodactylus forficulatus	ATACAATCAT	AACTCTCC-A	TTAT----CT	TGTATAAT-G	GGTTAGCGCT	TTAAT-----
Aglaiogyrodactylus calamus	CTCATA----	--CTCTCCGA	TCAC--AAT	GATGCGTC-G	GGTTAGCGCT	TTAGT-----
Aglaiogyrodactylus calamus	CTCATA----	--CTCTCCGA	TCAC--AAT	GATGCGTC-G	GGTTAGCGCT	TTAGT-----
Aglaiogyrodactylus calamus	CTCATA----	--CTCTCCGA	TCAC--AAT	GATGCGTC-G	GGTTAGCGCT	TTAGT-----
Género n. B sp. n. 1	CAC-CTCAAT	GCCTGT-TAG	CCTGGCCTA	ACTACGCATT	GGTAAGCGCC	CCAG-----
Scleroductus sp. n. 1	ATCATTTTC-	-CATATATAA	TAACCATTCC	TTGGGCTGAC	CTCTAGTATT	CTTTGGAATA
Gyrodactylus eucaliae	GATGCCTG--	ATCGGTGCTT	GCGCC-TTTC	TACGTATCGG	TA--GGTGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus sp. n.	GATACGTAC-	GATGGTGTTT	ACACCAATGT	GCT-TATCGG	TT--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus sp. n.	GATACGTAT-	GAGGGTGCTT	GCGCCCTTGT	ATTCTATCGG	TT--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus sp. n.	GGTATTCTG-	ACTGTCTAA-	CCAAAAA-TT	GCAGTATCAC	CA--AGCG-C	CCTTCGGGGA
Gyrodactylus corydorae	GGTATTCTG-	ACTGTCTAA-	CCAACAG-AA	GGGTATCAC	CA--AGCG-C	CCTTCGGGGA
Gyrodactylus corydorae	GGTATTCTG-	ACTGTCTAA-	CCAACAG-AA	GGGTATCAC	CA--AGCG-C	CCTTCGGGGA
Gyrodactylus superbus	GATATTCTG-	ACTGTTTAAA	CCAACAGGAA	GGGATTTTAC	CA--AGCG-C	CCTTCGGGGA
Gyrodactylus anisopharynx	GGTATTCTG-	ACTGTTTAAA	CCAACAG-AA	GGGTATCAC	CA--AGCG-C	CCTTCGGGGA
Gyrodactylus hoffmani	GTTACCTTG-	ATCGGTGCTT	GCACC-TTTC	TACGTATCGG	TA--GGTGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus sp. n.	GTTTTTCTA-	A--ACCAAC	CGAAACTAGA	TTTGAACCAT	CCT--ACCGC	CTTTGGGGA
Gyrodactylus sp. n.						
Gyrodactylus sp. n.	CATGTCCG--	ATTGATGCTT	GCATTACTTC	AAAACATGGG	TA--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus turnbulli	AATGCTTT--	GTTCCGATTC	GTCTT--TAC	TCTGTATTGG	TA--GGCGCC	CTTA-----G
Gyrodactylus poeciliae	GGTGC-TG--	GGTAG--CTT	GACTA--TC	TTGACATCGG	TT--GGCGCC	TTA-----CG
Gyrodactylus bullatarudis	GATGCACG--	ATTTG--CTT	GTCAA--ATC	TCTGTACCGG	TT--GGCGCC	CGCA----AG
Gyrodactylus pictae	AATGCTTT--	GTTCCGATTC	GTCTT--TAC	TCTGTATTGG	TA--GGCGCC	CTCA-----G
Fundulotrema stableri						
Acanthoplacatus sp.	TCTATGCCT-	GCAGAGCCTT	GTGCT-T-CG	CTTGTATAGG	TT--AGCGCT	CCGC--AAGG
Gyrdicotylus gallieni	CACGCTCGAT	GCCTGTTTGG	TCTCGGCCAG	GCTACGTATC	GGTAAGCGCC	TTCC-----
Macrogyrodactylus polypteri	CACACTCTAT	ACCTGCTTAG	CTTGTCT-TC	GCTACGTATA	GGTAAGCGCC	TTCC-----
Gyrodactylus anguillae AUS	TCTGCTCCG-	CCTTCTTCGG	ATGTA-TGCG	GTTGTGGGGG	TT--GGCGCC	CCGTA AAAAG
Gyrodactylus nipponensis	GCTGGCTG--	GATCGTCTC	GGACT-TTCC	TTCTCAACGG	TT--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus arcuatus	GCTGGCTG--	GTTCGCTCCT	GGACT-TACC	TTCTCAACGG	TT--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus ostendicus	GGTAGCTG--	GATCGTCTC	GGACT-TTCC	TTTGTACCGG	TA--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus branchialis	GGTAGCTG--	GATCGTCTC	GGACT-TTCC	TTTGTACCGG	TA--GGCGCC	CCTC----GG
Gyrodactylus cf. micropsi	TCTGCGCCG-	CCTTCTTCGG	ATGTA-TGCG	GTTGTGGAGG	TT--GGCGCC	CCGTA AAAAG
Gyrodactylus salaris	ACTGCCTCT-	GCACCTTCGG	GTGAA-C-AG	TCCGTAGTGC	TT--AGCGCC	CCGTAAAAAG
Gyrodactylus pungitii	GCTGCCTCG-	GCACCTTCGG	GTGAT-T-TG	AACGTAGTGC	TT--AGCGCC	CCGTAAAAAG
Gyrodactylus kobayashii	ACTGCCTTCG-	GCACCTTCGG	GTGAA-C-TG	AACGTAGTGC	TT--AGCGCC	CCGTAAAAAG
Gyrodactylus rarus	GATGCCTG--	ATCGGTGCTT	GCGCC-TTTC	TACGTATCGG	TA--GGCGCC	TCTC----GA
Gyrodactylus bychowskii	CACACTCTAT	GCCTGCATGA	TTAATCCCTT	GCATCGTATA	GATA-GCGCC	TTAA-----
Gyrodactylus anguillae EUR	TCTGCTCCG-	CCTTCTTCGG	ATGTA-TGCG	GTTGTGGGGG	TT--GGCGCC	CCGTA AAAAG
Gyrodactylus truttae	GCTGCCTCT-	GCACCTTCGG	GTGAC-C-AG	AACGTAGTGC	TT--AGCGCC	CCGTAAAAAG
Gyrodactylus gasterostei	ACTGCCTCA-	GCACCTTCGG	GTGGA-T-CG	AC-GTAGTGC	TT--AGCGCC	CCGTAAAAAG

	305	315	325	335	345	355
Udonella sp.	----GGATG	AAGCTAGCAA	TTGTAC--AA	CTCTTTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACATA
Phanerothecium sp.2	----TAGAGG	AAGCTAACAT	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Phanerothecium sp.3	----TAGAGG	AAGCTAACAT	TC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Phanerothecium spinulatum	----TAGAAG	AAGCTAACAC	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Phanerothecium sp.	----TAGAGG	AAGCTAACAC	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGCA
Phanerothecium sp.	----TAGAGG	AAGCTAACAC	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACATA
Phanerothecium sp. G702	----TAGAGG	AAGCTAACAC	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACATA
Onychogyrodactylus sp.	----TAGAGG	AAGCTAACAG	TA-TAC--AA	CTTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Aglaiogyrodactylus coneii	----TAGAAG	AAGCTGACAT	AT--GT--AA	CTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Aglaiogyrodactylus ctenistus	----TAGAAG	AAGCTGACAT	AT--GT--AA	CTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Aglaiogyrodactylus ctenistus	----TAGAAG	AAGCTGACAT	AT--GT--AA	CTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Aglaiogyrodactylus ctenistus	----TAGAAG	AAGCTGACAT	AT--GT--AA	CTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Phanerothecioides sp.	----TAGAGG	AAGCTAACCT	CGGTAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Phanerothecium ha	----TAGAGG	AAGCTAACAC	AC-TAC--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGAA
Aglaiogyrodactylus forficulatus	----TAGAGG	AAGCTAACCT	TT--GT--AA	CTCTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Aglaiogyrodactylus calamus	----TAGAAG	AAGCTAACAT	AA--A--AA	CTTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGCA
Aglaiogyrodactylus calamus	----TAGAAG	AAGCTAACAT	AA--A--AA	CTTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGCA
Aglaiogyrodactylus calamus	----TAGAAG	AAGCTAACAT	AA--A--AA	CTTTGTGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGCA
Género n. B sp. n. 1	----GGAAG	AAGCTTACAA	CTTTAC--AA	CTTCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Scleroductus sp. n. 1	TTCTGAGTAA	TGCC--TTATA	TTGTCTACAA	CTTCAGTTGG	TGGATCACTC	GGCTCGTGTG
Gyrodactylus eucaliae	GG--AAGAAA	--CCTGCTAT	-ATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus sp. n.	GG--AAGAA	--CCTTCTTT	-ACTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus sp. n.	GG--AAGAA	--CCTTCTTT	-ATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus corydorae	----AGAAG	CTCG-----G	ATTTGTACAA	CTCCATGTGG	TGAATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus corydorae	----AGAAG	CTCG-----G	ATTTGTACAA	CTCCATGTGG	TGAATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus corydorae	----AGAAG	CTCG-----G	ATTTGTACAA	CTCCATGTGG	TGAATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus superbus	----AGAAG	CTCG-----G	ATTTGTACAA	CTCCATGTGG	TGAATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus anisopharynx	----AGAAG	CTCG-----G	ATTTGTACAA	CTCCATGTGG	TGAATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus hoffmani	GG--AAGAAA	--CCTGCTGT	CATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus sp. n.	----AGAAA	TTCTACCGTG	GTCTCAAGG	CCACACACGT	GGTATTACTC	GGCTCACGTG
Gyrodactylus sp. n.	GG--AAGAAA	GCCTTGCC-T	TATTACAAA	TCCCATGTGG	NGGANCACTC	NGCTCCCGNA
Gyrodactylus sp. n.	GG--AAGTAG	--CCTGCGAT	-ATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus turnbulli	GG--AAGAA	--CCTTCTTT	CATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus poeciliae	GG--AAGAA	--CCTTCTA-A	AATTAC--AA	CTTCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTT
Gyrodactylus bullatarudis	GG--AAGAA	--CCTTCT-T	AATTAC--AA	CTTCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus pictae	GG--AAGAA	--CCTTCTGT	CATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Fundulotrema stableri						

Acanthoplacatus sp.	AG--AAGAAG	--NTAAT-TA	TTGTAC--AA	CTCAA---GG	GGGNTCCCTG	GCCCCANGAG
Gyrdicotylus gallieni	----GGAAG	AAGCTTATAA	TTGTAC--AA	CTTCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA

	305	315	325	335	345	355
Macrogyrodactylus polypteri	----GGATG	AAGCTTATAA	TTGTAC--AA	CTTCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTTACGTA
Gyrodactylus anguillae AUS	GG--AAGAAG	--CCTTC-TT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus nipponensis	GG--AAGAAG	--CCTTCTTT	AATTAC--AA	CTGTATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus arcuatus	GG--AAGTAG	--CCTTCGAT	AATTAC--AA	CTGTATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus ostendicus	GG--AAGAAG	--CCAACCTT	AATTAC--AA	CTGTATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus branchialis	GG--AAGAAG	--CCTTCTTT	TATTAC--AA	CTGTATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus cf. micropsi	GG--AAGAAG	--CCTTC-TT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus salaris	GG--AAGAAG	--CCTTGGTT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTTG
Gyrodactylus pungitii	GG--AAGAAG	--CCTTGGTT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTTG
Gyrodactylus kobayashii	GG--AAGAAG	--CTTTG-CT	AATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus rarus	GG--AAGAAG	--CCTGCTAT	-ATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus bychowskii	----GGAAG	AAGCTTATAA	CAGTAT--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus anguillae EUR	GG--AAGAAG	--CCTTC-TT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTA
Gyrodactylus truttae	GG--AAGAAG	--CCTTGGTT	TATTAC--AA	CTCCATGTGG	TGGATCACTC	GGCTCACGTTG
Gyrodactylus gasterostei	GG--AAGAAG	--CCTTG-TT	TATTAC--AA	CTCCATGTG-	-TGGTCACTC	GGCTCACGTTG

	365	375	385	395	405	415
Udonella sp.	TCGATGAAGG	GTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGT	CCTGAACATC
Phanerothecium sp.2	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium sp.3	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium spinulatum	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium sp.	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium sp.	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium sp.	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGACA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
G702	CCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGATAAT	CTTTGCGAAA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Onychogyrodactylus sp.	CCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGATAAT	CTTTGCGAAA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus coneii	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecioides sp.	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGAAA	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Phanerothecium ha	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGAAAAT	CTTTGCGAAT	CGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus forficulatus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGTGATAAT	CATTGCGACT	AGCAGACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus calamus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGCGTGAAT	CTTTGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus calamus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGCGTGAAT	CTTTGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGAGCATT
Aglaioogyrodactylus calamus	CCGATGAAGA	ATGCAGCAA	CTGCGTGAAT	CTTTGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGAGCATT
Género n. B sp. n. 1	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Scleroductus sp. n. 1	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGAGAAC	TCATGTGAAT	CGCAGACTGC	TACGAACATT
Gyrodactylus eucaliae	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus sp. n.	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus corydorae	TCGATGAAA	TTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus corydorae	TCGATGAAA	TTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus corydorae	TCGATGAAA	TTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus superbus	TCGATGAAA	TTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus anisopharynx	TCGATGAAA	TTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus hoffmani	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus sp. n.	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus sp. n.	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTGAAA	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus turnbulli	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus poeciliae	TCCATGAAGG	ATGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus buellatarudis	TCGATGARGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus pictae	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Fundulotrema stableri						-----CATC
Acanthoplacatus sp.	ACNATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTNAAA	CGCAAACTGC	TCCGATCATC
Gyrdicotylus gallieni	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Macrogyrodactylus polypteri	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus anguillae AUS	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TCCGATCATC
Gyrodactylus nipponensis	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus arcuatus	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus ostendicus	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus branchialis	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus cf. micropsi	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TCCGATCATC
Gyrodactylus salaris	ACGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus pungitii	ACGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus kobayashii	ACGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus rarus	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus bychowskii	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAGACTGC	TTCGAAACATC
Gyrodactylus anguillae EUR	TCGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TCCGATCATC
Gyrodactylus truttae	ACGATGAAGA	GTGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC
Gyrodactylus gasterostei	ACGAGCAAGA	-TGCAGCAA	CTGTGTTAAC	CAATGTGAAA	CGCAAACTGC	TTCGATCATC

	425	435	445	455	465	475
Udonella sp.	GGTAACTTGA	ACGCAAAATGG	CGGCTTTGGG	CTTGTCTCAA	GCTACTCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium sp.2	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium sp.3	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium spinulatum	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium sp.	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium sp.	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG
Phanerothecium sp.	GGTACTTTGA	ACGCACATTG	CGGCCATATG	TTCTCCATAG	GCTACGCTTG	ATCGAGTGTG

Gyrodactylus turnbulli	GGCTTTTACC	TATCGCTACG	CTTAATTGTT	AGCGGATTGG	GAAGTTTACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus poeciliae	GGCTTTTACC	TATCGCTATA	CTTAATTAAT	AGCGGATTGG	GAAGCATAACC	AT-GGTTGCG

	485	495	505	515	525	535
Gyrodactylus bullatarudis	GGCTTTTACC	TATCGCTATA	CTTAATTAAT	AGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGTTGCG
Gyrodactylus pictae	GGCTTTTACC	TATCGCTACG	CTTAATTGTT	AGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTACG
Fundulotrema stableri	GGCTTTTACC	TATCGCGCAA	CTTAATTATG	CGTGGATTGG	GAAGTTTACC	AT-GGCTGTG
Acanthoplacatus sp.	GGCTTTTACC	TATCGCAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTATG
Gyrdicotylus gallieni	GGCTTTTACC	TATCGCAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGTCACA
Macrogyrodactylus polypteri	GGCTTTTACC	TATCAGCAGC	CTTAATTAGT	CGTGGATTGG	GGAGCATAACC	AT-GGTTACA
Gyrodactylus anguillae AUS	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GACTACG
Gyrodactylus nipponensis	GGCTTTTACC	TATCGCAAAA	CTTAATTCTT	TGCGGATTGG	GAAGCATAACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus arcuatus	GGCTTTTACC	TATCGCGCAA	CTTAATTCTG	CGTGGATTGG	GAAGTTTACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus ostendicus	GGCTTTTACC	TATCGCAAAA	CTTAATTATT	TGCGGATTGG	GAAGCATAACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus branchialis	GGCTTTTACC	TATCGCAAAA	CTTAATTATT	TGCGGATTGG	GAAGCATAACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus cf. micropsi	GGCTTTTACC	TATCGCAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GACTACG
Gyrodactylus salaris	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TACGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTATG
Gyrodactylus pungitii	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TACGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTATG
Gyrodactylus kobayashii	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGCATAACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus rarus	GGCTTTTACC	TATCGCGAAA	CTTAATTATT	CGCGGATTGG	GAAGCTTACC	AT-GGCTACG
Gyrodactylus bychowskii	GGCTTTAACC	TATCGTGTGC	CTTAATTGTA	CACGGATTGG	GAGGTATGCC	AT-GGCTATA
Gyrodactylus anguillae EUR	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TGCGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GACTACG
Gyrodactylus truttae	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TACGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTATG
Gyrodactylus gasterostei	GGCTTTTACC	TATCGTAACG	CTTAATTAGT	TACGGATTGG	GAAGTATACC	AT-GGCTATG

	545	555	565	575	585	595
Udonella sp.	TCTACACATC	ATTAATAAT-	CGTATAACTT	ACGTTTGTTA	TTGATAGTAT	TACAGCTTTC
Phanerothecium sp.2	TGAGTATTCC	GTT-TCGG--	AGTAGTCGTT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---TG
Phanerothecium sp.3	TGAGTATTCC	ATT-TTGG--	AGTAGTCGTT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---TG
Phanerothecium spinulatum	TGAGTATTCC	TTT-CAGG--	AGTAGTCGAT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---TG
Phanerothecium sp.	TGAGTATTCC	TTTATTGG--	AGTAGTCGTT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---CG
Phanerothecium sp.	TGAGTATTCC	TTTATTGG--	AGTAGTCGTT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---CG
Phanerothecium sp.	TGAGTATTCC	TTTATTGG--	AGTAGTCGTT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	AAGAG---CG
G702	TGATTATTGC	CCTTGTGGTA	AGTAGCCG-T	TGGGTTCCTC	CATAGTCTC	AGAAG---CG
Onychogyrodactylus sp.	TGAGTATT-C	CTTCGTGG--	AGTAATCG-T	TGGGCTCTTC	CTTAAGTACT	ATGGG---CA
Aglaioogyrodactylus conei	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTGAGTA-A	GGTGTTTTGG	TTAAGGGGAA	GAGCGTTTCC
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTGATCG-T	TGGGTTCCTC	TTAATGCTC	AAGAG---CG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTGATCG-T	TGGGTTCCTC	GTAATGCTC	AAGAG---CG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTGATCG-T	TGGGTTCCTC	GTAATGCTC	AAGAG---CG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTGATCG-T	TGGGTTCCTC	GTAATGCTC	AAGAG---CG
Phanerothecioides sp.	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTAGTCGAT	TGGGTTCCTC	CTTAAGTATA	GAGAG---CG
Phanerothecium ha	TGAGTATTCC	TTT-ATGG--	AGTACCCTG	TGGGTTCCTC	CTTAATATCA	AAGA-----
Aglaioogyrodactylus forficulatus	TGAGTATTCC	TTA-ATGG--	AGTAACCTG-T	TGGGTTCCTC	TTAATGCTC	AAGAG---CG
Aglaioogyrodactylus calamus	TGAGTATTCC	TTA-ATGG--	AGTTTTCG-T	TGGGTTCCTC	TCTAATGCTT	AAGAG---TG
Aglaioogyrodactylus calamus	TGAGTATTCC	TTA-ATGG--	AGTTTTCG-T	TGGGTTCCTC	TCTAATGCTT	AAGAG---TG
Aglaioogyrodactylus calamus	TGAGTATTCC	TTA-ATGG--	AGTTTTCG-T	TGGGTTCCTC	TCTAATGCTT	AAGAG---TG
Gênero n. B sp. n. 1	TGTTTCTTGT	TTTACC-CTG	GATTGTCGTT	TACTTCGGTA	GATGGCTTCA	CGTACTTAAC
Scleroductus sp. n. 1	TCGCGTACT	TA-----GCT	ATGTTTAACT	ACTAGC-TCG	A---GCCACT	GT-----CTT
Gyrodactylus eucaliae	CGCTTAAACT	GTT---CAGT	AGCGGGCATA	CTCAGGGTTT	C-----CTTG	AGGGT-----
Gyrodactylus sp. n.	CGCTTAAACT	GTC---C---	ATTTG-----	--CGAAGCTC	C-----ATTT	GGGGC-----
Gyrodactylus sp. n.	CGTTTATACT	GTC---C---	AGTTG-----	--CGGGGCTC	G-----CTTT	GGGGC-----
Gyrodactylus corydora	ATACGGTACT	TTCGGGTACT	AGTATT-GTT	GTGAGC-TGG	C---AGC-TT	CGGAGGA-AC
Gyrodactylus corydora	ATACGGTACT	TTCGGGTACT	AGTATT-GTT	GTGAGC-TGG	C---AGC-TT	CGGAGGA-AC
Gyrodactylus corydora	ATACGGTACT	TTCGGGTACT	AGTATT-GTT	GTGAGC-TGG	C---AGC-TT	CGGAGGA-AC
Gyrodactylus superbus	ACCGAGTACT	TTATGGTACT	AGTATT-GTT	GTGAGC-TGG	C---AGC-TT	GTGAGGA-TT
Gyrodactylus anisopharynx	ACACGGTACT	TTCGGGTACT	AGTGAT-GTT	GTGGGC-TGG	C---AGC-GT	GCAAGGT-AC
Gyrodactylus hoffmani	CGNNTAAACT	GTC---CAGT	AGCGGGCATA	CTCGGTCTTT	T-----CCGA	GGGTT-----
Gyrodactylus sp. n.	ACTCGGTACT	TT--GGTACT	AGTGTG-TTT	GT-AGC-TTG	C---CGC-TT	GTGAAG--TT
Gyrodactylus sp. n.	CGTTTNAAAA	AAN---CAGT	GAACGTCATA	ACCCTTTTCC	A-----ATGG	GGGGTA----
Gyrodactylus sp. n.	CGTTTAAACT	GCT---C---	AGTTG-CGTA	C-CAGAGTT-	-----GGAT	-----GGAT
Gyrodactylus turnbulli	TGTTTATAAC	AAC---T---	TGGCG-----	--CGGAATAG	T-----AGTA	CTA-----
Gyrodactylus poeciliae	CGTTTA-ATC	AAT---C---	AGTTG-----	--CGGTTTGA	T-----GCG	GTATT-----
Gyrodactylus bullatarudis	TGTTTA-ATC	AAT---C---	AGTTG-----	--CGGTTTGA	T-----TCG	ATGGT-----
Gyrodactylus pictae	TGTTTATAGC	AAC---T---	TGGCG-----	--CGGAATAG	T-----AGTA	GTATT-----
Fundulotrema stableri	TGTTTAAACT	GTC---CAGT	AGCGGGCGAT	AGCAGGCTTC	G-----GCTT	GTGGA-----
Acanthoplacatus sp.	AGATTATACC	GTTTCAAGAA	AGCTGAGTTA	CTCATGGTTC	T-CGACCTAT	CCGG--T-GC
Gyrdicotylus gallieni	TGATTTACGC	CGAGAGACTA	CACGTACCTA	CGGTTTCTC	TCGGTAGAAG	TGGCTCTAGT
Macrogyrodactylus polypteri	TGATTTACGT	ACTGACATT-	CACGGATTAA	ACGGATTGTT	GGTATAGAGG	TAACCTTAGT
Gyrodactylus anguillae AUS	AGATTT-CTT	GTT-GCTGAA	AGTTGGGATT	CTGGGTATTT	T-CGCTGTGT	GTGGTTT-GC
Gyrodactylus nipponensis	CGCTTAAACT	GTC---CAGT	TGCGTGCATA	CTCAGGCTCG	C-----CTGA	GGGGC-----
Gyrodactylus arcuatus	CGCTTAAACT	GTC---CAGT	TGCGGGCATA	CCCAGGTTCC	C-----CTGG	GGGTG-----
Gyrodactylus ostendicus	CGCTTAAACT	GTC---CAGT	TGCGTGCATA	CTCAGGGTCA	C-----CTGA	GGGTG-----
Gyrodactylus branchialis	CGCTTAAACT	GTC---CAGT	TGCGGGCATA	CTCAGGGTCA	C-----CTGG	GGGTG-----
Gyrodactylus cf. micropsi	CGATTT-CTT	GTT-GCTGAA	AATTTGGACT	CTGGGTATTT	T-CGCCGTGT	GTGGTTT-AC
Gyrodactylus salaris	CGATTTAACTT	GTT-GTTGAA	AGTTGAAACA	CGGGTATTTA	CACGGCTTTT	ACGGTTT-GC
Gyrodactylus pungitii	CGATTTAACTT	GTT-GTTGAA	AGTTGAAACA	CGGGTATTTA	CACGGCTTTT	ACGGTTT-AC
Gyrodactylus kobayashii	CGATTTAACTT	GTT-GTTGAA	AGTTGAAACA	CGGGTATTTA	CACGGCTTTT	ACGGTTT-GC
Gyrodactylus rarus	CGTTTAAACT	GTT---CAGA	AGCGGGCATA	CTCAGGTTCT	C-----CT-G	AGGGT-----
Gyrodactylus bychowskii	TGATTTTCGAT	TTTACTATTT	CACGGTCTAA	ACGGATTGCT	AAATACGAGG	TAGCTCTAGT
Gyrodactylus anguillae EUR	AGATTT-CTT	GTT-GCTGAA	AGTTGGGATT	CTGGGTATTT	T-CGCCGTGT	GTGGTTT-GC
Gyrodactylus truttae	CGATTTAACTT	GTT-GTTGAA	AATTTGAARCA	CACGGTATTTA	CACGGCTTTT	ACGGTTT-GC
Gyrodactylus gasterostei	CGATTTAACTT	GTT-GTCCAA	AATTTGAARCA	CGGGGTATTTA	CACSTACTTT	ACGGTTT-GC

	605	615	625	635	645	655
Udonella sp.	TCTGCTATTA	AAGGTAATAG	GCAATACTGC	TGTTTTTGTT	TGTTTTCTGT	CATGTCG-G
Phanerothecium sp.2	TTATGTTTC-	-CATTTTATA	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTAG	CACGGCAG-G

Phanerothecium sp.3	TTATGTTTC-	-CATTTCATG	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTAG	CACGGCAG-G
Phanerothecium spinulatum	TTATGTTTC-	--ATTCCATG	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTTG	CACGGCAG-G

	605	615	625	635	645	655
Phanerothecium sp.	TGATGTTTC-	-CATTCCATG	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTAG	CACGGCAG-G
Phanerothecium sp.	TGATGTTTC-	-CATTCCATG	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTAG	CACGGCAG-G
Phanerothecium sp.	TGATGTTTC-	-CATTCCATG	GCATATCG--	-----CTTA	AGTTGCTTAG	CACGGCAG-G
G702	TGATGTGTC-	TTATTCCATT	GTATACCG--	-----CTAT	TGCGGCTTTG	CACAGCAG-G
Onychogyrodactylus sp.	CATTTGCAG-	CTTTCTGGTT	GCATATCG--	-----CTTA	TGTTGCTTTA	CACGGCAG-G
Aglaioogyrodactylus coneii	GGGGGGGGC-	-TTTTAGTC	GGTGAGGGAA	CTTTCCCTTG	GGTGGGGGAA	TCTATCAGTG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CAACGTATT-	-TTTTGCATT	GCTTGTGCG--	-----CTTAA	TGTTTGAAAA	GACAGCAGGG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CAACGTATT-	-TTTTGCATT	GCTTGTGCG--	-----CTTAA	TGTTTGCTAA	CACAGCAG-G
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CAACGTATT-	-TTTTGCATT	GCTTGTGCG--	-----CTTAA	TGTTTGCTAA	CACAGCAG-G
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CAACGTATT-	-TTTTGCATT	GCTTGTGCG--	-----CTTAA	TGTTTGCTAA	CACAGCAG-G
Phanerothecioides sp.	TAATGCTTCA	TTGTCTATT	GCATGTGCG--	-----CTTA	TGTTGCTTAG	CACGGCAG-G
Phanerothecium ha	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Aglaioogyrodactylus forficulatus	AATTGTATC-	-CTATTGTGT	ACTTGACG--	-----CTTAAA	TATTGCTTTA	CACGGCAG-G
Aglaioogyrodactylus calamus	CAG-GTGT-	--ATTATATA	CCTTGTCAC--	-----TTAT	TGGTGCTTAA	CACAGCAG-G
Aglaioogyrodactylus calamus	CAG-GTGT-	--ATTATATA	CCTTGTCAC--	-----TTAT	TGGTGCTTAA	CACAGCAG-G
Aglaioogyrodactylus calamus	CAG-GTGT-	--ATTATATA	CCTTGTCAC--	-----TTAT	TGGTGCTTAA	CACAGCAG-G
Género n. B sp. n. 1	GGTTCGGGTA	AGACCTT-G	ATGCATTGGC	CTGG-CTTG	TACGTCTGGA	TGGTTCGTAG
Scleroductus sp. n. 1	-----TTATCA	GTTCTA-TTC	ATTT-----	CGTGCTC---	--ATTTGTT	ATTTGATTC
Gyrodactylus eucaliae	-----GGAC	TGGGCATCTA	GTATTACA--	CGGACTTTAC	---GGTTTGC	--TAGATGTT
Gyrodactylus sp. n.	-----GTAG	GTGCTA----	GTAATACA--	CGAATTTTAC	---GGTTTGC	--T-GGTGCC
Gyrodactylus sp. n.	-----GTAT	GTACTA----	GTATTACA--	CGAACTTTAC	---GGTTTGC	--T-AGTGCG
Gyrodactylus corydorae	CAGTTTACTG	TCCTTGCTTT	ACGT-ACA--	CGAGCT----	---GCTTTCT	CTCGTGAAC
Gyrodactylus corydorae	CAGTTTACTG	TCCTTGCTTT	ACGT-ATA--	CGAGCT----	---GCTTTCT	CTCGTGAAC
Gyrodactylus corydorae	CAGTTTACTG	TCCTTGCTTT	ACGT-ATA--	CGAGCT----	---GCTTTCT	CTCGTGAAC
Gyrodactylus superbus	CAGTTTACTG	ACCTCGCTTT	ACGT-TTA--	CGAGCT----	---GCTTTGT	CTCATGGAAC
Gyrodactylus anisopharynx	CGGTTTACTG	GCCTTGCTTT	CGCT-TTA--	TGAGCT----	---GCTTTGT	CTCGTGAAC
Gyrodactylus hoffmani	-----TTG	TGNTNCTTA	GTATTACA--	CGGTCTNTAC	G--GTTTGCT	AGTTGTC-CC
Gyrodactylus sp. n.	-----TATAA	CCTTTACTTT	ACGTCTTAA--	CGAGCC----	---GCTTTGT	CTCATGATAC
Gyrodactylus sp. n.	-----GTAG	TGTTTCGATC	AAAANTCA--	TCCGCTTAGC	GTGGCCCTTC	AAACGTTACT
Gyrodactylus sp. n.	-----TCGA	TGCTAT---	GTATTACT--	CGGACTTGAC	---GGTTTCA	--ATAGCCTC
Gyrodactylus turnbulli	-----ACAC	GGCTTTGACG	GTTTGCTA--	CTTCTT---	-----TTCCA	--TCAGCGCC
Gyrodactylus poecilae	-----ACAC	GGCTTTGACG	GTTTGCTA--	CTTCTT---	-----TTCCA	--TCAGCGCC
Gyrodactylus buillatarudis	-----TCTC	GTACTAAACG	GTCACCTG--	AGTCTTATGC	C--ATTTCTT	--TCAGCGCT
Gyrodactylus pictae	-----ACAC	GGCTTTGACG	GTTTGCTA--	CTTCTT---	-----TTCCA	--TCAGCGCC
Fundulotrema stableri	-----GCTA	AAGGTTGATA	GGATTACA--	CGAACTTTAC	G--GTTTCTT	ATCCACTTTT
Acanthoplacatus sp.	CTGG--GTAA	TTGGTACTG	CAAT--CT--	CGACCTATCC	G--GTTTGC-	-----AGTTT
Gyrdicotylus gallieni	GGTTCTTCTC	TAATTACAAA	GAGCGTTTAA	GCTA-TATGG	CTGGTATATA	-GCCTTACGC
Macrogyrodactylus polypteri	GGTTCTTCTC	TAATTATA-T	GAGCATATGT	GTA--CTTAG	T--GTTAATA	-ACTTTACAC
Gyrodactylus anquillae AUS	CTAGTTGAGC	TCTGAACGGG	AAAT---G--	TGATCTTTTC	-----TTGT-	-ACTGA-GTT
Gyrodactylus nipponensis	-----GGTG	GTGGCCTAGG	GTTTCA-A--	CGAACTTTAC	---GTTAACC	--CTA-GGTT
Gyrodactylus arcuatus	-----GGTG	GTGGCCTAGG	GTTTCA-A--	CGAACTTTAC	---GTTAACC	--CTA-GGTT
Gyrodactylus ostendicus	-----GTTG	GTGGCCTAGG	GTTTCA-A--	CGAACTTTAC	---GTTAACC	--CTACGGCT
Gyrodactylus branchialis	-----GTTG	GTGGCCTAGG	GTTTCA-A--	CGAACTTTAC	---GTTAACC	--CTACGGCT
Gyrodactylus cf. micropsi	CTAGAGGAGC	TTTGAACGAG	GAAT---G--	TGATCTTTTC	-----TTGT-	-GATGA-GCT
Gyrodactylus salaris	CCTGTGGTGT	TCTGATCTCG	GTATTACA--	CGGACTTTAC	G--GTTTGTG	AGATGAAGTT
Gyrodactylus pungitii	CCTGTGGTGT	TCTGATCTCG	GTATTACA--	CGGACTTTAC	G--GTTTGTG	AGATGAAGTT
Gyrodactylus kobayashii	CCAGTGGTGT	TGGATTTTGT	GTATTACA--	CGGCTTTTGC	G--GTTTGTG	AATTGATGTT
Gyrodactylus rarus	-----TTGA	TGGAATCTA	GTACTACA--	CGGACTTTAC	---GGTTTGC	--TAGGGTTT
Gyrodactylus bychowskii	GGTTCTTCTC	TAATTAT--T	AAGTACTAAT	GTA--TATAG	T--GTTAATA	-ACACTACAC
Gyrodactylus anquillae EUR	CTAGTTGAGC	TCTGAACGGG	AAAT---G--	TGATCTTTTC	-----TTGT-	-ACTGA-GTT
Gyrodactylus truttae	CCTGTGGTGT	TCTGATCTA	GTACTACA--	CGGCTTTTAC	G--GTTTACT	AGATAAAGTT
Gyrodactylus gasterostei	CCTGTGGTGT	TCTGATCTT	GTATTACA--	CGGCTTTTAC	G--GTTTGA	AGTTGAAGTT

	665	675	685	695	705	715
Udonella sp.	AGTGGCTTAC	GTGTGATTGT	AAC-TTCGAT	AGTGTAGGGG	AGCTTCTCGA	-----
Phanerothecium sp.2	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TNGGATA
Phanerothecium sp.3	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TGTGTAT
Phanerothecium spinulatum	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TATGAGT
Phanerothecium sp.	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TATGAGT
Phanerothecium sp.	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TGTGTGT
Phanerothecium sp.	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TGTGTGT
G702	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---ATT-GT
Onychogyrodactylus sp.	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGAC-TGA	TGTGT-----	---TTCCAG
Aglaioogyrodactylus coneii	AGGGGACTCT	TTTTTCCCTG	GGTGTACCTT	T---CAGTA	AGCGGA---	---GGTCCCTG
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAAACCCA	CA--ACATGA	CTTGTA---	---TATGTGA
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTAGCATGA	CTTGTA---	---TATGTGA
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTAGCATGA	CTTGTA---	---TATGTGA
Aglaioogyrodactylus ctenistus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTAGCATGA	CTTGTA---	---TATGTGA
Phanerothecioides sp.	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTAGCATGA	TGTGTATGGT	AGTCAATGTT
Phanerothecium ha	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Aglaioogyrodactylus forficulatus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGTCAAGG	CAAGTC---	---TATATAA
Aglaioogyrodactylus calamus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGTCAAGG	CAAGTC---	---TATATAA
Aglaioogyrodactylus calamus	TGTGGCTTAA	TTGTAACGCT	AGTAGTGCTT	TGTGTCAAGG	CAAGTC---	---TATATAA
Género n. B sp. n. 1	TGAACACTG-	GCTTTACGTG	CCTTACGGG	TTCACGTGCG	TGTGTA----	---TAGTAG
Scleroductus sp. n. 1	GTGGTCGTGA	COGTTGGTTG	ATCATTTTCT	TGTTATTTGT	C-----	-----
Gyrodactylus eucaliae	CACCTACTAA	TGCCATATCG	CTGG-----	GCTCATTATA	ACCT---CG	TTCTAATGAG
Gyrodactylus sp. n.	TACCTCAAT	GAGCCTTGCT	ATGG-----	GCTGCG---	-TCT---CG	---ATCAGG
Gyrodactylus sp. n.	TACCTCAAT	GAGCCTTGCT	CTGG-----	GCTGCG---	-TCT---CG	---ATCAGG
Gyrodactylus corydorae	CAAGTTAAGT	--GTACTTCG	GTAATTTCTT	TCTTTTCCGA	CTTACGGGGT	TTCAATCAGG
Gyrodactylus corydorae	CAAGTTAAGT	--GTACTTCG	GTAATTTCTT	TCTTTTCCGA	CTTACGGGGT	TTCAATCAGG
Gyrodactylus corydorae	CAAGTTAAGT	--GTACTTCG	GTAATTTCTT	TCTTTTCCGA	CTTACGGGGT	TTCAATCAGG
Gyrodactylus superbus	TATGTATAGT	-----TTCA	-----CTAT	ACTTACCAGG	CTTACGGGGT	TCCATTCAGG

Gyrodactylus anisopharynx	TAAGTACTGC	CAACTACTTTT	GTATTACTTT	ACTTGACCGT	CTTACGGGGT	TTCATTACAGG
Gyrodactylus hoffmani	ATCTC----C	TATGCCTATG	CGCTGGGTCC	GATTCT----	-----	--CTATCGGG

	665	675	685	695	705	715
Gyrodactylus sp. n.	TTGTAGTGT	---TGATTCA	-CGTCTCATT	ACTTAAC-CA	CTTACGGAGT	ATCATTTAGT
Gyrodactylus sp. n.	ACCGCGTGAC	TGAAGCTGTG	TCCAGAGGCT	TTTCCAG---	-----	--CCTTTGGA
Gyrodactylus sp. n.	GGTTCCTCT	TGGCTATGCG	CTGG-----	GCCCGGGATA	CCTT---C--	-TTTCTCGGG
Gyrodactylus turnbulli	GGGCCTCATT	AGATTGAGCG	ACTCC----A	AGTCGTG---	-ATT---GAA	AAT-GGGGTA
Gyrodactylus poeciliae	GGCCTCCGAT	TGGAGGGGCG	GGAA-----	A-CCGTC---	-CCA---AAG	GTT-GGGGTG
Gyrodactylus bullatarudis	GGGCCTCTTT	GTATAGAGCG	GTAA-----	ATCCGTT---	-CTA---AAC	ATTTGGGGTG
Gyrodactylus pictae	GGGCCTCATT	GGATAGAACC	ATTC-----	-GTCGTA---	-CTT---GAA	AAT-GGGGTA
Fundulotrema stableri	GGTTC---AA	CTGTCAAATG	CGCT---GGG	GCTT-----	-----	GAT CTAATCAGCG
Acanthoplacatus sp.	CTCTGATCAG	TGTGTATTCC	GTCT----G	TATCA-GCGG	GTTCCGCTCGT	TGGTATGGA-
Gyrdicotylus gallieni	GGCACAGGGT	GTGTGGCTTA	GTTATTTAGT	AACGCTGTAC	TGTGTCTCA-	---CGTGTA
Macrogyrodactylus polypteri	TACACAGGGT	GTGTGGCTTA	GTAATA-AGT	AACGCTGTAC	TGTGTT----	---GAGTAA
Gyrodactylus anguillae AUS	CGCCC--TGA	TTATTAAGCA	GGTTGCAGAG	TATT-----	-----	T ATATTCTGCG
Gyrodactylus nipponensis	GTCCCCGCTT	ATGCTCAAATG	CTGG-----	GGTT-----	-CTC---GGC	TTGCCCTGAA
Gyrodactylus arcuatus	ATCCCCGCTT	ATGCTCAAATG	CTGG-----	GGTT-----	-CTC---GGC	TTGCCCTGAA
Gyrodactylus ostendicus	TCCCCACCTT	ATGCTCAAATA	CTGG-----	GGTT-----	-CTT---GGC	TCGCCCTGAA
Gyrodactylus branchialis	TCCACCACCT	ATGCTCAAATA	CTGG-----	GGTT-----	-CTT---GGC	TTGCCCTGAA
Gyrodactylus cf. micropsi	CGCCC--TGA	TAATTAGGCA	GGTTGTTGAG	CATT-----	-----	T ATGTTCTGCA
Gyrodactylus salaris	CACAT-TCGA	TGAGTATGCG	GCTT-CTGAG	TATTACACGG	ACTTTACGGT	TTGCTCGGAA
Gyrodactylus pungitii	CACAC-TCAA	TGATTAGACG	GCTT-CTGAG	TATTACACGG	ACTTTACGGT	TTGCTCGGAA
Gyrodactylus kobayashii	CACGCCTTTA	TAGTAAAGCA	GCTT-CAGAG	TATTACACGG	TCTTGACGGT	TTGCTCTGAA
Gyrodactylus rarus	CACHTTCCAA	TGCTTATGCG	CTGG-----	GCTCGAGGGT	GCTT---CGG	TACTCTCGGG
Gyrodactylus bychowskii	TTCTTGCGA-	GTGTGGCTTA	ATCATA-GTT	ATTGCTCTCT	TGATTA----	---GTGTAG
Gyrodactylus anguillae EUR	CGCCC--TGA	TTATTAAGCA	GGTTGCAGAG	TATT-----	-----	T ATATTCTGCG
Gyrodactylus truttae	CACGC-TCAA	TGATTAGACG	GCTT-CTGAG	TATTACACGG	ACTTTACGGT	TTACTCGGAA
Gyrodactylus gasterostei	CACAC-TCGA	TGATTAGACG	GCTT-CTGAG	TATTACACGG	ACTTTACGGT	TTGCTCGGAA

	725	735	745	755	765	775
Udonella sp.	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Phanerothecium sp.2	TGG--TAATA	GCCTTATTGT	TGCCTNGN--	--AAGACCNC	GATTCAATT--	-----
Phanerothecium sp.3	ATGGTTACTA	CTCTATTGTT	GCCTTC-T--	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAT-ACCCG
Phanerothecium spinulatum	CTG--A----	-----	-----	-----	-----	-----
Phanerothecium sp.	TTGGTTACTC	CTCTTTCTTT	GCCTTCAT--	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAT-ACCTCG
Phanerothecium sp.	ATGTTTACTG	CTCTTCTTAT	GCCTTCAT--	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGATTACCCG
Phanerothecium sp.	ATGTTTACTG	CTCTTCTTAT	GCCTTCAT--	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGATTACCCG
Phanerothecium sp. G702	TAAGGCGCAG	CTTCTTCTTT	CATA-----	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGATTACCCG
Onychogyrodactylus sp.	TTAGTTGTAG	CCT-TACTTA	CCTT-----	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGATTACCCG
Aglaiogyrodactylus coneii	TCGGTGGGGA	GCATTCAGTA	A-----	-GGGGGGCGT	CGG-----	-----
Aglaiogyrodactylus ctenistis	TTGATATCGC	TCCTTCCCTT	A-----	-TCTGACCTC	GATCAAGATG	AGCAAAAAAA
Aglaiogyrodactylus ctenistis	TTGATATCGC	TCCTTCCCTT	A-----	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Aglaiogyrodactylus ctenistis	TTGATATCGC	TCCTTCCCTT	A-----	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Aglaiogyrodactylus ctenistis	TTGATATCGC	TCCTTCCCTT	A-----	-TCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Phanerothecioides sp.	TCGCTCTTCC	TCATTATTAT	GCCTTTCT--	ATCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGATTACCCG
Phanerothecium ha	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Aglaiogyrodactylus forficulatus	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Aglaiogyrodactylus calamus	-TAATGCTTA	GCCTTAATGT	GTCT--AT--	ATCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Aglaiogyrodactylus calamus	-TAATGCTTA	GCCTTAATGT	GTCT--AT--	ATCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Aglaiogyrodactylus calamus	-TAATGCTTA	GCCTTAATGT	GTCT--AT--	ATCTGACCTC	GATTCAAGTG	AGAATACCCG
Género n. B sp. n. 1	CAATTCGATG	G----TTATC	ATACGCAT--	TACTTGCGTG	AGTGTG---	-----
Scleroductus sp. n. 1	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Gyrodactylus eucaliae	TTTGACAGCC	TCCCTATCAT	ACACGGAT-T	AGACGGTTTG	ATGGGA-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus sp. n.	CTTACAGACC	-CCGTATCAT	ACACGAAC-T	TTACGGTTTG	CTTCGG-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus sp. n.	CTTACAGACC	-CCGTATCAT	ACACGAAC-T	TTACGGTTTG	ATFGGG-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus corydora	-TTGTAGTGA	CTGTATGTAT	A-CCGTGACT	TATCCAGTAT	ACTTTAACCG	TTAGTTGCAG
Gyrodactylus corydora	-TTGTAGTGA	CTGTATGTAT	A-CCGTGACT	TATCCAGTAT	ACTTTAACCG	TTAGTTGCAG
Gyrodactylus corydora	-TTGTAGTGA	CTGTATGTAT	A-CCGTGACT	TATCCAGTAT	ACTTTAACCG	TTAGTTGCAG
Gyrodactylus superbus	-TTGTAGTGA	CTGTATGTAT	A-CAG-GACT	TA-CCAGTAT	ACTTTAGCAG	CTCTGCTGAG
Gyrodactylus anisopharynx	GTTGTATTGA	CTGTAAGTAT	AACTCTGTCT	TTTCAAGTGT	ACATCGCT--	-----
Gyrodactylus hoffmani	CTTACAGACC	TCCCTNCCAT	ACACGGACT-	TGACGGTTTG	GTGGGGAGTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus sp. n.	-GTGTATCGT	TAGCTTGTAT	A-TCG-GACT	T-TCCCGTGT	ACTTTACGAC	TATCGAGCTA
Gyrodactylus sp. n.	TCTGCAGACC	TCTCTGTAT	ACACGGACTA	CTACGGTTTA	ACGGAGAGTG	T-ACGGGGTG
Gyrodactylus sp. n.	TTTGACAGACC	CTCCGGTCAT	ACACGGTC-T	TGACGGTTTG	ACTGGGGGTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus turnbulli	GTTTTGTACC	CCAAATTGTT	ACACGCAC-T	AAGCGGTTGC	AGTTCGGGTG	G-TGTAGCTC
Gyrodactylus poeciliae	TATTTGAACC	CCACTGTTAT	ACACGGCC-T	TAACGGTTTA	ACGGTGGGTG	TTAGCAACTC
Gyrodactylus bullatarudis	TATTTGAACC	CCGCTTCTTT	ACACGACT-T	AAACGGTTGA	GAAGTGGGTG	T-AGCAACTC
Gyrodactylus pictae	GTTTTGTACC	CCAAATTGTT	ACACGCAC-T	AAGCGGTTGC	AGTTCGGGTG	G-TGTAGCTC
Fundulotrema stableri	TATACAGACC	TGACCTGCAT	ACACGAAC-T	TTACGGTTTG	TGGGTTAGTG	A-AACAGCTC
Acanthoplacatus sp.	---TATGGACC	TACAGTCTAT	ACACGACC-T	ACCCGTTTG	ACTTGTGGTG	T-AGTAGCTC
Gyrdicotylus gallieni	NGTCCATATG	GTTTCGCTCGT	AACTGGCT--	CCCCGACCTC	GATTTCGANCG	TGAATTACCCG
Macrogyrodactylus polypteri	GGGC--TATG	-----TTGCA	AGCTCATC--	TGCCGATTTT	C---TGACCT	CGATTTCGAGC
Gyrodactylus anguillae AUS	GCTAAAGACC	TTTTATACAT	ACACGCTG-T	TGGCGGTTTG	TGTGAATGTA	A-TGTAGTCT
Gyrodactylus nipponensis	CTTACAGACC	-CCCCGTTAA	ACACGAACAT	G-ACGGTCTA	ATGGGG-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus arcuatus	CTTACAGACC	-CCCCGTTTG	ACTCGAACAT	A-ACGGTCTT	ATGGGG-GTG	G-AGTAGCTC
Gyrodactylus ostendicus	CTTACAGACC	-CCCCGTTAA	ACTCGAACAT	TTACGGTGCA	ATGGGG-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus branchialis	CTTACAGACC	-CCCCGTTAA	ACTCGAACAT	TTACGGTGCA	ATGGGG-GTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus cf. micropsi	TCTAAAGACC	TTTTGCTCAT	TCACGCTG-T	TGGCGGTTTG	GGTGATTTGT	T-TGTAGTCT
Gyrodactylus salaris	GTTAAAGACC	ATTCTTTTAT	ACACGGCC-T	TTACGGTTTG	ATAGAATGAG	A-AATAGCTC
Gyrodactylus pungitii	GTTAAAGACC	ATTCTTTTAT	ACACGGCC-T	TTACGGTTTG	ATAGAATGAG	A-AATAGCTC
Gyrodactylus kobayashii	GT-AAAGACC	TCCATTTTAT	ACACGACC-T	TTACGGTTTG	ATGTGGAGTG	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus rarus	TTTGACAGACC	ACCTTATCAT	ACACGGAT-T	ATACGGTTTG	ATGAGGTTGT	T-AGTAGCTC
Gyrodactylus bychowskii	TGTT--TCTG	ACTAATTGGA	ATATTAAC--	AACCATTAAC	GGTGTAGATT	CGATGTGGCT
Gyrodactylus anguillae EUR	GCTAAAGACC	TTTTATACAT	ACACGCTG-T	TGGCGGTTTG	TGTGAATGTA	A-TGTAGTCT
Gyrodactylus truttae	GTTAAAGACC	ATTCTTTTAT	ACACGACT-T	TTACGGTTTG	ATAGAATGAG	A-AATAGCTC
Gyrodactylus gasterostei	GTTAAAGACC	ATTCTTTTAT	ACACGGCC-T	TTACGGTTTG	ATTGGATGTA	A-AATAGCTC

	785	795	805
Udonella sp.	-----	-----	-----
Phanerothecium sp.2	-----	-----	-----
Phanerothecium sp.3	CTGAACTTAA	GCATTC----	-----
Phanerothecium spinulatum	-----	-----	-----
Phanerothecium sp.	CTGAACTTAA	GCATAC----	-----
Phanerothecium sp.	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
Phanerothecium sp.	CTGAACTTAA	TCATAT----	-----
G702	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
Onychogyrodactylus sp.	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
Aglaioogyrodactylus conei	-----	-----	-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	AAAATGAGAA	AACCCC----	-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CTGAACTTAA	GCTT-----	-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
Aglaioogyrodactylus ctenistus	CTGAACTTAA	GCATA-----	-----
Phanerothecioides sp.	CTGAACTTAA	GCATTC----	-----
Phanerothecium ha	-----	-----	-----
Aglaioogyrodactylus forficulatus	-----	-----	-----
Aglaioogyrodactylus calamus	CTGAACTTAA	GCA-----	-----
Aglaioogyrodactylus calamus	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
Aglaioogyrodactylus calamus	CTGAACTTAA	GCATAT----	-----
G�nero n. B sp. n. 1	-----	-----	-----
Scleroductus sp. n. 1	-----	-----	-----
Gyrodactylus eucaliae	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ATATGAGCAG
Gyrodactylus sp. n.	CAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	ATATGAACAG
Gyrodactylus sp. n.	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	ACATGAACGG
Gyrodactylus corydoraе	TCGCATCGAC	TTGGCTCGTC	CTTATGGATG
Gyrodactylus corydoraе	TCGCATCGAC	TTGGCTCGTC	CTTATGGATG
Gyrodactylus corydoraе	TCGCATCGAC	TTGGCTCGTC	CTTATGGATG
Gyrodactylus superbus	TTACCCGTGAC	TTGGCTCATT	CCTTT---TG
Gyrodactylus anisopharynx	-----	-----	-----
Gyrodactylus hoffmani	TAGTGGTTCT	TTCCTTAATA	TTATGAGCAG
Gyrodactylus sp. n.	ATGAGTATAC	CTAGGTCGTT	GCTTGGCTTT
Gyrodactylus sp. n.	TAGTNNTTCT	TCT-TTAATG	ATATGGACTA
Gyrodactylus sp. n.	TAGT-----	-----	-----
Gyrodactylus turnbulli	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGTAC
Gyrodactylus poeciliae	TAGTGGTTCC	TTCCTTAATA	ACATGAGTGA
Gyrodactylus bullatarudis	TAGTGGTTC-	TYCCTTAATT	ATATGAGTGA
Gyrodactylus pictae	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGTAC
Fundulotrema stableri	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGTAG
Acanthoplacatus sp.	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GCCTGGATTG
Gyrdicotylus gallieni	CNGAAACTTA	AGCATATCCN	NTAAN----
Macrogogyrodactylus polypteri	GGATWACCC-	-----	-----
Gyrodactylus anguillae AUS	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GTATGGGTAG
Gyrodactylus nipponensis	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGCAG
Gyrodactylus arcuatus	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGCAG
Gyrodactylus ostendicus	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGCAG
Gyrodactylus branchialis	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ACATGAGCAG
Gyrodactylus cf. micropsi	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GTATGGGTAG
Gyrodactylus salaris	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GCTTGGGTAG
Gyrodactylus pungitii	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	ACTTGGGTGG
Gyrodactylus kobayashii	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	ACTTGGGTAG
Gyrodactylus rarus	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATA	ATATGAGCAG
Gyrodactylus bychowskii	TGGTAATTCT	CGTAACGTCA	TCTACT----
Gyrodactylus anguillae EUR	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GTATGGGTAG
Gyrodactylus truttae	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	ACTTGGGTAG
Gyrodactylus gasterostei	TAGTGGTTC-	TTCCTTAATT	GCTTGGGTAG