

11
257

00361



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Análisis del estado taxonómico de las especies ameri-
canas del género Proteocephalus Weinland, 1858,
(Cestoda: Proteocephalidea)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)

P R E S E N T A :
LUIS GARCIA PRIETO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. MARCOS RAFAEL LAMOTHE ARGUMEDO

MEXICO, D. F.

1993

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

RESUMEN

I.- INTRODUCCION	1
II.- ANTECEDENTES	
2.1 Historia del género <u>Proteocephalus</u>	3
2.2 Posición taxonómica retrospectiva de las especies americanas de los géneros <u>Ophiotaenia</u> y <u>Proteocephalus</u>	9
III.- OBJETIVOS	21
IV.- METODOLOGIA	23
V.- RESULTADOS Y DISCUSION	
5.1 Taxonomía del género <u>Proteocephalus</u>	
5.1.1 Revisión Histórica de sus Diagnósis	27
5.2 Situación Taxonómica de los géneros <u>Ophiotaenia</u> , <u>Batrachotaenia</u> y <u>Testudotaenia</u>	30
5.3 Diagnósis del género <u>Proteocephalus</u>	38
5.4 Evaluación de los caracteres morfométricos empleados para la determinación de las especies del género	39
5.5 Análisis de la composición de especies americanas del género	46
5.5.1 Especies incertae sedis	47
5.5.2 Especies inquirendae	50
5.5.3 Especies transferidas a otros géneros	60
5.5.4 Composición específica actual del género <u>Proteocephalus</u> en América	62
VI.- CLAVE PARA LA IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES AMERICANAS DEL GENERO	109
VII.- DISCUSION GENERAL	113
VIII.- CONCLUSIONES	118
IX.- LITERATURA CITADA	121

RESUMEN

En el presente trabajo, se efectúa un análisis bibliográfico de la composición de especies americanas del género Proteocephalus Weinland, 1858, cuyo número asciende a 97. Como paso inicial para la realización del mismo, se discute la relación existente entre éste y los géneros Ophiotaenia La Rue, 1911, Batrachotaenia Rudin, 1917 y Testudotaenia Freze, 1965; se les considera aquí como sus sinónimos, al no encontrarse evidencias ontogenéticas, morfológicas o fisiológicas que permitan independizarlos. Lo anterior determinó la elaboración de una nueva diagnóstico del género Proteocephalus, incorporando al mismo las especies incluídas en los tres géneros citados previamente, así como la revisión retrospectiva de la posición taxonómica de dichas especies desde su establecimiento. Por otro lado, se evalúa la utilidad de los caracteres morfológicos comúnmente empleados para la identificación de las especies del género (longitud estrobilar, presencia/ausencia y desarrollo del órgano apical, número de testículos y de ramas uterinas, disposición de la abertura vaginal con respecto a la del aparato reproductor masculino, posición del poro genital y relación entre el largo de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros) y se adicionan tres más, con base en la constancia que exhiben: grupo de hospedero, extensión de las vitelógenas y distribución de los testículos.

A partir de este conjunto de rasgos, se analiza la situación taxonómica de las 97 especies americanas descritas para el género Proteocephalus, asignando ocho al estado de incertae sedis, 32 al de species inquirendae y transfiriendo una más a otra familia del Orden. Además, se proponen las siguientes sinonimias: P. primaveraus (Sin. de P. salmonidicola): P. tumidocollus (Sin. de P. parallacticus) y P. laruei y P. pychocheilus (Sin. de P. filicollis), con lo que el número actual de especies americanas válidas del género se reduce a 51.

Finalmente, se presenta una clave para la determinación de las especies americanas del género Proteocephalus, cuya posición se encuentra bien definida, de acuerdo con el análisis realizado y se discute la problemática que enfrenta el género, la cual deberá resolverse completamente, para así tener una composición específica depurada y por lo tanto real del mismo.

I.- INTRODUCCION

La historia taxonómica del género Proteocephalus, que fue creado por Weinland en 1858, ha registrado dos controversias principales: primero, la discusión acerca de su validez con relación a otros géneros como Ichtyotaenia y Tetracotylus, problema que fue abordado y resuelto por La Rue (1914a); y segundo, los numerosos intentos de división de los que ha sido objeto, en especial los relacionados con la erección de los géneros Ophiotaenia La Rue, 1911, Batrachotaenia Rudin, 1917 y Testudotaenia Freze, 1965, hecho que dividió la opinión de los investigadores que han trabajado con el grupo a lo largo de los últimos 80 años y sobre el cual, aún hoy no se ha emitido una conclusión definitiva; no obstante, las evidencias actuales parecen apoyar la sinonimia de estos tres géneros con Proteocephalus.

El crecimiento continuo que ha experimentado este género en cuanto al número de especies que lo constituyen, aunado a la imprecisión de las descripciones de muchas de las mismas, determinaron que su composición fuera revisada en diversas ocasiones durante el presente siglo, destacando los trabajos realizados por La Rue (1911 y 1914a), Freze (1965) y Brooks (1978a), obras básicas para el conocimiento del grupo. Asimismo, los principales estudios monográficos efectuados sobre cestodos en el mundo (Wardle y McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Schmidt, 1986) han presentado el listado de las especies del género Proteocephalus conocidas hasta la fecha de su publicación, pero sin analizar detenidamente el estado taxonómico de las mismas. Lo

cual, aún cuando es comprensible dada la extensión de dichas monografías, ha ocasionado la omisión de algunas especies bien establecidas y la incorporación de otras cuya validez fue puesta en duda, o bien que fueron sinonimizadas e incluso excluidas del género en trabajos especializados sobre el orden Proteocephalidea, contribuyendo ambos aspectos a aumentar la complejidad de un género que, por su misma riqueza específica, resulta difícil de manejar.

A partir de los trabajos publicados por La Rue (1911;1914a), se implantaron los criterios taxonómicos para la determinación de las especies del género Proteocephalus, los cuales están enfocados esencialmente a la morfología de los adultos y en especial, a las características del aparato reproductor; con base en ellas, se han establecido la mayor parte de las especies que componen al género. Sin embargo, en varios estudios (Doby y Jarecka, 1964; Mead y Olsen, 1971; Chambrier, 1989b), se ha señalado la variabilidad a la que se encuentran sujetos algunos de estos rasgos y se ha cuestionado su utilización como elementos diagnósticos. No obstante, como Freze señaló en 1965 "A serious handicap for critical analysis of the composition of the genus..... is the fact that the majority of species have been encountered in nature and described only once", aspecto que en la actualidad no ha cambiado para la mayoría de ellas y que por lo tanto, dificulta el conocimiento pleno de las mismas así como el de su variabilidad, limitando la aplicación de las alternativas que han sido sugeridas por diversos autores (Brooks, 1978a; Chambrier, 1989b) para llevar al cabo su identificación, por más adecuadas que éstas sean.

11.- ANTECEDENTES

2.1 HISTORIA DEL GENERO Proteocephalus

De acuerdo con La Rue (1914a), los primeros registros conocidos sobre especies actualmente incluidas en el género Proteocephalus Weinland, 1858, referían a éstas de manera colectiva, al género Taenia Linneo, 1758, presentando en muchos casos diagnosis incompletas de las mismas, basadas exclusivamente en rasgos morfológicos externos del escólex y de los proglótidos, sin esquematizar.

Freze (1965) señaló que esta tendencia, iniciada por Muller en 1780, continuó hasta 1858, fecha en la que Weinland creó el género Proteocephalus, designando como especie tipo a Taenia ambigua Dujardin, 1845 e incorporando en él a las especies T. fillicollis Rudolphi, 1802 y T. dispar Goeze, 1782. Sin embargo, el trabajo de Weinland tuvo poca difusión en esa época, por lo que la inclusión de proteocefálicos en el género Taenia fue común hasta 1891, cuando Monticelli estableció al género Tetracotylus basándose principalmente en T. coryphicephala Monticelli, 1891 y enlistando bajo esa denominación genérica un total de 20 especies.

Paralelamente, Lonnberg en 1894 propuso al género Ichthyotaenia con base en T. fillicollis, e incluyó en el mismo a T. ocellata Rudolphi, 1802, T. longicollis Zeder, 1800, T. torulosa Batsch, 1786 y T. coryphicephala. Este género fue aceptado por autores como Riggenbach, Schneider y Luhe e incluso a partir de él, Ariola, en 1899, creó la familia

Ichthyotaeniidae. En este mismo año, Railliet señaló la afinidad de las características de Taenia ambigua con las presentadas en la diagnosis del género Ichthyotaenia y debido a que esta especie era el tipo del género Proteocephalus, consideró que el nombre genérico que debía ser mantenido por prioridad era este último (in: Freze. 1965).

Retomando la idea anterior, La Rue (1911) propuso a T. Ambigua como sinónimo de T. filicollis y estableció que debido a que éstas eran las especies tipo de los géneros Proteocephalus e Ichthyotaenia respectivamente, ambos géneros eran sinónimos, indicando además que el nombre Proteocephalus, por ser el más antiguo, debería ser retenido; asimismo, creó al género Ophiotaenia para contener a las especies parásitas de anfibios y reptiles, señalando que éstas se caracterizan por presentar los testículos separados en dos bandas laterales, a diferencia de lo que sucede en Proteocephalus, en los que se concentran en un solo campo.

Dos años más tarde, Beddard (1913a) erigió al género Ophidotaenia con base en las características particulares del útero de Ophidotaenia naja Beddard, 1913, que posee varios poros uterinos ventrales, aunque refirió que en sus demás estructuras, este género concordaba con el resto de los Ichthyotaeniidae que parasitan serpientes; al mismo tiempo, Beddard (1913b) estableció al género Solenotaenia, teniendo a S. viperis Beddard, 1913, como especie tipo y señalando como rasgo diagnóstico de éste, la presencia de una hendidura uterina ventral; en dicho trabajo,

Beddard (1913b) consideró que la diagnósis presentada por La Rue para Ophiotaenia era insuficiente, por lo que no pudo establecer con exactitud el grado de similitud entre éste y Ophidotaenia. Sin embargo, Nybelin en 1917 (*in*: Freze, 1965), estimó que debido a que ambos rasgos del útero y sus estados de transición habían sido encontrados en otros miembros del género Ophiotaenia y a que no existían otros caracteres diferenciales entre los tres géneros, tanto Solenotaenia como Ophidotaenia deberían ser considerados como sinónimos del género Ophiotaenia.

La Rue (1914a), presentó la diagnosis de P. filicollis y la comparó con las realizadas sobre T. ambigua, encontrando que las evidencias de identidad entre las dos especies eran más fuertes que las evidencias en contra, por lo que consideró a la segunda especie sinónimo de la primera. No obstante, señaló que este problema no estaba completamente resuelto, por lo que estimó necesaria la realización de un mayor número de estudios comparativos entre las mismas. A pesar de lo anterior, la propuesta de La Rue (1911 y 1914a) ha sido aceptada por gran parte de los autores que han trabajado con el grupo, como Wardle y McLeod (1952), Yamaguti (1959), Freze (1965), Brooks (1978a y 1978b) y Schmidt (1986).

Por otro lado, la validez del nombre Proteocephalus para este grupo de parásitos fue ampliamente discutida y autores como Luhe en 1899 y Meggitt en 1927 (*in*: Freze, 1965), se opusieron a su utilización ya que lo consideraron un " sinónimo junior " de Proteocephala, término asignado por Blainville en 1828 a una familia de cariofilídeos, reconociendo entonces al género

Ichthyotaenia. Sin embargo, en 1952, Wardle y McLeod revalidaron al género Proteocephalus con base en el artículo ocho del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, indicando que "generic name may be a Greek substantive for which the rules of Latin transcription should be followed"; por consiguiente, a partir del término griego cephalo puede derivarse cephalus. Freze (1965) estimó correcto su empleo principalmente por las diferencias ortográficas que presentan, las cuales evitan que se les pueda considerar sinónimos.

Con respecto a Tetracotylus, género al que Braun en 1900 enlistó entre los sinónimos de Ichthyotaenia (y por lo mismo, de Proteocephalus), La Rue (1911; 1914a) señaló que la disposición cortical de los órganos reproductores de la especie tipo (T. corvophicephala), permitía diferenciar ambos géneros, ya que en Proteocephalus éstos se localizan en el parénquima medular y con base en esta característica propuso la creación del género Monticellia, invalidando el nombre Tetracotylus debido a que previamente había sido utilizado, de manera indistinta junto con el término "Tetracotyle", para designar a un grupo de larvas de tremátodos.

Nybelin en 1917 (in: Freze, 1965) consideró que las peculiaridades de la estructura del escólex en los Proteocephalidae eran transitorias y no podían ser utilizadas como criterio taxonómico para niveles superiores al específico, razón por la que estableció al género Ophiotaenia de La Rue como sinónimo de Crepidobothrium, al que Monticelli creó en 1900 a

partir del material descrito por Baird en 1860 como Tetraboathrium gerrardi, basándose principalmente en el aspecto cordiforme de sus ventosas. En el mismo año, Rudin (1917) separó a las especies parásitas de anfibios incluidas por La Rue en el género Ophiotaenia, incorporándolas al género Batrachotaenia que él propuso, teniendo como especie tipo a B. schultzei (Hugerbulher, 1910) Rudin, 1917. Sin embargo, dicho género no fue reconocido y se le sinonimizó en varias ocasiones con Ophiotaenia, Proteocephalus y Crepidobothrium.

Entre 1925 y 1937, Woodland realizó diversos trabajos sobre el grupo, en los que presentó una diagnosis de Proteocephalus tan general, que de acuerdo con Wardle y McLeod (1952), prácticamente la mayoría de los proteocefálicos (99 %) estaban contenidos en este género, el cual fue dividido por dicho autor en dos subgéneros: Teleosteotaenia, para los parásitos de peces y Crepidobothrium, para los parásitos de anfibios y reptiles, señalando como sinónimos de Proteocephalus a los géneros: Ophiotaenia, Ophidotaenia, Acanthotaenia, Solenotaenia, Gangesia, Corallobothrium, Batrachotaenia y Choanoscolex.

La visión de Woodland acerca de la posición taxonómica de dichos géneros fue parcialmente aceptada, ya que tres de ellos (Ophidotaenia, Solenotaenia y Batrachotaenia) han sido incluidos entre los sinónimos de Ophiotaenia, a la vez que continúa la discusión sobre la sinonimia entre este género y Proteocephalus; sin embargo, las características del escólex de los otros cuatro géneros, junto con la disposición de algunos órganos reproductores, especialmente los femeninos, han permitido

validarlos como géneros independientes (Wardle y McLeod, 1952; Yamaguti, 1959), que incluso han sido incorporados a subfamilias diferentes a la de Proteocephalus (Freze, 1965; Brooks, 1978b; Schmidt, 1986).

Meggitt en 1927 (In: Wardle y McLeod, 1952), planteó el restablecimiento del género Ichthyotaenia y dada su amplitud, lo dividió en diez grupos de especies, a los que sin embargo, no asignó valor taxonómico alguno. Posteriormente, Fuhrmann en 1931 y Harwood (1933), si bien siguieron el esquema supragenérico propuesto por Woodland para los proteocefálicos, no lo aceptaron en cuanto a la sinonimia que éste propuso entre Proteocephalus y otros géneros relacionados, particularmente con Ophiotaenia; asimismo, Dollfus (1932), aún cuando señaló que las características empleadas para diferenciar estos géneros eran muy superficiales y elegidas arbitrariamente, por cuestiones de comodidad para identificarlas, prefirió adoptar la clasificación de Fuhrmann.

En publicaciones más recientes realizadas sobre el grupo, la tendencia general parece inclinarse a favor de la independencia de los géneros Ophiotaenia y Proteocephalus (Wardle y McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Freze, 1965; Schmidt, 1970; Wardle, McLeod y Radinsky, 1974; Schmidt, 1986); no obstante, se han emitido importantes opiniones en contra, sobresaliendo la de Brooks (1978a y 1978b), la cual ha sido apoyada por autores como Shoop y Corkum (1982), Chambrier y Vaucher (1984) y Chambrier (1989a, 1989b y 1990), entre otros.

2.2 POSICION TAXONOMICA RETROSPECTIVA DE LAS ESPECIES AMERICANAS DE LOS GENEROS Ophiotaenia y Proteocephalus

En esta sección se presenta la recopilación de los principales estudios taxonómicos realizados sobre los géneros Ophiotaenia y Proteocephalus, la cual incluye las revisiones genéricas efectuadas por La Rue (1911 y 1914a) y Freze (1965), así como el análisis de la posición sistemática de algunos proteocefálicos norteamericanos llevado al cabo por Brooks (1978a) y los trabajos de Wardle y McLeod (1952), Yamaguti (1959) y Schmidt (1986), quienes registraron la composición específica de los géneros en diferentes épocas.

Los resultados obtenidos en tales estudios se encuentran condensados en las TABLAS 1 y 2, para cuya realización se consideró exclusivamente a las especies de ambos géneros, parásitas de vertebrados de América¹, descritas o incorporadas a los mismos, hasta julio de 1992.

El análisis de la composición de especies americanas del género Proteocephalus efectuado en este trabajo, el cual se presenta en el inciso 4.5 del mismo, tuvo como base el registro establecido en este apartado; dicho registro está conformado por 51 especies parásitas de peces, 19 de anfibios y 27 de reptiles, cuya suma arroja un total de 97 especies descritas para el Continente Americano, que representan el 56.3% del total de especies conocidas a nivel mundial.

1 En el listado de especies válidas de los dos géneros, La Rue (1911) no proporcionó su distribución geográfica; sin embargo, el esquema presentado por dicho autor para América pudo reconstruirse con base en la información que sobre éstas se tiene en la actualidad.

TABLA 1.- POSICION TAXONOMICA RETROSPECTIVA DE LAS ESPECIES AMERICANAS DEL GENERO *Proteosphenalux* MEHLAND, 1858

ESPECIE	AUTOR	D	H	LA RUE (1911)	LA RUE (1914)	MADOLE Y NOLSON (1952)	YAMAUTI (1959)	FREIZE (1965)	BROOKS (1978)	SCHMIDT (1966)
<i>P. aberrans</i>	Brooks, 1978	N.A	A	---	---	---	---	---	1	1
<i>P. anthracinella</i>	Harwood, 1933	N.A	R	---	---	---	---	---	1	1
<i>P. alticola</i>	(Riser, 1942) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. anthonomae</i>	(Leidy, 1887) Benedict, 1900	N.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. ambigua</i>	(Zelliff, 1932) Brooks, 1978	N.A	P	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Retrachotamia	1	Oblitatoria
<i>P. angusticollis</i>	Brooks, 1978	N.A	A	---	---	---	---	---	1	1
<i>P. arandae</i>	Santos y Rojas, 1976	S.A	A	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. arcticus</i>	Cooper, 1921	N.A	P	---	---	---	---	---	1	3
<i>P. australis</i>	Chandler, 1933	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. bujanensis</i>	Hayes, 1976	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. chologaster</i>	Whittaker y Hill, 1968	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. chrasipennis</i>	Haderlie, 1953	N.A	P	---	---	---	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. corroni</i>	Wardle, 1932	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. cryptobranchi</i>	(La Rue, 1914) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Retrachotamia	1	Oblitatoria
<i>P. djilatulus</i>	(Linton, 1887) La Rue, 1911	N.A	P	1	1	3	1	1	3	1
<i>P. elongatus</i>	Chandler, 1935	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. esopus</i>	La Rue, 1911	N.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. farinaceus</i>	(MacCallan, 1921) Harwood, 1932	N.A	R	---	---	---	---	---	1	1
<i>P. filiformis</i>	La Rue, 1909	N.A	A	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. filicollis</i>	(Rufolphi, 1802) Mehlend, 1858	N.A	P	7	7	---	1	1	3	1
<i>P. flaviventris</i>	Banghan, 1925	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. flossatus</i>	(Riggenbach, 1895) La Rue, 1911	S.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. fraughi</i>	(Essex, 1929) Freze, 1965	N.A	P	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	---	3	---
<i>P. gabardi</i>	Chandler y Vaucher, 1984	C.R	P	---	---	---	---	---	3	---
<i>P. garcilli</i>	(Gomes, Cheng y Gillespie, 1958) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	---	Oblitatoria	Retrachotamia	1	Oblitatoria
<i>P. garlandi</i>	(La Rue, 1911) Harwood, 1933	N.A	R	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. hernandezii</i>	Flores, 1955	C.A	A	---	---	---	1	Retrachotamia	3	3
<i>P. iandii</i>	Woodland, 1934	S.A	P	---	---	1	3	1	3	1
<i>P. itarara</i>	(Fukushima, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941	S.A	R	---	---	3	Oblitatoria	Oblitatoria	3	Oblitatoria
<i>P. jurubutu</i>	Woodland, 1935	S.A	P	---	---	incertae sedis	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. larrea</i>	Faust, 1920	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. leucopneus</i>	(Leidy, 1888) Yamauti, 1959	N.A	P	3	3	3	2	2	3	1
<i>P. lombardi</i>	(Fukushima, 1895) La Rue, 1909	N.A	A	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Retrachotamia	1	Oblitatoria
<i>P. longicollis</i>	(Zeller, 1800) Riser, 1905	(?)	P	1	1	---	---	---	3	1
<i>P. lucioferae</i>	Wardle, 1932	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. macdonaldi</i>	(Strid y Nant, 1951) Yamauti, 1959	S.A	P	---	---	3	1	1	3	1
<i>P. macrocephalus</i>	(Grepin, 1815) Riser, 1905	N.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. macrocephalus</i>	(Diesing, 1850) La Rue, 1914	S.A	P	3	sp. inq.	incertae sedis	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. manaus</i>	(Hannus, 1925) Harwood, 1932	N.A	A	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. manzanillae</i>	Viguera, 1936	Cub	P	---	---	3	1	1	3	1
<i>P. marcoszovi</i>	(Barros, 1878) Railliet, 1899	N.A	R	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. microcephalus</i>	Haderlie, 1953	N.A	P	---	---	---	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. micropteri</i>	(Leidy, 1887) La Rue, 1911	N.A	P	4	5	3	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. microscopus</i>	Woodland, 1935	S.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. microscopica</i>	Shoop y Corkus, 1982	N.A	R	---	---	---	---	---	---	Oblitatoria
<i>P. neotomae</i>	(Leidy, 1890) La Rue, 1911	N.A	P	4	sp. inq.	incertae sedis	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. nectatus</i>	Rego y Pavaneili, 1990	S.A	P	---	---	---	---	---	---	---
<i>P. nivalis</i>	(Inglis, 1936) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Retrachotamia	3	Oblitatoria
<i>P. obscura</i>	Banghan, 1925	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. paracitellus</i>	Haeullich, 1943	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. paraguayensis</i>	(Rudis, 1917) Harwood, 1933	S.A	R	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	3	Oblitatoria
<i>P. pearsei</i>	La Rue, 1919	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. perplexus</i>	La Rue, 1911	N.A	P	2	1	1	1	1	3	1
<i>P. perspicuus</i>	(La Rue, 1911) Harwood, 1933	N.A	R	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	Oblitatoria	1	Oblitatoria
<i>P. pinus</i>	La Rue, 1911	N.A	P	2	1	---	---	---	3	1
<i>P. pirizabali</i>	(Woodland, 1935) Rego, 1985	S.A	P	---	---	Anthobothrium	Anthobothrium	---	3	Anthobothrium
<i>P. pilosellus</i>	Lynsdale, 1959	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. postum</i>	Whittaker y Iser, 1978	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. praxiteles</i>	Holland, 1952	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. psilochelus</i>	Faust, 1920	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. pusgetensis</i>	Hoff y Hoff, 1929	N.A	P	---	---	1	1	1	3	1
<i>P. pusillus</i>	Ward, 1910	N.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. psalmodicola</i>	Alexander, 1951	N.A	P	---	---	3	1	1	3	1
<i>P. psalmodini</i>	Linton, 1897	N.A	P	4	4	incertae sedis	1	sp. inquirendae	3	1
<i>P. psittacus</i>	(Galer, 1931) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Retrachotamia	1	Oblitatoria
<i>P. pterostylus</i>	Rego y Pavaneili, 1990	S.A	P	---	---	---	---	---	---	---
<i>P. simplicissimus</i>	(Leidy, 1887) La Rue, 1911	N.A	P	4	Taxia	sp. inquirendae	1	1	3	1
<i>P. singularis</i>	La Rue, 1911	N.A	P	1	1	1	1	1	3	1
<i>P. sireni</i>	(Brooks y Buckner, 1976) Brooks, 1978	N.A	A	---	---	---	---	---	3	3
<i>P. stizostethi</i>	Brooks, 1978	N.A	P	---	---	---	1	1	3	1
<i>P. testudo</i>	Huter y Tsaghan, 1933 (Magath, 1924)	N.A	R	---	---	Oblitatoria	Oblitatoria	Testudotamia	1	Oblitatoria
<i>P. trionchinus</i>	Hughes, Baker y Dawson, 1941 (Loomberg, 1894)	N.A	R	3	3	sp. inquirendae	sp. inq.	Oblitatoria	1	1
<i>P. tuiidocollis</i>	Hughes, Baker y Dawson, 1941	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. ussillensis</i>	Kasper, 1953	N.A	R	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. ussillensis</i>	Brooks, 1978	N.A	R	---	---	---	---	---	3	1
<i>P. wickliffi</i>	Banghan, 1933	N.A	P	---	---	---	---	---	3	1

D = Distribucion

H = Hospedero

N.A = Nortamerica

C.A = Centroamerica

S.A = Sudamerica

Cub = Cuba

A = Anfibios

P = Pezces

R = Reptiles

1 sp. americana valida del genero *Proteosphenalux*

--- sp. no conocida

1 sinonimo de *P. macrocephalus*

2 Sinonimo de *P. neotomae*

3 sp. no conocida

4 sp. "poco conocida"

5 Sinonimo de *P. subopaculus*

6 *Retrachotamia* *leucopneus*

7 Registro americano invalidado

TABLE 2.- POSICION TAXONOMICA RETROSPECTIVA DE LAS ESPECIES AMERICANAS DEL GENERO *Ophiolaemia* LA RUE, 1911

ESPECIE	AUTOR	D	R	LA RUE (1911)	LA RUE (1914)	W Y W (1952)	YAMAGUTI (1959)	PRESC (1965)	SCHEIDT (1966)
<i>O. barbieri</i>	Viguera, 1934	Cuba	R	---	---	1	0	0	0
<i>O. bogartiensis</i>	Strid y Toria, 1954	S.A.	A	---	---	---	0	3	0
<i>O. bofontis</i>	Viguera, 1942	Cuba	A	---	---	1	0	1	0
<i>O. calmetei</i>	(Barrois, 1898) La Rue, 1911	S.A.	R	0	0	0	0	0	0
<i>O. crataeghorax</i>	(Parodi y Widalsowich, 1916) Wolffbugel, 1943	S.A.	A	---	---	1	1	3	1
<i>O. cokerana</i>	Cordero, 1946	S.A.	R	---	---	1	0	4	0
<i>O. crilla</i>	Mpoune y Landera, 1981	N.A.	P	---	---	---	---	---	1
<i>O. crutalli</i>	Lopez-Meyra y Diaz, 1958	S.A.	R	---	---	---	1	1	1
<i>O. crsadorantis</i>	Dyer, 1926	S.A.	A	---	---	---	---	---	---
<i>O. elsonata</i>	Pehrman, 1927	S.A.	R	---	---	1	0	0	0
<i>O. flava</i>	Rudin, 1917	S.A.	R	---	---	0	0	0	0
<i>O. hibernensis</i>	Prece y Kysavy, 1976	Cuba	R	---	---	---	---	---	0
<i>O. hirtella</i>	Rudin, 1917	S.A.	R	---	---	0	0	0	0
<i>O. lectea</i>	(Leidy, 1855) La Rue, 1911	N.A.	R	sp. inq.	sp. inq.	in. sedis	0	sp. inq.	0
<i>O. lenha</i>	(Woodland, 1933) Wardle y McLeod, 1952	S.A.	P	---	---	0	2	2	2
<i>O. loessi</i>	Aranda-Rago, 1967	S.A.	R	---	---	---	---	---	0
<i>O. macrobrachia</i>	Rudin, 1917	S.A.	R	---	---	0	0	0	0
<i>O. nattereri</i>	(Parosa, 1901) La Rue, 1911	N.A.	R	5	5	5	0	0	0
<i>O. neri</i>	Wolffbugel, 1943	S.A.	A	---	---	1	0	1	0
<i>O. olsoni</i>	Dyer y Altig, 1927	S.A.	A	---	---	---	---	---	0
<i>O. ravenosa</i>	(Rudolphi, 1819) La Rue, 1911	N.A. y S.A.	R	0	0	?	0	0	0
<i>O. rothmundi-jennexi</i>	Rudin, 1917	S.A.	R	---	---	0	0	0	0
<i>O. rupertis</i>	(Beddard, 1913) Rudin, 1917	S.A.	R	---	1	5	5	4	5

D = Distribucion H = Hospedero

N.A. = Norteamerica
C.A. = Centroamerica
S.A. = Sudamerica

P = Pez
A = Anfibio
R = Reptil

1 Sp. americana valida del genero *Ophiolaemia*
 --- Sp. no conocida suu
 1 Sp. no considerada en el estado
 2 Sp. incluida en el genero *Neomyscoides*
 3 Sp. incluida en el genero *Hexacholania*
 4 Sp. incluida en el genero *Tetradolania*
 5 Sp. valida no registrada en America
 ? especie de validez dudosa

a) Proteocephalus

En la primera revisión del género Proteocephalus, efectuada en 1911, La Rue reconoció la validez de ocho especies americanas (cinco de ellas descritas por él en ese mismo año) y señaló a otras cuatro como "especies poco conocidas", entre las que incluyó a P. simplicissimus (Leidy 1887) La Rue, 1911, sin registrar su procedencia; asimismo, estableció a Taenia dilatata (Sin. de Proteocephalus dilatatus (Linton, 1889) La Rue, 1911) como sinónimo de P. macrocephalus (Creplin, 1815) Nufer, 1905. En la diagnóstico del género presentada en el mismo trabajo, La Rue registró a los peces como únicos hospederos definitivos de Proteocephalus spp., creando al género Ophiotaenia para contener a las especies parásitas de anfibios y reptiles, entre las que sin embargo, omitió a T. trionychinum, recolectada por Lonnberg en 1894 del intestino de una tortuga.

En la monografía publicada por La Rue (1914a), el número de especies americanas válidas se mantuvo en ocho, debido a que para ese año P. filicollis aún no había sido recolectado en peces de este continente, pues los registros de dicha especie en Norteamérica, realizados por Leidy en 1886 y por Benedict en 1900, fueron descartados por La Rue, quien después de analizarlos, propuso su inclusión en las especies P. perplexus La Rue, 1911 y P. exiguus La Rue, 1911, respectivamente.

En dicho trabajo, La Rue consideró a P. macrophallus (Diesing, 1850) La Rue, 1914, como species inquirenda junto con P. nematosoma (Leidy, 1890) La Rue, 1911 a la que anteriormente

habla enlistado como "especie poco conocida", estableciendo además a Taenia leptosoma Leidy, 1890 como su sinónimo y señalando que el nombre P. nematosoma debería conservarse por prioridad; asimismo, T. somatolepta, denominación propuesta por Monticelli en 1891 para P. nematosoma, fue sinonimizada con esta última especie. P. salvelini (Linton, 1897) La Rue, 1914, fue mantenida por La Rue entre las "especies poco conocidas" del género, después de estudiar el escaso material en el que Linton se basó para crearla.

Con respecto a Taenia micropteri Leidy, 1887, (especie a la que en 1911 incluyó en el género Proteocephalus) La Rue (1914a), señaló que probablemente se tratara de la forma larvaria de Proteocephalus ambloplitis, ya que la descripción presentada por Leidy para la primera especie, basada en seis plerocercoides, coincidía con la de P. ambloplitis, además de que su distribución y hospederos eran similares.

P. simplicissimus fue excluida del género por La Rue debido a lo impreciso de su descripción, en la que solo se refieren la forma del escólex y de los proglótidos y a que su hospedero es un pez exclusivamente marino, señalando que el nombre con que Leidy la describió originalmente (T. simplicissima), debería ser retenido.

Para esta fecha, La Rue consideró a los peces como hospederos definitivos exclusivos de las especies del género.

El número de especies americanas registradas por Wardle y

McLeod hasta 1952 fue de 24, ya que para entonces, la distribución de P. filicollis aún se consideraba restringida a Europa; sin embargo, para esta fecha hablan sido descritas por lo menos dos especies más: P. maniuariphilus Pérez-Vigueras, 1936 y P. salmonidicola Alexander, 1951, la primera omitida por dichos autores sin explicar el motivo y la segunda probablemente no considerada debido a la fecha en que se publicó su descripción.

La eliminación de P. dilatatus, P. micropteri y P. leptosoma de su listado de especies válidas, sugiere que Wardle y McLeod coincidieron con las propuestas de La Rue (1911;1914a) sobre la situación taxonómica de tales especies, no así con las planteadas por el mismo autor para P. salvelini, P. nematosoma y P. macrophallus, a las que ellos consideraron especies incertae sedis junto con P. kuvukuyu, descrita por Woodland en 1931. Como species inquirendae señalaron a P. simplicissimus y a P. trionnychinus, que previamente fue transferida al género Proteocephalus por Hughes et al., (1941).

De acuerdo con Wardle y McLeod (1952), las especies del género Proteocephalus en estado adulto, parasitan a peces de agua dulce y raramente a anfibios.

En 1959, Yamaguti enlistó a las especies descritas para el género Proteocephalus, estableciendo en 41 el número de especies registradas en América (aún cuando puso en duda la inclusión de P. trionnychinus entre éstas); sin embargo, excluyó de su listado a P. jandia Woodland, 1934 sin aclarar las razones y a P. platystomi Lynsdale, 1959, debido a que esta especie fue

publicada en el mismo año en que apareció su trabajo. Por otro lado, Yamaguti señaló al lago Michigan, E.U.A., como la localidad americana de colecta de P. filicollis y a los peces Coregonus nigripinnis, C. artedj y C. prognathus como sus hospederos, aparentemente con base en el registro realizado por Benedict en 1900, a pesar de que éste había sido invalidado por La Rue (1911 y 1914a) al utilizar el material de Benedict para erigir a P. exiguus, especie a la que el propio Yamaguti aceptó como válida en 1959.

Probablemente debido a la extensión de su obra, la selección de especies del género Proteocephalus presentada por Yamaguti no fue lo suficientemente cuidadosa y ocasionó que considerara como válidas especies cuyas descripciones son incompletas o bien, que han caído en sinonimia (TABLA 1).

Con relación a las afinidades hospedatorias del género, Yamaguti señaló que las formas adultas podían encontrarse parasitando el intestino de peces de agua dulce y ocasionalmente anfibios y reptiles.

En la revisión más reciente del género Proteocephalus, efectuada por Freze (1965), el número de especies americanas reconocidas disminuyó con respecto al registrado por Yamaguti en 1959, de 41 a 31, ya que Freze restableció como especies inquerendae a siete especies validadas por dicho autor, además de aceptar las dos sinonimias propuestas por La Rue (1911 y 1914a), a las que Yamaguti enlistó entre las especies válidas del género; asimismo, Freze transfirió a P. hernandezii Flores-Barroeta, 1953,

al género Batrachotaenia, excluyendo a los anfibios y a los reptiles como hospederos de Proteocephalus e incorporó a Ophiotaenia fragile (Essex, 1929) Wardle y McLeod, 1952, parásita de peces, a dicho género pero sensu lato, pues pese a que sus características coinciden con las descritas para Ophiotaenia, Freze consideró que este último género era parásito exclusivo de anfibios y reptiles y señaló que dada su elevada especificidad "it is difficult to imagine the parasitism of a few species in hosts of other classes with the deviation from the principle of a linked evolution..... of the system parasite - host", además de que la existencia de similitudes morfológicas "does not prove the relationship between P. (s.l.) fragile (Essex, 1929) Freze, 1965 and family Ophiotaeniidae".

A esta misma condición fue asignado P. simplicissimus, aunque en este caso Freze señaló que su inclusión entre los proteocefálicos era dudosa. Asimismo, la incorporación de P. trionychinus al género Ophiotaenia sensu lato estuvo basada principalmente en criterios de especificidad hospedatoria.

Coincidiendo con Yamaguti (1959), Freze (1965) enlistó a P. filicollis entre las especies americanas; sin embargo, al igual que este autor, no refirió el registro de manera bibliográfica y señaló como hospederos de la especie a los mismos peces en los que se le encontró originalmente en Europa.

Brooks (1978a) rechazó el esquema de clasificación planteado por Freze (1965), al revisar la posición sistemática de los proteocefálicos de anfibios y reptiles de Norteamérica,

transfiriendo a 16 especies (incluidas en los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia, Testudotaenia y Crepidobothrium) al género Proteocephalus y describiendo además, tres especies nuevas, que sumadas a las cuatro erigidas en América a partir de 1965, elevaron a 54 el número de especies registradas en el continente, ya que de acuerdo con Brooks (1978a), la identidad de P. trionychinus (especie a la que se refirió como Tetrabothrium trionychinum Lonnberg, 1894), no estaba resuelta, dada la insuficiencia de su descripción original y la similitud que observó entre las características de P. australis y las señaladas para la primera especie por McNigth, quien la redescubrió al encontrarla parasitando tortugas de E.U.A., en 1959 (In: Acholonu, 1970).

El registro de la composición específica del género Proteocephalus presentado por Schmidt (1986), comprendió un total de 49 especies americanas, ya que este autor aceptó la validez del género Ophiotaenia y con ello rechazó la integración de 16 de las 19 especies parásitas de anfibios y reptiles de Norteamérica propuesta por Brooks (1978a); no obstante, la reducción en el número de especies de América no fue tan marcada, debido a que Schmidt (1986) únicamente elaboró un listado de las mismas, sin profundizar en el análisis de su situación taxonómica, de ahí que incluyera entre las especies válidas a once que a lo largo de los diferentes estudios efectuados sobre el género, habían sido consideradas como species inquirendae o como sinónimos de otras.

La omisión de P. hernandezii y P. sireni (Brooks y Buckner, 1976) Brooks, 1978 de su listado probablemente fue accidental, ya

que los artículos en los que Flores-Barroeta (1955) describió a la primera especie y Brooks (1978a) caracterizó a la segunda, están contenidos en las referencias bibliográficas de su trabajo.

Por otro lado, Schmidt (1986) transfirió a P. micruricola Shoop y Corkum, 1932 al género Ophiotaenia, en el que también incluyó a P. fragile y a P. testudo, asignadas por Freze (1965) a los géneros Proteocephalus y Testudotaenia, respectivamente. Asimismo, señaló a Europa y a Norteamérica como el Área de distribución de P. filicollis, basándose en los mismos datos que Yamaguti (1959), lo cual constituye un error, debido a que el primer registro de esta especie en el Continente Americano fue realizado por Hoffman (1967), al encontrarla parasitando a Eucalia inconstans en E.U.A.; posteriormente, Hanek y Threlfall (1970), señalaron su presencia en Gasterosteus aculeatus y Leong y Holmes, 1974 (in: Margolis y Arthur, 1979) en Coregonus artedii, ambos procedentes de Canadá. Sin embargo, en ninguno de los tres registros se realizó la redescripción de P. filicollis ni se señalaron los rasgos considerados para su determinación.

De la misma forma, Schmidt (1986), restringió equivocadamente la distribución geográfica de P. faranciae (MacCallum, 1921) Harwood, 1932, a la parte sur del continente, pese a los registros referidos por Brooks (1978a) para la región norte.

Al establecer la diagnósis del género Proteocephalus, Schmidt consideró a sus especies como parásitas de peces, anfibios y reptiles, indistintamente.

A partir de 1983 (fecha en la que Schmidt finalizó la revisión bibliográfica con la que elaboró su libro, publicado en 1986) y hasta 1991, el número de especies americanas nuevas aumentó en tres, dos descritas de peces sudamericanos (P. ocellatus Arandas Rego y Pavanelli, 1990 y P. serrasalmus Arandas Rego y Pavanelli, 1990) y una de un pez de Nicaragua, Centroamérica (P. gaspari Chambrier y Vaucher, 1984). Asimismo, Arandas Rego (1985) transfirió a Anthobothrium pjamutab Woodland, 1933 al género Proteocephalus y Chambrier (1990) y Chambrier *et al.*, (1991) redescubrieron a P. paraguayensis (Rudin, 1917) Harwood, 1933 y P. jarara (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941, respectivamente, ambas especies sudamericanas, incluidas en el género Ophiotaenia por otros autores (Wardle y McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Freze, 1965; Schmidt, 1986), la primera de las cuales fue considerada por Freze (1965) como species inquirenda.

b) Ophiotaenia

De manera complementaria, en la TABLA 2 se presenta el estado taxonómico de las especies americanas contenidas en el género Ophiotaenia desde 1911 hasta la fecha, las cuales no fueron consideradas en el estudio de Brooks (1978a), dada su distribución geográfica. Hasta ahora, el número de especies descritas bajo esta denominación asciende a 23, mismas que se han encontrado parasitando peces (dos especies), anfibios (seis especies) y reptiles (15 especies); sin embargo, y a pesar de que su posición ha sido relativamente más estable que la de las especies analizadas anteriormente, su número real es más reducido, ya que la breve e insuficiente descripción efectuada por Leidy sobre O.

lactea (Leidy, 1855) La Rue, 1911, no ha permitido establecer con precisión su posición taxonómica (La Rue, 1911 y 1914a; Wardle y McLeod, 1952; Freze, 1965), pese a lo cual, fue enlistada como una especie válida por Yamaguti (1959) y Schmidt (1986); asimismo, debe excluirse a O. lenha (Woodland, 1933) Wardle y McLeod, 1952, ya que fue transferida por Yamaguti (1959) al género Nomimoscolex con base en la distribución de sus vitelógenas; probablemente su inclusión en el género Ophiotaenia pueda atribuirse a que originalmente se le describió como Proteocephalus lenha Woodland, 1933, pero con los testículos dispuestos en dos campos, rasgo que ocasionó que Wardle y McLeod la incorporen al primer género.

Por otro lado, la escasa difusión de algunos trabajos, determinó que varias especies no fueran conocidas por los diferentes autores que han estudiado al género: tal es el caso de O. crotali López-Neyra y Díaz, 1958 y O. ceratophryos (Parodi y Widakowich, 1916) Wolffhugel, 1948, la primera ignorada en las revisiones y listados de las especies del género y la segunda considerada únicamente por Freze (1965), quien la incorporó al género Batrachotaenia. En menor grado, otras especies, principalmente las descritas en revistas latinoamericanas, han tenido problemas en cuanto a su difusión, como O. barbouri Pérez-Vigueras, 1934, O. bufonis Pérez-Vigueras, 1942, O. elongata Fuhrmann, 1927, O. noei Wolffhugel, 1948, O. cohospes Cordero, 1946 y O. critica Mpoame y Landers, 1981, lo cual, aunado a lo sucedido en el mismo sentido con las especies del género Proteocephalus, ha contribuido a aumentar la dificultad que representa el análisis del grupo.

De acuerdo con La Rue (1914a), O. nattereri (Parona, 1901) La Rue, 1911, fue recolectada por Parona en serpientes del género Coluber sp., de Liguria, Italia; no obstante, Hughes et al., (1941) señalaron su presencia en el mismo hospedero pero restringiéndola a Brasil, aunque sin proporcionar la referencia bibliográfica del registro, el cual no fue reconocido por Wardle y McLeod (1952), Yamaguti (1959) ni Schmidt (1986), pero sí por Freze (1965). Por tal razón, el primer registro confirmado de la especie en América es el realizado por Flores-Barroeta (1955) en una "culebra roja" en Chiapas, México. Un problema similar se ha presentado con relación a la distribución de O. viperis (Beddard, 1913) Rudin, 1917, que fue descrita por Beddard (1913b) sin señalar con precisión la localidad de colecta del hospedero, al que se refirió como una serpiente del nuevo mundo. Probablemente la falta de claridad en este registro, propició que se le confundiera con el de O. naja (Beddard, 1913) Yamaguti, 1959, especie también descrita por Beddard en 1913 para la India y cuya distribución fue asignada a O. viperis (Beddard, 1913) Rudin, 1917, por Wardle y McLeod (1952), Yamaguti (1959) y Schmidt (1986). Sin embargo, Freze (1965) la enlistó entre las especies americanas, pero sin aclarar el punto anterior y el mismo autor junto con Rysavy (1976), la recolectaron en una serpiente de Cuba. Finalmente, Chambrier (1989a) la transfirió al género Crepidobothrium, al observar la estructuración típica de las ventosas del género en el ejemplar tipo de la especie, señalando la similitud existente entre el material estudiado por Freze y Rysavy (1976) y O. barbouri Perez-Vigueras, 1936.

Wardle y McLeod (1952) objetaron la validez de O. racemosa (Rudolphi, 1819) La Rue, 1911, argumentando que debido a que el tipo de la especie provenia de varias serpientes, tal vez no constituyera una especie real, sino una mezcla de varias; sin embargo, La Rue (1914a) habia aclarado previamente que el material en que se basó Rudolphi para establecerla fue recolectado exclusivamente de Coluber sp., de Brasil, aspecto que fue confirmado por Freze (1965) y, más aún, a partir del mismo material, Rudin (1917) redescubrió a la especie. El registro de O. racemosa (Rudolphi, 1819) La Rue, 1911, en México, efectuado por Cruz-Reyes (1974), amplió su distribución en América.

La única especie nueva del género Ophiotaenia descrita después de la aparición del libro de Schmidt en 1986 es O. ecuadorensis Dyer, 1986; la distribución sudamericana que Dyer (1986) atribuyó a O. schultzei (Hungerbuhler, 1910) Dickley, 1921 en este trabajo, probablemente se deba a un error de transcripción, ya que dicha especie se ha registrado exclusivamente en Sudafrica, como señalaron el mismo Dyer y Altig (1977) y Schmidt (1986).

III.- OBJETIVOS

La gran cantidad de especies descritas para el género, cuyo número a nivel mundial actualmente asciende a 172, así como su compleja relación con otros géneros de la familia, hacen necesario que el análisis de su composición se efectúe de manera gradual, con el fin de conocer el estado taxonómico de las mismas y a su vez, detectar la problemática que enfrenten, ya sea de manera individual o como grupo, estableciendo a partir de lo anterior, el enfoque y los criterios de estudios subsecuentes, dirigidos a su resolución. Para lograrlo, se plantea la realización de seis etapas:

- 1) Evaluación de la situación taxonómica del género Proteocephalus con respecto a los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia y Testudotaenia.
- 2) Análisis de los caracteres de importancia taxonómica para la identificación de las especies del género Proteocephalus.
- 3) Reorganización taxonómica de las especies del género, a partir de la información bibliográfica disponible.
- 4) Detección de las especies o grupos de especies sobre las que se requiera completar su conocimiento morfológico.
- 5) Estudio de las especies insuficientemente conocidas desde el punto de vista morfológico.
- 6) Revisión del género.

Los cuatro primeros puntos son abordados como objetivos del presente trabajo, enfocando el análisis al conjunto de especies descritas para hospederos americanos, dado su elevado número, que representa el 56.3% del total mundial, aún cuando deberá

realizarse para el resto de las especies. La revisión del género, que constituye la fase final en el necesario ordenamiento del mismo, requiere la realización previa de las cinco etapas citadas antes, las cuales proporcionarán las bases para llevarla al cabo; no obstante, la antigüedad del género, combinada con la escasa frecuencia de aparición de gran parte de las especies y con la inaccesibilidad del material tipo de muchas de éstas, determinan que la resolución de una buena parte de la problemática taxonómica del género esté condicionada a la recolecta de nuevo material.

IV.- METODOLOGIA

Como punto de partida para el estudio de la composición específica del género Proteocephalus, se llevó al cabo una revisión bibliográfica sobre el tema, retrospectiva a 10 años, consultando las bases de datos "Aquatic Science Abstracts" y "Biosis Previews", así como los volúmenes periódicos del Helminthological Abstracts, a partir de 1967.

El análisis de la literatura recopilada de esta forma, junto con el de otros trabajos, en especial los de La Rue (1911 y 1914a), Freze (1965), Brooks (1978a) y Chambrier (1989a y 1989b), así como la comunicación personal establecida con los Dres. Alan de Chambrier del Museo de Historia Natural de Ginebra y Amílcar Arandas-Rego del Instituto Oswaldo Cruz de Brasil, permitió, en primera instancia, abordar la problemática taxonómica que ha enfrentado el género a partir de su creación, para definir con ello la situación que con respecto al mismo, guardan los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia y Testudotaenia.

Consecuentemente, la aceptación de la sinonimia de estos tres géneros con Proteocephalus hizo necesaria, por un lado, la realización de una nueva diagnóstico del mismo y por otro, la revisión histórica del estado taxonómico asignado a las especies americanas incluidas en dichos géneros, en los diferentes estudios de los que han sido objeto, la cual se presenta en el inciso 2.2 de los Antecedentes.

Una vez conformado el conjunto de especies americanas, se procedió a analizar las descripciones originales de la mayor

parte de éstas, detectándose varios rasgos de importancia taxonómica a nivel específico, que se adicionaron al grupo de criterios propuestos con este fin en trabajos previos, particularmente los de La Rue (1914a) y Brooks (1978a). Empleando esta serie de caracteres, se construyó una base de datos, capturada en el programa REFLEX DATA BASE, en la que se registraron los diferentes estados en que éstos pueden encontrarse en las especies, algunos de los cuales fueron codificados para facilitar su manejo en la computadora.

Los caracteres empleados en el presente trabajo y sus estados son¹:

- 1.- Hospedero. Tres estados. 0: Pez; 1: Anfibio; 2: Reptil.
- 2.- Organo Apical. Tres estados. 0: Ausente; 1: Vestigial; 2: Muscular (Funcional); (FIG. 1).
- 3.- Longitud del Estróbilo. Sin codificar.
- 4.- Número de Testículos. Sin codificar.
- 5.- Arreglo Testicular. Tres estados. 0: En dos campos laterales con tendencia a unirse en uno; 1: en un campo central; 2: en dos campos laterales; (FIG. 2).
- 6.- Extensión de la glándula vitelògena. Cuatro estados. 0: A todo lo largo del segmento, sobrepasando el borde anterior del ovario; 1: A lo largo del segmento, pero reducida o ausente en la región anterior del mismo; 2: A lo largo del segmento, pero sin sobrepasar el borde anterior del

¹ Los valores asignados a los diferentes estados de caracter, representan exclusivamente un código que facilita su acceso a la base de datos y su manejo en la misma.

ovario; 3: A todo lo largo del segmento, curvándose en el extremo posterior en dirección al ovario; (FIG. 3).

7.- Abertura de la vagina con respecto a la bolsa del cirro. Cuatro estados. 0: Anterior; 1: Posterior; 2: Anterior y Posterior; 3: Dorsal; (FIG. 4).

8.- Número de ramas uterinas. Sin codificar.

9.- Relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los proglótidos maduros. Sin codificar.

10.- Posición del poro genital. Sin codificar.

Cabe señalar que únicamente fueron codificados caracteres discretos que, en todos los casos, fueron multiestados, mientras que el resto de los mismos (multiestados), no se codificaron.

La información contenida en la base de datos fue procesada mediante la aplicación de "filtros", realizados a partir de la combinación de varios caracteres, estableciéndose de esta forma agrupaciones de especies de acuerdo con sus afinidades estructurales, entre cuyos miembros se efectuó el análisis comparativo.

La necesidad de conocer la disposición de los órganos genitales con respecto a la musculatura longitudinal interna para asignar a los organismos a las diferentes familias y subfamilias del orden, la cual se establece por medio de la realización de cortes transversales de los segmentos maduros, determinó la exclusión del presente estudio, de las especies para las que ésta no ha sido establecida.

El registro del estado de los caracteres marcados con los números 3, 4, 8, 9 y ocasionalmente 10, que en general son presentados como un intervalo en las descripciones de las especies, fue realizado con base en el valor promedio de dicho intervalo. Por otro lado, para incorporar a la matriz básica de datos las características de las especies parásitas de anfibios y reptiles de Norteamérica, se consideraron las modificaciones efectuadas por Brooks (1978a) a sus diagnósisis; asimismo, los datos no contenidos en las descripciones originales de algunas especies, fueron complementados con los obtenidos en redescripciones de las mismas.

Lista de abreviaturas de los caracteres utilizados en el presente análisis:

- H.- Hospedero
- O.A.- Organó apical
- L.est.- Longitud del estróbilo
- Tes.- Número de testículos
- A.t.- Arregío testicular
- Vi.- Extensión de las glándulas vitelógenas
- Va.- Abertura de la vagina con respecto a la de la bolsa del cirro en el poro genital
- Ra.- Número de ramas uterinas
- Rel.- Relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los proglótidos maduros
- Po.- Posición del poro genital

Finalmente, se elaboró una clave para la determinación de las especies americanas del género, que fueron consideradas válidas como resultado del análisis referido previamente.

V.- RESULTADOS Y DISCUSION

5.1 Taxonomía del género Proteocephalus Weinland, 1858

5.1.1 Revisión histórica de las diagnosis

A partir de que Weinland efectuó la diagnosis del género Proteocephalus en 1858, ésta ha sido objeto de numerosas modificaciones, las cuales en diversas ocasiones llegaron a ampliarla de tal forma, que prácticamente podían incluirse en él la mayoría de las especies de proteocefálicos conocidas.

La diagnosis original, transcrita por Freze (1965), presenta de manera muy general, algunos de los rasgos externos del género, como son: la forma variable del escólex y la ausencia de rostelo y ganchos en el mismo, además de señalar a sus especies como parásitas de peces y reptiles.

A estas características fueron adicionadas otras por diversos autores: así, Riggenbach (1896), refirió la presencia de ventosas en el escólex, la posición de los poros genitales, la bilobulación del ovario y su situación en la región posterior del proglótido, además de la disposición lateral de los folículos vitelinos. Posteriormente, Braun entre 1894 y 1900 (jn: Freze, 1965), estableció como rasgo del género la existencia de un órgano apical.

La Rue (1911) separó a las especies parásitas de anfibios y reptiles contenidas en el género Proteocephalus, para transferirlas al género Ophtotaenia, con base en la distribución diferencial de los testículos en un solo campo o en dos delgados

campos laterales, respectivamente, caracter que prácticamente fue el único que distingue a ambos géneros, además de su supuesta especificidad por peces el primero y por anfibios y reptiles el segundo.

Para 1914, las características diferenciales de los dos géneros registradas por La Rue, permanecieron sin cambio, aunque de acuerdo con este autor, una quinta ventosa muscular, situada en el ápice del escólex, se encuentra en muchas especies de Proteocephalus pero no se conoce en otros géneros de la familia, entre los que incluyó a Ophiotaenia, para el que describió una estructura que llamó "órgano terminal" o "quinta ventosa vestigial", la cual, sin embargo, también poseen algunas especies de Proteocephalus. Asimismo, sugirió que la capa de musculatura longitudinal interna, que se encuentra poco desarrollada en Ophiotaenia y en las especies "pequeñas" de Proteocephalus, a la vez que está bien constituida en las especies "grandes" de proteocefálicos de peces, podría ser considerada como otro rasgo distintivo de los géneros.

La diagnosis del género Proteocephalus realizada por Woodland en 1925, fue tan general que en ella podían incluirse la mayor parte de los géneros descritos hasta esa época, ya que únicamente hizo referencia a la posición de las gónadas en el parénquima y al agrupamiento de las vitelógenas en folículos laterales, dando validez a la especificidad hospedatoria y restándosela a la morfología de las estructuras de fijación del escólex (Freze, 1965).

Wardle y McLeod (1952) tomaron como base la diagnosis establecida por La Rue (1914a) para ambos géneros y aceptaron a Ophiotaenia como "un grupo genérico útil" para contener a los proteocefálicos parásitos de anfibios y reptiles, con base en la separación de los testículos en dos campos laterales.

Posteriormente, Yamaguti (1959) amplió ambas diagnosis al incorporar a las mismas algunas características que previamente habían sido señaladas por La Rue (1914a), como son el distinto grado de desarrollo de la capa muscular longitudinal y del órgano apical. Sin embargo, la diferencia básica entre Ophiotaenia y Proteocephalus, de acuerdo con Yamaguti (1959), fue el arreglo testicular, ya que éste fue el criterio utilizado por dicho autor para separarlos en la clave genérica que propuso para los proteocefálicos de peces, anfibios y reptiles.

Freze (1965), estimó que los rasgos morfológicos de los géneros Ophiotaenia y Proteocephalus permitían incluirlos en familias independientes: Ophiotaeniidae (para parásitos de anfibios y reptiles) y Proteocephalidae (para parásitos de peces), la primera caracterizada por la formación precoz del útero y su funcionamiento en los primeros proglótidos maduros, así como por la separación de los testículos en dos hileras laterales y la segunda, porque el útero se desarrolla en los últimos proglótidos maduros y los testículos están distribuidos en un campo; sin embargo, señaló que el arreglo de los testículos en dos campos podía presentarse en esta última familia, en especies provistas de un rosetelo armado.

Con excepción de la disposición testicular, las diagnósis presentadas por Schmidt (1986) para Ophiotaenia y Proteocephalus son prácticamente idénticas, aún cuando no incluyó en la del primer género la presencia ocasional de un órgano apical.

5.2 Situación taxonómica de los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia y Testudotaenia.

En la revisión histórica de las diagnósis presentada en la sección anterior, se señaló que la diferenciación de los géneros Ophiotaenia y Proteocephalus se ha venido realizando principalmente con base en su arreglo testicular y en algunos casos, en su supuesta especificidad hospedatoria. Asimismo, en varias ocasiones se ha planteado la existencia de una relación entre estas características y la presencia o ausencia de otras; en ese sentido, Freze (1965) sugirió que el desarrollo del órgano apical de tipo muscular, era un rasgo exclusivo de las formas con los testículos dispuestos en un campo (Proteocephalus spp.) y que éste no había sido registrado en Ophiotaenia. Sin embargo, Brooks (1978a), al revisar el material tipo de Ophiotaenia grandis La Rue, 1911, señaló la presencia de un órgano apical bien desarrollado, de tipo muscular de acuerdo con su esquema, que inexplicablemente La Rue no refirió en la descripción original de la especie. De la misma forma, la inclusión de Ophiotaenia hylae Johnston, 1912, en el género Batrachotaenia, siendo una especie que posee una "ventosa apical rudimentaria" o "tapón muscular" según la descripción original, permitió a Freze eliminar esta característica de los rasgos diagnósticos del género Ophiotaenia, al que atribuyó una "estructura apical" u "órgano apical",

término que no implica la presencia de músculos; no obstante, la incorporación de O. hylae al género Batrachotaenia también resulta problemática, debido a que en la diagnosis establecida por Freze para el mismo, señaló que el tipo de órgano apical que podía encontrarse en las especies del género era glandular.

Por otro lado, en este estudio se considera que el grado de desarrollo de la capa de musculatura longitudinal interna, que Yamaguti (1959) valoró como un caracter genérico diferencial, no puede ser utilizado como tal, debido a que las modificaciones que presenta se observan indistintamente tanto en Ophiotaenia como en Proteocephalus, de acuerdo con lo señalado por La Rue (1914a), e incluso dicha capa no se observa en algunas especies de ambos géneros (Harwood, 1933).

El valor concedido por Freze (1965) a la especificidad hospedatoria de los proteocefálicos, lo llevó a designar a O. fragile Essex, 1929, como una especie de Proteocephalus pero sensu lato, principalmente debido a que se le registró como parásito de un pez y a pesar de que posee los testículos dispuestos en dos campos y el útero formándose precozmente en los primeros segmentos maduros, siendo ambas características, diagnósticas del género Ophiotaenia. Algo similar ocurrió con Proteocephalus hernandzi Flores-Barroeta, 1955, especie que exhibe el arreglo testicular típico del género, pero parasita a Rana sp., por lo que fue transferida por Freze (1965) al género Batrachotaenia, manteniendo con ello su esquema de clasificación, aún cuando señaló en la diagnosis del mismo que "the testes, as a rule, lie in two

fields".

El principal argumento empleado por Freze (1965) para separar a las especies de Ophiotaenia del género Proteocephalus, es decir, la formación precoz del útero en los segmentos maduros iniciales de las especies del primer género, fue invalidado por Brooks (1978a) al encontrar que cuatro de las cinco especies del género Proteocephalus parásitas de peces que él analizó (P. ambloplitis (Leidy, 1887) Benedict, 1900, P. buplanensis Mayes, 1976, P. pinguis La Rue, 1911, P. pearsei La Rue, 1911, y P. singularis La Rue, 1911) poseían dicho rasgo, por lo que no puede ser utilizado como un criterio de diferenciación ni correlacionarse con la presencia de dos campos testiculares como sugirió Freze, ya que se le registró en especies que presentan los testículos dispuestos en un campo. Ambos tipos de arreglo testicular también se observan en las especies del género Crepidobothrium, de acuerdo con lo señalado por Chambrier (1989a y 1989b), quien indicó que dicha condición dificulta separar a Proteocephalus de Ophiotaenia sobre la base de este criterio, afirmación con la que coincidimos pues su presencia en un género tan estrechamente relacionado con Proteocephalus, sugiere que el valor que se le ha concedido en la taxonomía del mismo es excesivo.

El restablecimiento del género Batrachotaenia fue realizado por Freze básicamente con criterios de especificidad hospedatoria, como lo indica el hecho de considerar a Ophiotaenia bufonis Viguera, 1942 y Ophiotaenia noei Wolffhugel, 1948, que parasitan anfibios, como "evidently members of the genus", aún

cuando no tuvo acceso a las descripciones de dichas especies.

Asimismo, las cuatro características diagnósticas del género Batrachotaenia que enlistó (ausencia de espinas tegumentarias en cuello y escólex; forma cuadrangular de los proglótidos; desarrollo escaso de la musculatura longitudinal interna y glándula de Mehlis prominente). no pueden ser consideradas como tales debido a que no se cumplen en todos los miembros del género (B. tigrina (Woodland, 1925) Freze, 1965 y P. niuginii Schmidt, 1975, poseen espinas tegumentarias, siendo ambas especies parásitas de anfibios), se sobreponen con las características de otros géneros como Ophiotaenia (en cuanto a la relación entre las dimensiones de los proglótidos, que es muy similar) o bien, no se han descrito para la mayoría de las especies, como es el caso del tamaño relativo de la glándula de Mehlis, que en la época en que Freze restableció al género, sólo se conocía con precisión para cuatro de las 18 especies en que fundamentó su estudio y en la actualidad, se ha visto que varía aún dentro de las especies que parasitan anfibios como P. aberrans Brooks, 1978, y P. lonnbergii (Fuhrmann, 1895) La Rue, 1909, que presentan una glándula de Mehlis reducida (Brooks, 1978a).

En este estudio se coincide con Brooks (1978a) cuando señala que la ausencia de folículos vitelinos en la región anterior de los proglótidos, que Freze (1965) asoció con los proteocefálicos parásitos de tortugas, erigiendo para ellos el género Testudotaenia (conteniendo a las especies T. cohospes, y T. testudo), no debe ser valorada como característica genérica, pues

ha sido registrada en especies que parasitan a otro tipo de hospederos, como P. australis Chandler, 1935, P. mcdonaghi Szidat y Nani, 1951* (peces) y P. cryptobranchi La Rue, 1914, (anfibios), además de que la disposición de las vitelógenas en T. cohospes (Cordero, 1946) Freze, 1965*, difiere de la presentada por T. testudo (Magath, 1924) Freze, 1965, ya que en esta última especie no se observan folículos anteriores a la bolsa del cirro (Cordero, 1946; Magath, 1924). Más aún, O. lopesi*, encontrada por Arandas-Rego (1967) parasitando una tortuga de Brasil, exhibe completas las dos bandas de folículos vitelinos. Asimismo, el patrón morfológico descrito para Testudotaenia no difiere de manera esencial de los de Ophiotaenia y Proteocephalus y su aceptación daría pauta para el establecimiento de géneros basados en especies que si bien exhiben rasgos particulares, no se apartan de la uniformidad del esquema general, como sería el caso de P. perplexus La Rue, 1911 y P. stizostethi Hunter y Bangham, 1933, en las que las vitelógenas corren paralelas al borde inferior de los segmentos o de P. puolsoni Whittaker y Zober, 1978, P. pusillus Ward, 1910, P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929 y P. pearsei La Rue, 1919, que exhiben bolsas uterinas separadas del tronco central e incluso de P. aberrans, cuyo útero carece de ramas.

* En las descripciones originales de estas especies (Cordero, 1946; Szidat y Nani, 1951 y Arandas-Rego, 1967), no se señaló el arreglo de las gónadas con respecto a la musculatura longitudinal interna, por lo que su inclusión a la familia Proteocephalidae está sujeta a confirmación; no obstante, la propuesta de Brooke (1978a) no se modifica, debido a que tanto para P. australis, como para P. cryptobranchi y P. testudo si se conoce la posición gonadal (Chandler, 1935; La Rue, 1914b; Magath, 1924), la cual comparten, exhibiendo una distribución similar de las vitelógenas en los márgenes del segmento y parasitando hospederos de distintas clases.

Para la fecha en que Freze realizó su estudio (1965), el conocimiento sobre los ciclos de vida de los proteocefálicos era muy reducido, ya que de acuerdo con este autor, solo se tenían datos acerca de 22 especies del orden, entre ellas nueve del género Proteocephalus, tres de Ophiotaenia y tres de Batrachotaenia, así como información aislada relacionada con las dos especies del género Testudotaenia. A pesar de ello, y aún conociendo que de muchas de las especies el ciclo no está totalmente esclarecido, consideró que "the available data provide information on the development features in individual taxonomic Proteocephalata groups and can be used for taxonomic constructions". Con base en lo anterior, Freze estableció algunas diferencias entre los ciclos de las familias Proteocephalidae y Ophiotaeniidae, como son: 1) la presencia, en la segunda familia, de una fase que llamó "cisticercoide", posterior a la formación de los procercoides en el primer hospedero intermediario y principalmente, 2) la intervención necesaria de un "hospedero suplementario" en el ciclo de las especies de los géneros Ophiotaenia y Batrachotaenia, en el que los plerocercoides se vuelven infectivos.

Sin embargo, en un trabajo previo, que incluso fue citado por Freze, Thomas (1941) señaló que "in Ophiotaenia saphena Osler, 1931, no second intermediate host is necessary. The procercoide retains the cercaria in the Cyclops and the plerocercoid stays in the lumen of the tadpole's. Growth in the plerocercoid occurs only during metamorphosis of the tadpole and after it has a frog"; es decir, en el ciclo de esta especie, miembro de la

familia Ophiotaeniidae propuesta por Freze, no interviene un "hospedero suplementario", el cual tampoco fue registrado para Ophiotaenia filaroides (La Rue, 1909) La Rue, 1911, de acuerdo con los datos de Mead y Olsen (1971), quienes encontraron que la infectividad del plerocercóide estaba relacionada con el grado de madurez que éste tuviera al momento de ser ingerido por el hospedero definitivo, junto con el copépodo que lo contiene, pudiendo desarrollarse hasta adulto directamente en su intestino a partir del plerocercóide maduro, o bien, migrar el plerocercóide inmaduro a diferentes tejidos, terminar su maduración y regresar al intestino, donde alcanza entonces el estado adulto. Asimismo, los resultados obtenidos por Chumak (1989), al infectar larvas de Triturus vulgaris con copépodos parasitados por plerocercóides de Batrachotaenia carpathica Sharpilo, Kornyushin y Lisitsina, 1979, confirman los referidos previamente y contradicen de manera contundente los señalamientos de Freze (1965).

Lo anterior, aunado al hecho de que en Proteocephalus filicollis (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858, el ciclo sigue un patrón semejante al de O. saphena, de acuerdo con Meggitt, 1914 (in: Thomas, 1941) y a que en Proteocephalus ambloplitis se ha observado el desarrollo de un "cisticercóide" igual al descrito para las especies de Ophiotaenia y Batrachotaenia (Hunter, 1928; Fischer, 1972 in: Freeman, 1973), sugiere que existe una amplia variabilidad en este aspecto, la cual, con base en las escasas evidencias disponibles hasta ahora, solo puede interpretarse como una modificación a nivel específico y no como un patrón genérico.

En conclusión, pensamos que hasta el momento no existen elementos morfológicos, fisiológicos ni ontogenéticos de los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia y Testudoaenia, lo suficientemente fundamentados y correlacionados, para permitir su independencia del género Proteocephalus, del cual deben ser considerados sinónimos. La ausencia de esfínter vaginal en las especies norteamericanas del género Ophiotaenia, señalada por Brooks (1978a) o la probable expulsión diferencial de los huevos en los proteocefálicos parásitos de reptiles neotropicales, atribuida por Chambrier (1989b) a la aparición tardía de una abertura ventral en el parénquima de los segmentos grávidos, son caracteres cuya consistencia deberá ser analizada cuidadosa y profundamente, para evaluar su peso taxonómico real en la composición genérica del grupo.

5.3 Diagnósis del Género Proteocephalus

La aceptación de las sinonimias señaladas anteriormente, con base en los argumentos expuestos por Brooks (1978a), Chambrier (1989b) y el presente trabajo, hace necesaria la incorporación de algunas modificaciones a la diagnósis del género Proteocephalus, motivo por el cual proponemos la siguiente:

Proteocephalus Weinland, 1858
(Modificada de Schmidt, 1986)

Proteocephalidea; Proteocephalidae; Proteocephalinae. Escólex de forma variable, con la superficie cubierta por espinas o libre de ellas. Cuatro ventosas simples, con márgenes enteros. Órgano apical muscular, glandular, vestigial o ausente. Cuello presente. Poro genital marginal, situado a diferentes niveles a lo largo del segmento y desembocando de manera irregular y alterna a ambos lados del mismo. Bolsa del cirro transversal, bien desarrollada. Testículos numerosos, dispuestos en un campo central, en dos campos laterales bien definidos o con tendencia a unirse en la región anterior de los segmentos. Vagina anterior, posterior, anterior y posterior o dorsal a la bolsa del cirro. Ovario bilobulado, localizado en la porción posterior de los proglótidos. Vitelógenas foliculares, arregladas en dos bandas laterales de extensión variable, que inclusive pueden correr paralelas al borde posterior del segmento. Útero con maduración precoz o tardía en los proglótidos maduros y en los grávidos formando ramas laterales que emergen de un tronco central, bolsas desprendidas de éste o bien, constituyéndose como un saco alargado longitudinalmente. Cosmopolitas. Parásitos de peces, anfibios y reptiles.

Sinónimos: Ichthyotaenia Lonnberg, 1894
Ophiotaenia La Rue, 1911
Ophidotaenia Beddard, 1913
Solenotaenia Beddard, 1913
Batrachotaenia Rudin, 1917
Testudotaenia Freze, 1965

5.4 EVALUACION DE LOS CARCTERES MORFOMETRICOS UTILIZADOS PARA LA DETERMINACION DE LAS ESPECIES DEL GENERO

A partir del análisis de los criterios utilizados para la diferenciación de las especies del género Proteocephalus, efectuado por La Rue (1914a), se estableció un grupo de rasgos morfoanatómicos básicos, que desde su proposición, fueron ampliamente aceptados e incluso con base en ellos, se ha establecido la gran mayoría de las especies descritas hasta la fecha.

En el estudio de La Rue se consideraron como características diagnósticas a nivel específico, la presencia o ausencia de órgano apical en el escólex, la posición del poro genital en el margen de los proglótididos y la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos, así como el número de testículos, concediendo especial valor a los datos relacionados con las ramas uterinas, sobre las que indicó que aún cuando su número varía en cierta medida, éste es razonablemente constante para cada especie. Por otro lado, a pesar de no citar a la localización de la abertura vaginal con respecto a la de la bolsa del cirro en el poro genital entre los rasgos distintivos de las especies, pues estimó que en Proteocephalus la vagina generalmente se abre anterior a la bolsa del cirro en el gonoporo, La Rue utilizó esta característica para diferenciar algunas especies en la clave presentada en su monografía y señaló que las modificaciones del esfínter vaginal pueden ser de utilidad para la identificación de las mismas.

Posteriormente, se adicionaron algunos otros rasgos diferenciales al conjunto propuesto por La Rue, como son el desarrollo de la capa de musculatura longitudinal interna, las dimensiones del escólex y del estróbilo, la forma del ovario, la disposición de las asas que forma el espermaducto antes de entrar a la bolsa del cirro y el número de las mismas al estar dentro de ésta, el grosor de la pared de la bolsa del cirro, el arreglo de los testículos en capas horizontales, el tamaño de la oncósfera y de las membranas que la envuelven y la presencia o ausencia de espinas tegumentarias y de poros uterinos, entre otras (Harwood, 1933; Freze, 1965; Brooks, 1978a). Sin embargo, como señalamos previamente, la mayor parte de los autores que han trabajado con el grupo, establecieron la identidad específica de sus ejemplares con base en el grupo de rasgos utilizados por La Rue, empleando en ciertos casos algunos de los criterios sugeridos posteriormente a la aparición de la monografía de este autor, fundamentalmente con el propósito de reafirmar su determinación.

No obstante, a pesar de este aparente acuerdo sobre los criterios diagnósticos de las especies del género Proteocephalus y de los proteocefálicos en general, en diversas ocasiones ha sido señalada la necesidad de conocer la variabilidad intraespecífica de dichos rasgos, para definir con precisión los límites de cada especie e incluso Jones et al., (1958) consideraron que cuando las especies de Ophiotaenia se conozcan con mayor profundidad, ocurrirá un agrupamiento de las mismas; más aún, en ese trabajo, en el que describieron a O. gracilis, dichos autores señalaron: "such species as the newly described one may not survive more

through sampling and more extensive ecological and geographical study".

El desconocimiento de la variabilidad intraespecifica ha sido propiciado, al menos en parte, por la baja frecuencia de aparición de numerosas especies, muchas de las cuales han sido encontradas solo una vez, y por el escaso número de ejemplares utilizado para describirlas, además de que los estudios enfocados a analizar este aspecto en protocefálicos son reducidos. Entre estos trabajos podemos citar el de Mead y Olsen (1971), quienes determinaron el grado de variación de algunos de los caracteres empleados para la diferenciación de las especies, mediante el desarrollo de una clona de 35 ejemplares grávidos de O. filaroides (La Rue, 1909) La Rue, 1911, encontrando que rasgos como la longitud del estróbilo, el número de testículos y de ramas uterinas exhibían una gran variabilidad, por lo que cuestionaron su validez como criterios taxonómicos.

Comparando los datos obtenidos a partir de la clonación de O. filaroides con los reportados por La Rue (1914a), Macías (1963)*, Brooks (1978a), García (1986)* y Pulido (1992)* para la misma especie, parasitando diversos hospederos (TABLA 3), observamos que las diferencias registradas por Mead y Olsen (1971), si bien

* Macías, N. 1963. Céstodos de Vertebrados. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

* García, P.L. 1986. Estudio taxonómico de algunos cestodos de vertebrados de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

* Pulido, P.G. 1992. Helmintofauna de *Rana dunni* Zweifel, 1957, especie endémica del Lago de Patzcuaro, Michoacán, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

TABLA 3.- CARACTERISTICAS MORFOMETRICAS DE Proteocephalus
fiaroides LA RUE, 1909, REGISTRADS POR DIFERENTES AUTORES

Caracter	La Rue (1914)	Maclas (1963)	Mead y Olsen (1971)	Brooks (1976)	García (1986)	Pulido (1992)
Longitud	80-110 mm	88.4 mm	88-247 mm.	100-200 mm	-----	80-295 mm
Número de Testículos	70-144	81	53-183 (86)	70-140	92-98 (94)	60-89 (74)
Número de ramas uterinas	25-35	35-50	18-40 (28)	24-36	-----	17-34 (26)
Relación largo de la bolsa cirro ancho progl.	1:3	?	1:2-1:4.9 (1:3.2)	1:2.2 a 1:4.6	1:2-1:3	1:3.2 1:4.0
Org. apical	P	P	P	?	P	P
Hospedero	<u>Ambystoma</u> <u>tigrinum</u>	<u>Rana</u> <u>moniezumae</u>	?	<u>Ambystoma</u> <u>tigrinum</u>	<u>Ambystoma</u> <u>tigrinum</u>	<u>Rana</u> <u>dunni</u>

P = Presente () Los valores promedio se encuentran entre parentesis

amplian el intervalo de variación de tales características, no se apartan en gran medida de los datos presentados por los otros autores, especialmente en lo que se refiere a los valores promedio y más aún, consideramos que existen diferentes grados de variabilidad aún entre especies estrechamente relacionadas, por lo que no necesariamente lo que se encuentra en una es representativo para la generalidad. Con relación a lo anterior, Mayr y Ashlock (1991) señalaron: "Just why one species should be highly variable while another one is not always clear. A taxonomist who has adequate material for one species should not hastily assume that this makes it possible to be certain of the variability of related species".

El empleo del número promedio de ramas uterinas y de testículos como criterio taxonómico a nivel específico, tal como fue propuesto por Brooks (1978a) y Chambrier (1989a y 1989b), parece ser una buena solución a este problema; sin embargo, la mayor parte de las descripciones no los incluyen, lo que limita su utilización con fines comparativos; asimismo, la dificultad que representa la observación de caracteres tales como el número de poros uterinos, la presencia o ausencia de esfínter vaginal, el número de capas horizontales en las que se encuentran dispuestos los testículos y el grado de desarrollo de la musculatura interna, entre otras, ha ocasionado que se les elimine de la descripción de numerosas especies, lo que restringe su aplicación como elemento diagnóstico, pese a que algunas de ellas pudieran tener este valor.

Otro aspecto que complica el análisis de la composición específica del género, es la insuficiencia con que han sido descritas algunas especies, particularmente en cuanto a características de importancia taxonómica, como el caso de O. flava, O. hyalina, O. macrobothria, P. cobraeformis, P. fossatus, P. macrophalus, P. microcephalus y P. serrasalmus, de las que se desconoce la morfología de los proglótidos grávidos, o de O. crotali, prásita de una serpiente y erigida por López-Neyra y Díaz (1958) a partir de tres ejemplares desprovistos de escólex, cuya carencia imposibilita su inclusión en el género Proteocephalus, dada la similitud entre éste y Crepidobothrium.

La problemática que enfrenta el género, en especial el desconocimiento de la variabilidad de sus especies y la insuficiencia con que se conocen algunas de éstas, nos lleva a plantear la necesidad de utilizar caracteres con un elevado peso taxonómico al momento de establecer una especie como nueva, ya que de no hacerlo, se corre el riesgo de interpretar a una simple variante intraespecífica como una especie diferente, complicando con ello la ya de por sí compleja composición específica del género.

Considerando lo anterior, proponemos el siguiente grupo de rasgos como criterios diagnósticos a nivel específico: 1) Longitud total del estróbilo; 2) Presencia - ausencia de órgano apical y, en su caso, tipo y grado de desarrollo del mismo; 3) Clase de vertebrado a la que parasita (peces, anfibios o reptiles); 4) Relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros; 5) abertura de la vagina en el

poro genital, con respecto a la del cirro; 6) Posición del poro genital en el margen del proglótido; 7) Número de testículos y 8) Distribución de los mismos; 9) Número de ramas uterinas y 10) Disposición de las glándulas vitelógenas.

Los rasgos enlistados con los números 1, 2, 4, 5, 6, 7 y 9, han sido empleados comunmente en la taxonomía del género Proteocephalus y su aceptación es casi unánime, aún cuando se ha observado que algunos de ellos exhiben cierta variabilidad en géneros relacionados, por ejemplo Crepidobothrium, en especial en cuanto a la frecuencia con que la vagina se abre anterior o posteriormente al aparato reproductor masculino en las especies en las que adopta ambas posiciones (Chambrier, 1989b); a pesar de ello, su desembocadura, ya sea anterior, posterior, dorsal o anterior y posterior, sí puede utilizarse como un criterio más para distinguir a las especies, ya que es permanente en cada una de ellas y por lo mismo, característica.

Por otro lado, la marcada especificidad hospedatoria que muestran las especies incluidas en este género, ha ocasionado que autores como Freze (1965), las separen en cuatro géneros; no obstante, coincidimos con Brooks (1978a) en que este criterio, de forma aislada, es insuficiente para estructurar una clasificación a dicho nivel, lo cual, sin embargo, no impide su incorporación entre los rasgos diagnósticos específicos, dada la afinidad particular de las especies del género por parasitar peces, anfibios o reptiles, de manera excluyente.

Como señalamos en secciones anteriores de este trabajo, la

independencia del género Ophiotaenia está basada principalmente en el arreglo de los testículos en dos campos, caracter al que consideramos, como también planteamos previamente, le ha sido conferido un peso taxonómico mayor del que en realidad posee. Sin embargo, creemos que la constancia intraespecífica que presenta, similar a la que exhibe en las especies con los testículos dispuestos en un campo, permite utilizarlo como un criterio taxonómico específico, de la misma forma en que Chambrier (1989b) lo emplea para la diferenciación de las especies del género Crepidobothrium.

Con respecto a las glándulas vitelógenas, hemos observado que su distribución, descrita como uniforme en dos bandas laterales por Wardle y McLeod (1952), Yamaguti (1959) y Schmidt (1986), muestra variaciones características en ciertos grupos de especies, que pueden manejarse a este nivel con fines diagnósticos, aspecto que fue sugerido por Freze (1965) al incluir en la diagnosis del género Proteocephalus la posición paralela al margen posterior del segmento que dichas glándulas pueden adoptar. Asimismo, Chambrier (1989b) analizó la disposición diferencial de las vitelógenas de 255 especies de proteocefálicos, proponiendo a partir de esto, dos líneas evolutivas seguidas por el grupo, las cuales manifiestan, de acuerdo con este autor, una tendencia a concentrarse en la región posterior de los proglótidos.

5.5 ANALISIS DE LA COMPOSICION DE ESPECIES AMERICANAS DEL GENERO

En el estudio retrospectivo de la posición taxonómica de las especies incluidas en los géneros Batrachotaenia, Ophiotaenia, Proteocephalus y Testudotaenia, contenido en el inciso 2.2 de los Antecedentes, se señaló que el número de especies americanas que constituyen en la actualidad al género Proteocephalus, asciende a 97, después de incluir en el mismo a las especies descritas para los tres géneros citados anteriormente, los cuales son considerados como sus sinónimos en el presente trabajo.

Sin embargo, como también se indicó previamente, el conocimiento morfológico de un buen número de dichas especies no es lo suficientemente completo como para permitir su incorporación entre las especies válidas del género, motivo por el cual se les ha asignado a un estado taxonómico temporal, como especies inquirendae o incertae sedis, en el que se considera conveniente mantenerlas hasta lograr un conocimiento pleno de sus características.

En este sentido y como primer resultado del análisis de la composición específica del género, a continuación se presentan las especies del mismo consideradas como incertae sedis¹, seguidas por las especies inquirendae¹, las cuales, para fines prácticos, fueron separadas en varios grupos, de acuerdo con la cantidad de

1 De acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1933), el término incertae sedis hace referencia a especies de posición taxonómica incierta y el término especies inquirendae a especies dudosamente identificadas que requieren investigación posterior.

información registrada en sus descripciones originales y en su caso, en sus redescpciones:

5.5.1) Especies incertae sedis

1) P. dilatatus (Linton, 1889) La Rue, 1911.- Se considera que el estado al que debe asignarse esta especie es el de incertae sedis, puesto que las mismas carencias diagnósticas que lo sustentan, impiden establecerla como sinónimo de P. macrocephalus (Creplin, 1815) Nufer, 1905, tal como fue propuesto por La Rue (1914a).

2) Ophiotaenia lactea (Leidy, 1855) La Rue, 1911.- Freze (1965) incluyó a esta especie en el género Ophiotaenia pero sensu lato, probablemente por ser parásita de un reptil, ya que éste es uno de los pocos elementos que pueden extraerse de su descripción, la cual, de acuerdo con la transcripción presentada por La Rue (1914a), es sumamente incompleta. Dicha insuficiencia determina que la sinonimia entre O. lactea y O. perspicua La Rue, 1911, propuesta por Anderson (1935), no pueda ser aceptada, a pesar de que ambas han sido recolectadas del mismo hospedero, ya que como Anderson señaló, los rasgos con que Leidy estableció a esta especie, pueden encontrarse prácticamente en cualquier especie del género, además de que un hospedero puede ser parasitado simultáneamente por varias especies, de acuerdo con Chambrier (com. pers.). Con base en lo anterior, se estima que el estado al que debe asignarse a este proteocefárido es el de incertae sedis, sin transferirla al género Proteocephalus o a algún otro, hasta que se aclare su posición.

3) P. leptosoma (Leidy, 1888) Yamaguti, 1959 y
4) P. nematosoma (Leidy, 1890) La Rue, 1911.- Las escasas características contenidas en las descripciones de estas especies, determinan su inclusión entre las especies incertae sedis del género; por esta misma razón, es cuestionable la incorporación de P. leptosoma como sinónimo de P. nematosoma, tal como propuso La Rue (1914a), ya que si bien ambas fueron encontradas parasitando al mismo hospedero, este no es un criterio suficiente para validarla, además de que los rasgos morfológicos utilizados para establecerla como tal, aún cuando también coinciden, no incluyen elementos con valor taxonómico a dicho nivel. La definición de su estado taxonómico es prácticamente irrealizable, de acuerdo con La Rue (1914a), debido a que los especímenes utilizados por Leidy para describir a las dos especies fueron extraviados.

Por otro lado, la versión presentada por Freze (1965) sobre la sinonimia entre ambas especies, no pudo ser confirmada al consultar los trabajos originales de Leidy (1888 y 1890), quien en ningún momento realizó el reemplazo de nombres indicado por dicho autor, describiendo a cada especie de manera independiente.

5) P. micropteri (Leidy, 1887) La Rue, 1911.- Esta especie fue considerada por La Rue (1914a) como sinónimo de P. ambloplitis (Leidy, 1887) La Rue, 1911, debido a que las larvas en las que Leidy se basó para describirla, provenían de la localidad tipo de dicha especie; sin embargo, y aceptando el señalamiento de Freze (1965), con respecto a que no es posible identificar las formas larvarias a nivel específico, ni aún en la actualidad, se le

incluye entre las especies incertae sedis del género.

6) P. salvelini (Linton, 1897) La Rue, 1914.- La descripción de esta especie contiene características morfológicas muy generales, las cuales no permiten su incorporación entre las especies válidas del género, aspecto que fue señalado por La Rue (1914a), al examinar el material tipo, indicando que éste está constituido por unos cuantos fragmentos, lo que ha impedido su redescripción. De la misma forma, el registro de la especie, publicado por Cross (1938), no aportó elementos que contribuyan a esclarecer su estado. ya que únicamente refirió su presencia en una especie de "trucha" no determinada, sin indicar los criterios que utilizó para su identificación.

7) P. simplicissimus (Leidy, 1887) La Rue, 1911.- La escasa información contenida en la descripción de esta especie (Leidy, 1887), no permite definir su posición; asimismo, debido a que el hábitat de su hospedero (Gadus callaris) es marino, La Rue (1914a) la eliminó del género Proteocephalus, ya que sus especies parasitan exclusivamente peces dulcenculcolas e inclusive, su incorporación al Orden fue señalada como dudosa por Freze (1965). Coincidiendo con ambos autores, se considera conveniente su eliminación del conjunto de especies del género Proteocephalus y se estima que dada su insuficiencia diagnóstica y la pérdida del material tipo (La Rue, 1914a), su identidad continuará indefinida permanentemente.

8) P. trionychinus (Lonnberg, 1894) Hughes, Baker y Dawson, 1941.- El conocimiento de la morfología de esta especie, a partir

de su descripción original, realizada por Lonnberg en 1894 y reproducida por Freze (1965), es muy reducido, debido a que en ella se refieren únicamente y de manera muy general, algunas de sus características, siendo prácticamente imposible diferenciarla de otra especie con base en las mismas, aspecto señalado previamente por Magath (1924) y por McKnigh en 1959 (in: Acholonu, 1970), el cual incluso ocasionó que Brooks (1978a) la mantuviera con su denominación original (Tetrabothrium trionychinum). Con base en lo anterior, en este trabajo se le incluye entre las especies incertae sedis del género.

Por otro lado, se acepta el señalamiento de Brooks (1978a) acerca de que los rasgos del material identificado por McKnigh, 1959 (in: Acholonu, 1970) como P. trionychinus son muy similares a los descritos por Chandler (1935) para P. australis Chandler, 1935, además de que los ejemplares en los que McKnigh se basó, no procedieron de la misma localidad que el colectado por Lonnberg; por ambas razones, su determinación está sujeta a comprobación.

5.5.2) Species inquirendae

La propuesta efectuada por La Rue (1911), referente a la utilización del arreglo medular o cortical de los órganos reproductores en el parénquima para definir la incorporación de los organismos a las familias y subfamilias del Orden, ha permanecido vigente a partir de entonces, habiendo sido adoptada, con algunas modificaciones, por la mayor parte de los autores que han trabajado con el grupo (Wardle y McLeod, 1952; Yamaguti,

1959; Freze, 1965; Brooks 1978a y 1978b; Schmidt, 1986). Más aún, con base en este criterio, Arandas-Rego (1987) realizó la reorganización taxonómica de los proteocefálicos descritos para peces de Sudamérica, en la que consideró como especies inquirendae a 15 especies, cuatro de ellas pertenecientes al género Proteocephalus, principalmente porque en sus descripciones no se presentaron cortes transversales de los proglótidos, que prácticamente constituye la única forma de determinar la localización gonadal en el parénquima. De manera similar, Chambrier (1987) planteó la necesidad de reestudiar a los proteocefálicos de ofidios de América, debido, entre otras razones, a que muchas de sus descripciones son imprecisas en cuanto al establecimiento de la disposición de las vitelógenas, señalando asimismo, que el desconocimiento de tal arreglo estructural en Ophiotaenia habanensis Freze y Rysavy, 1976, no le permitió incorporarla a la subfamilia Zygobothriinae, a pesar de la gran similitud que observó entre ésta y Vaucheriella bicheti Chambrier, 1987, especie tipo del género, perteneciente a dicha subfamilia.

Considerando lo anterior, el grupo enlistado a continuación fue incluido entre las especies inquirendae del género, debido a que hasta el momento, se desconoce el arreglo interno de sus gónadas o bien éste no ha sido referido, esquematizado o al menos sugerido al momento de describirlas, por lo que su incorporación a cualquiera de las familias y subfamilias señaladas previamente, es incierta, siendo necesaria la realización de estudios posteriores, enfocados básicamente a definir este aspecto, ya que

en general, el conocimiento de otros rasgos es adecuado; las referencias bibliográficas consultadas para efectuar la asignación de las especies a este estado, se presentan a continuación del nombre de las mismas, encerradas entre paréntesis:

- 1) Ophiotaenia barbouri Pérez-Vigueras, 1934.- (Pérez-Vigueras 1934).
- 2) O. bonariensis Szidat y Soria, 1954.- (Szidat y Soria, 1954; Arandas-Rego, 1962; Brooks, 1976a).
- 3) O. bufonis Pérez-Vigueras, 1942.- (Pérez-Vigueras, 1942; Freze y Rysavy, 1976).
- 4) O. cohospes Cordero, 1946.- (Cordero, 1946).
- 5) O. ecuatoriensis Dyer, 1986.- (Dyer, 1986).
- 6) O. habanensis Freze y Rysavy, 1976.- (Freze y Rysavy 1976; Chambrier 1987).
- 7) O. lopesi Arandas-Rego, 1967.- (Arandas-Rego, 1967).
- 8) O. noei Wolffhugel, 1948.- (Wolffhugel, 1948).
- 9) O. olseni Dyer y Altig, 1977.- (Dyer y Altig, 1977).
- 10) Proteocephalus arandasi Santos y Tayt-son Rolas, 1973.- (Santos y Tayt-son Rolas, 1973).
- 11) P. arcticus Cooper, 1921.- No se tuvo acceso a la descripción original de la especie; sin embargo, en la transcripción de la misma, presentada por Freze (1965), no se hace referencia a la realización de cortes transversales de sus proglótidos y por lo mismo, se le incluyó en este grupo, al menos temporalmente.
- 12) P. elongatus Chandler, 1935.- (Chandler, 1935).
- 13) P. fossatus (Riggenbach, 1896) La Rue, 1911.- (Riggenbach, 1896; La Rue, 1914a; Arandas-Rego, 1987).
- 14) P. gaspari Chambrier y Vaucher, 1984.- (Chambrier y Vaucher, 1984).
- 15) P. hernandezii Flores-Barroeta, 1955.- (Flores-Barroeta, 1955).

- 16) P. macdonaghi Szidat y Nani, 1951.- (Szidat y Nani, 1951).
- 17) P. moniuariphilus Pérez-Vigueras, 1936.- (Pérez-Vigueras, 1936; Freze y Rysavy, 1976).
- 18) P. micruricola Shoop y Corkum, 1982.- (Shoop y Corkum, 1982).
- 19) P. osburni Bangham, 1925.- (Bangham, 1925).
- 20) P. pearsei La Rue, 1919.- (La Rue, 1919).

De la misma forma, las cuatro especies siguientes son consideradas en el presente estudio como species inquirendae, ya que además de desconocerse su arreglo gonadal en el parénquima, es necesario estudiar algunos rasgos no asentados en sus descripciones:

21) Ophiotaenia crotali López-Neyra y Díaz, 1958.- Schmidt (1986) y Chambrier (1989a), entre otros, han considerado a la configuración de las ventosas como el principal rasgo distintivo entre los géneros Crepidobothrium y Proteocephalus, las cuales son cordiformes y redondeadas, respectivamente; por lo tanto, el desconocimiento de la morfología del escólex de esta especie, impide su inclusión en alguno de estos géneros; asimismo, el hecho de que su hospedero pertenezca a la familia Crotalidae, cuyos miembros hasta ahora no albergan especies del género Crepidobothrium (Chambrier, 1989a), no es un argumento suficiente para definir su incorporación al género Proteocephalus.

Previendo caer en sinonimia al asignar a O. crotali a cualquiera de estos géneros, se mantiene su denominación original, en espera de que se complete el conocimiento de su morfología.

22) Ophiotaenia ceratophryos (Parodi y Widakowich, 1916) Cordero, 1946.- A pesar de que no se tuvo acceso a la descripción original de esta especie, se le incluyó entre las species inquirendae, con base en la transcripción de la misma presentada por Freze (1965), quien la consideró una especie válida del género Batrachotaenia. Sin embargo, dicha validez es cuestionable a partir del desconocimiento de varios rasgos de importancia taxonómica, como son el número de testículos y su disposición en los proglótidos maduros, la extensión de las vitelógenas, la desembocadura de la vagina con respecto a la de la bolsa del cirro en el poro genital y la relación que existe entre el largo de esta última estructura y el ancho de los segmentos maduros, aspecto que ha sido señalado previamente por Cordero (1946), Wolffhugel (1948) y Szidat y Soria (1954). Por esta razón, se le mantiene bajo la denominación propuesta por Cordero (1946), hasta mejorar el conocimiento de su morfología.

23) P. cobraeformis Haderlie, 1953.- Al igual que en la descripción de P. microcephalus Haderlie, 1953, en la de P. cobraeformis, Haderlie (1953) no registró rasgos con valor taxonómico como el número de testículos y el de ramas uterinas, además de que presentó de manera confusa la distribución de sus vitelógenas. La carencia de una descripción adecuada de la especie, ha hecho necesario que autores como Mayes (1976), recurran al material tipo con fines comparativos, aunque al hacerlo, tampoco aportó elementos complementarios que permitan su caracterización. Por esta razón, se considera adecuado mantenerla como species inquirenda, coincidiendo con el planteamiento de

Freze (1965) y se rechaza, al menos temporalmente, la posibilidad de que P. cobraeformis sea sinónimo de P. torulosus (Datsch, 1786) Nufer, 1905, como fue sugerido por Anikieva et al., (1987), ya que para abordar esta problemática es necesario, primero, conocer su morfología completamente.

24) P. microcephalus Haderlie, 1953.- Se considera que el estado taxonómico propuesto para esta especie por Freze (1965) debe mantenerse, puesto que no ha vuelto a ser encontrada y en su descripción original, realizada por Haderlie (1953), no se registraron características de importancia taxonómica como el número de rúmas uterinas, además de que se observan algunas contradicciones entre los esquemas y el texto, particularmente en lo relacionado con la posición del poro genital y con la extensión de las glándulas vitelógenas a lo largo del segmento; por lo tanto, su inclusión entre las especies válidas está condicionada a la reexaminación del material tipo.

El último grupo de species inquirendae está conformado por ocho especies, para las cuales si ha sido descrita o al menos sugerida la disposición de las gónadas en el parénquima; sin embargo, enfrentan algunos problemas que deberán ser resueltos para poder definir su estado dentro del género o incluso, su exclusión del mismo:

25) P. elongatus (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941.- Las características registradas por Fuhrmann (1927) al describir como Ophiotaenia elongata a esta especie, así como las contenidas en el esquema de los proglótidos grávidos que presentó, son

insuficientes para incluirla en un análisis con fines comparativos, ya que se carece de información acerca del órgano apical, de la extensión de las vitelógenas, de la posición del poro genital y de la relación entre el largo de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, además de que la desembocadura de la vagina en el poro genital no fue establecida con claridad. Por lo anterior, se le considera entre las species inquirendae del género Proteocephalus, siendo necesario profundizar en el conocimiento de su morfología, así como resolver el problema de homonimia creado por Hughes et al., (1941), al transferirla a este género, sin considerar que la denominación que le asignaron, fue empleada seis años antes por Chandler (1935), al describir una especie parásita de Lenisosteus osseus. En el presente trabajo, se estimó conveniente no modificar el nombre propuesto para la especie por Hughes et al., (1941), hasta eliminarla del listado de species inquirendae del género.

26) P. jandia Woodland, 1934.- Son varios los elementos que llevaron a considerar a P. jandia como species inquirenda en el presente estudio; el primero de ellos es la falta de precisión en la descripción original de la especie (Woodland, 1934 in: Freze, 1965), para establecer algunas de sus características, como son el número exacto de testículos (referido como "aproximadamente 100") y de ramas uterinas, así como la disposición de los testículos, de las glándulas vitelógenas y del poro genital en los segmentos.

Otro elemento que propició su inclusión entre las species inquirendae, fue la contradicción observada en cuanto a la capa de musculatura longitudinal, ya que si bien en la descripción se le señala como ausente, en los esquemas de la misma se le dibuja bien diferenciada. El registro de la especie realizado por Arandas-Rego et al., (1974) en un "bagre" no determinado, procedente del río Amazonas, adicionó algunos rasgos a la descripción original; sin embargo, no aclaró la situación con respecto al arreglo muscular de la especie, pues no se realizaron cortes transversales de sus proglótidos, lo que posteriormente ocasionó que Arandas-Rego (1987) asignara a los ejemplares de dicho registro al estado de incertae sedis; finalmente, otro problema que deberá resolverse antes de modificar el estado que ahora proponemos para P. jandia, es el esclarecimiento de la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, ya que con los datos registrados por Woodland, 1934 (in: Freze, 1965), se obtiene una relación de 1.5, mientras que con los presentados por Arandas-Rego et al., (1974), ésta se modifica notablemente, siendo de 7.4.

27) P. kuvukuyu Woodland, 1935.- No se conocen los proglótidos maduros ni grávidos de esta especie, a pesar de que recientemente fue encontrada, en gran número, por Brooks y Rasmussen (1984) en el delta del río Orinoco, en Venezuela. La coincidencia entre el estado de desarrollo de las formas descritas por Woodland en 1935 y el de las recolectadas por Brooks y Rasmussen (1984), sugirió a estos últimos autores que P. kuvukuyu pudiera ser una especie hiperapólitica, lo que ha ocasionado que no se recolecten

ejemplares maduros ni grávidos; por tal motivo, señalaron que su estado taxonómico como species inquirenda debería ser mantenido, propuesta con la que se coincide en este trabajo, al igual que lo hizo Arandas-Rego (1987) al llevar al cabo la reorganización taxonómica de los proteocefálicos de peces de América del Sur.

28) P. longicollis (Zeder, 1800) Nufer, 1905 sensu Beverley - Burton, 1978.- El registro de esta especie en Canadá, realizado por Beverley-Burton (1978), constituye el primero publicado para la misma en América; no obstante, la breve caracterización que se presenta en el trabajo de Beverley-Burton, en el que no se incluyeron esquemas ni se señalaron rasgos diagnósticos básicos, es insuficiente para validarlo.

29) P. macrophallus (Diesing, 1850) La Rue, 1914.- La descripción original de esta especie, realizada por Diesing en 1850 y transcrita por La Rue (1914a), no contiene elementos de valor taxonómico que permitan definir su posición, por lo que este último autor la incluyó entre las species inquirendae en su monografía. De igual manera, la redescrición de la especie, que Woodland efectuó en 1933 con base en material obtenido de la misma especie de hospedero que el original y que se presenta en el trabajo de Freze (1965), es incompleta, ya que no se recolectaron segmentos grávidos ni se refirió la situación de estructuras importantes en los proglótidos maduros, como la abertura de la vagina y la extensión de las vitelógenas; asimismo, la calidad de los esquemas no permite restituir, ni siquiera parcialmente, las carencias de la redescrición. Por tales motivos y coincidiendo con Arandas-Rego (1987) y Arandas-

Rego y Pavanelli (1990), P. macrophallus es mantenida como species inquirenda.

30) P. microscopicus Woodland, 1935.- Freze (1965) presentó la transcripción de la descripción original de esta especie, efectuada por Woodland en 1935, en donde se asienta el escaso desarrollo que exhibe en la capa de musculatura longitudinal, la cual divide al parénquima cortical del medular, por lo que no puede definirse la disposición de las gónadas en alguna de estas zonas. Por esta razón y coincidiendo con Arandas-Rego (1987), se le considera como species inquirenda.

31) P. ocellatus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990.- Se estableció a P. ocellatus como species inquirenda debido a que en su descripción, realizada por Arandas-Rego y Pavanelli (1990), no se registraron tres de las 10 características empleadas en el presente estudio para analizar la composición específica del género, como son el número de testículos (de los que únicamente se señaló eran menos de 100 por proglótido) y su arreglo en el espacio comprendido entre las glándulas vitelógenas, así como tampoco la extensión de las mismas. Por otro lado, el estado de fijación del material tipo, de acuerdo con estos autores, es deficiente, estando contraída la mayor parte de los segmentos maduros, por lo que es probable que el valor de la relación entre el largo de la bolsa del cirro y el ancho de los proglotidos (que no se asienta en el trabajo, pero que se obtuvo a partir de los datos presentado en éste), sea incorrecto.

La incorporación de esta especie entre las válidas del género

requerirá de estudios que amplíen el conocimiento de su morfología, siendo necesario además, modificar su denominación, ya que ésta fue asignada previamente a una especie Europea descrita por Rudolphi en 1802 (Yamaguti, 1959; Freze, 1965; Schmidt, 1986).

32) P. piramutab (Woodland, 1933) Arandas-Rego, 1985.- A pesar de no disponer de la descripción original de la especie, efectuada por Woodland en 1933, bajo el nombre de Anthobothrium piramutab Woodland, 1933, en el presente trabajo se cuestiona su inclusión en el género Proteocephalus, propuesta por Arandas-Rego (1985), debido a que como este mismo autor indicó, no puede diferenciarse la separación del parénquima cortical del medular en corte transversal y por lo mismo, se desconoce la distribución de sus gónadas en éste, siendo dudosa su asignación a cualquiera de las dos familias del Orden.

5.5.3) Especies transferidas a otros géneros

1) P. sanberardinensis (Rudin, 1917) Harwood, 1933.- La disposición cortical de las glándulas vitelógenas de esta especie, señalada por Rudin (1917) al describirla, determina por un lado, su exclusión de la familia Proteocephalidae y por otro, su inclusión en la familia Monticellidae; no obstante, es necesaria la reexaminación del material tipo para definir su incorporación en alguno de los géneros de la misma.

2) P. viperis (Beddard, 1913) Woodland, 1925.- La transferencia de esta especie al género Crepidobothrium fue realizada por

Chambrier (1989a) con base en el análisis de los ejemplares tipo, en los cuales observó la apariencia cordiforme de sus ventosas, rasgo distintivo del género, que no fue advertido por Beddard (1913b) al describir a la especie ni por Woodland en 1925 (in: Chambrier, 1989a), al redescribirla.

Por otro lado y de acuerdo con Chambrier (1989a), el material base del registro de Q. viperis (Beddard, 1913) Rudin, 1917, en Cuba, realizado por Freze y Rysavy (1976), no puede asignarse a la especie Crepidobothrium viperis (Beddard, 1913) Meggitt, 1927, debido a que difiere de ésta en varias características importantes, particularmente en lo que se refiere a la conformación de sus ventosas, que no son cordiformes; por esta razón, la identificación de dicho material está condicionada a la reexaminación del material cubano.

5.5.4 Composición específica actual del género Proteocephalus en América

La asignación de ocho especies al estado de incertae sedis y 32 al de especies inquirendae, así como la transferencia de dos más a otros géneros, referidas en los subincisos 5.5.1, 5.5.2 y 5.5.3 de este trabajo, respectivamente, redujo a 55 el número de especies americanas del género Proteocephalus incluidas en el análisis comparativo que se presentará a continuación. Para realizar dicho análisis, el primer criterio de separación de las especies utilizado, fue el número de testículos, a partir del cual se constituyeron dos grupos*: A) formado por 41 especies, cuyo número promedio de testículos es inferior o igual a 120 (TABLA 4) y B) compuesto por 14 especies, en las que el número testicular promedio oscila entre 135 y 431 (TABLA 5).

De manera independiente, las 41 especies contenidas en el grupo A y las 14 del grupo B, se subdividieron de acuerdo con los tres estados en que puede registrarse el órgano apical en las especies del género: Ausente (condición observada en 23 especies del grupo A y en nueve del B); Vestigial (rasgo presentado por 12 especies del grupo A y cuatro del B) y Funcional (carácter registrado para seis especies del grupo A y una del grupo B).

A su vez, las especies integrantes de cada uno de estos subgrupos, fueron reagrupadas considerando la semejanza que poseen en la posición adoptada por la vagina al desembocar en el poro genital con respecto a la de la bolsa del cirro y a la

* La división de las especies en grupos tiene una finalidad exclusivamente operativa, no taxonómica.

TABLA 4.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A

Especie	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P. agkistrodentis</u>	2	0		113	0	0	2	27	2.8	28
<u>P. alternans</u>	1	1	319	100	1	0	2	50	3.0	25
<u>P. ambloplitis</u>	0	1	345	85	1	2	0	17	3.0	25
<u>P. amphiume</u>	1	0	250	105	0	0	0	50	4.0	25
<u>P. amphimicola</u>	1	1	300	99	0	0	0	34	3.3	20
<u>P. australis</u>	0	1	290	95	1	1	0	17	2.4	25
<u>P. buplanensis</u>	0	1	140	84	1	2	3	4	4.0	46
<u>P. chologasteri</u>	0	2	6.9	40	1	2	3	13	4.5	44
<u>P. cryptobranchi</u>	1	0	300	105	2	1	2	21	5.0	25
<u>P. exiguus</u>	0	2	21	42	1	2	0	10	2.0	51
<u>P. filaroides</u>	1	1	95	70	2	0	2	17	3.2	25
<u>P. fillicollis</u>	0	0	35	82	1	2	0	6	3.5	44
<u>P. flava</u>	2	0	55	52	2	2	2		2.0	20
<u>P. fluviatiljs</u>	0	2	180	85	1	0	3	5	4.0	41
<u>P. gracilis</u>	1	0	150	100	2	0	2	20	4.5	25
<u>P. hyalina</u>	2	0	120	61	2	2	2		2.0	32
<u>P. laruei</u>	0	0	110	55	1	2	0	7	3.5	36
<u>P. lonnbergii</u>	1	0	180	118	2	0	2	23	4.9	33
<u>P. luciopecae</u>	0	0	250	90	1	2		4	3.0	53
<u>P. macrobothria</u>	2	0	50	50	2	2	2		2.1	26
<u>P. macrocephalus</u>	0	1	400	110	1	0	3	11	7.0	50
<u>P. magna</u>	1	0	600	100	2	0	2	20	4.8	25
<u>P. nattereri</u>	2	0	162	90	2	0	2	22	3.2	41
<u>P. olor</u>	1	0	184	100	2	0	2	20	9.0	25
<u>P. parallacticus</u>	0	1	56	68	1	2	3	11	3.4	50
<u>P. pinguis</u>	0	2	90	62	1	2	3	12	3.5	50
<u>P. platystomi</u>	0	0	45	42	1	0	2	12	3.5	40
<u>P. poulseni</u>	0	2	5.5	39	1	0	0	22	3.0	50
<u>P. primaveraus</u>	0	0	93	73	1	2	3	14	2.5	41
<u>P. ptychocheilus</u>	0	0	200	60	1	2	0	6	3.0	41
<u>P. pugetensis</u>	0	1	25	35	1	2	0	7	3.6	50
<u>P. pusillus</u>	0	2	40	58	1	2	2	13	3.5	36
<u>P. racemosus</u>	2	0	160	110	1	0	2	45	2.0	33
<u>P. salmonidicola</u>	0	0	50	72	1	2	3	9	2.5	50
<u>P. saphena</u>	1	1	152	100	2	0	2	20	6.0	25
<u>P. serrasalmus</u>	0	0	35	80	2	0	1		3.7	30
<u>P. singularis</u>	0	0	170	81	1	0	0	22	2.7	37
<u>P. sireni</u>	1	1	312	65	2	0	1	35	3.5	20
<u>P. stizostethi</u>	0	0	148	107	1	3	2	7	5.0	43
<u>P. tumidocollus</u>	0	1	86	63	1	2	3	13	4.0	41
<u>P. wickliffi</u>	0	0	13	41	1	0	0	8	2.3	47

TABLA 5.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo B

Especie	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.aberrans</u>	1	0	300	151	0	0	2	0	3.1	24
<u>P.calmettei</u>	2	0	490	145	2	0	2	29	6.0	51
<u>P.coregoni</u>	0	0	100	158	1	2	0	9	3.0	48
<u>P.criticus</u>	0	0	360	175	2	2	0	7	5.5	36
<u>P.faranciae</u>	2	1	180	431	2	3	2	43	5.1	41
<u>P.fragilis</u>	0	0	62	190	0	0	2	9	5.5	41
<u>P.grandis</u>	2	2	200	214	2	0	2	40	3.0	37
<u>P.jarara</u>	2	1	496	168	2	3	2	27	8.0	51
<u>P.marenzelleri</u>	2	1	400	229	2	0	2	31	3.7	53
<u>P.paraguayensis</u>	2	0	575	291	2	0	2	28	6.7	33
<u>P.perplexus</u>	0	0	107	145	1	3	0	22	4.0	37
<u>P.perspicua</u>	2	1	360	219	2	0	2	29	3.8	35
<u>P.testudo</u>	2	0	400	179	0	1	2	19	2.9	12
<u>P.variabilis</u>	2	0	300	165	2	0	2	34	3.8	25

extensión de las glándulas vitelógenas en los márgenes de los segmentos. Con esto, se logró una selección preliminar de las especies, basada en sus afinidades en cuanto a las cuatro características citadas previamente, lo que orientó el análisis comparativo hacia las especies con una relación morfológica estrecha.

1) Grupo A₁

Este grupo está conformado por tres especies carentes de órgano apical, con la desembocadura de la vagina anterior a la de la bolsa del cirro en el poro genital y con las glándulas vitelógenas sobrepasando el borde anterior del ovario (TABLA 6). Dos de dichas especies han sido registradas parasitando peces, mientras que P. amphiumae (Zeliff, 1932) Brooks, 1978, fue recolectada por Zeliff (1932) en el intestino del anfibio Amphiuma tridactylum, rasgo que la distingue de éstas y que aunado a su elevado número promedio de ramas uterinas, a la tendencia de los testículos a unirse y formar un solo campo y a la posición anterior del poro genital, la validan.

No obstante, a pesar de que P. amphiumae se encuentra bien definido dentro de su grupo, exhibe un gran parecido con dos especies pertenecientes a dos grupos diferentes: P. alternans (Riser, 1942) Brooks, 1978 y P. amphiumicola Brooks, 1978, la primera descrita por Riser (1942) en el mismo hospedero que la especie de Zeliff y la segunda, establecida por Brooks (1978a), a partir de material colectado en Amphiuma means.

Las tres especies muestran una gran similitud morfológica, diferenciándose básicamente por la carencia de órgano apical y de esfínter vaginal en P. amphiumae, el número de ramas uterinas más reducido de P. amphiumicola y por la desembocadura alternada de la vagina en el poro genital (anterior o posterior a la de la bolsa del cirro), específica de P. alternans, cuyos huevos, además, presentan una forma de huso característica.

Lo anterior es consistente con el análisis filogenético realizado por Brooks (1978a), quien propuso un origen común para las tres especies con base en sus semejanzas.

P. wickliffi Hunter y Bangham, 1933, es claramente distinguible de la otra especie parásita de peces incluida en el grupo A1 (P. singularis La Rue, 1911), debido a lo reducido de su longitud, de su número de testículos y de ramas uterinas y por la posición casi ecuatorial del poro genital. Con respecto al resto de las especies americanas del género, la más similar a P. wickliffi es P. exiguus La Rue, 1911, la cual incluso, parasita la misma especie de hospedero (Coregonus artedii); no obstante, esta última posee una quinta ventosa funcional y un arreglo distinto de las glándulas vitelógenas que la caracterizan, aspecto que fue señalado previamente por Hunter y Bangham (1933).

Además de P. singularis, otras seis especies han sido registradas parasitando peces del género Lepisosteus: P. ambloplitis (Leidy, 1887) Benedict, 1900; P. australis Chandler, 1935; P. perplexus La Rue, 1911; P. elongatus Chandler, 1935; P.

manjuariphilus Pérez-Vigueras, 1936 y P. gaspari Chambrier y Vaucher, 1984, de las cuales, las tres últimas han sido consideradas como species inquirendae en el presente trabajo, debido a que se desconoce su disposición gonadal en el parénquima. De las tres especies restantes, la más similar a P. singularis es P. australis, no obstante, su independencia es clara, considerando las diferencias exhibidas por la especie de Chandler (1935), en cuanto a la extensión de las glándulas vitelógenas, cuyos folículos no se distribuyen en la región prepupal de los segmentos, a la presencia de un órgano apical de tipo vestigial y a la posición del poro genital en los proglótidos, que en P. singularis se localiza en el 37%, mientras que en P. australis lo hace en el 25%.

La aceptación de la sinonimia de P. manjuariphilus con P. singularis, propuesta por Freze y Rysavy (1976), está condicionada a la resolución de varios problemas, siendo el primero de ellos el conocimiento del arreglo gonadal de la especie en el parénquima, que no fue estudiado por Pérez-Vigueras (1936); asimismo, debe precisarse si la configuración sacciforme del útero de la primera especie es un rasgo constante (como sucede en P. aberrans Brooks, 1978) y no producto de su inmadurez, ya que de confirmarse, se constituiría como un elemento distintivo entre ambas.

Por otro lado, el número de testículos registrado por Pérez-Vigueras (1936) para P. manjuariphilus (36 a 40), es mucho más reducido que el señalado por otros autores para P. singularis: 75-90 de La Rue (1914a); 61 a 94 de Barus y Moravec, 1966 (in:

Freze y Ryzavy (1976): 52 a 80 de Freze y Rysavy (1976) y 64 a 89 de Osorio et al., (1987), especialmente en cuanto a los promedios (38 contra 85, 71, 70 y 76, respectivamente), lo que junto con la alternancia regular de los poros genitales, descrita por Pérez-Viguras (1936) para su especie y atribuida por Freze y Rysavy (1976) a un error de observación, ponen en duda la sinonimia planteada por dichos autores. Desafortunadamente, el material tipo de P. manjuariphilus está extraviado (Freze y Rysavy, 1976), lo que impide el esclarecimiento de tales aspectos, de manera indefinida.

2) Grupo A₂

P. serrasalmus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990 es la única especie del género incluida en este grupo, debido a que posee una combinación de rasgos exclusiva: carencia de órgano apical en el escólex, distribución de las vitelógenas a todo lo largo de los proglótidos y desembocadura de la vagina en posición anterior a la de la bolsa del cirro en el poro genital (TABLA 7). Asimismo, el arreglo de los testículos en dos bandas laterales al útero, que fue señalado como uno de los rasgos diagnósticos de la especie por Arandas-Rego y Pavanelli (1990), puede considerarse como tal, debido a que entre las especies del género que parasitan peces de América*, solamente ha sido registrado en ésta

* P. lancia Woodland, 1934 y P. garzanti Chambrier y Vaucher, 1984, también poseen los testículos dispuestos en dos campos, pero su estado taxonómico es incierto, de acuerdo con la discusión presentada en el inciso 4.5.3 de este trabajo.

y en P. criticus (Mpoame y Landers, 1981) n. comb., ya que de acuerdo con el esquema de P. fragilis (Essex, 1929) Freze, 1965, en esta especie se observa una tendencia de los campos testiculares a reunirse en uno.

De P. criticus, P. serrasalmus puede diferenciarse con base en las dimensiones de su estróbilo, que son mucho menores (35.2 mm., contra 360 mm., respectivamente), así como por la extensión de las glándulas vitelógenas y por la desembocadura de la vagina en el poro genital con respecto a la de la bolsa del cirro; además, la relación entre el largo de esta última estructura y el ancho de los segmentos maduros es distinta en las dos especies, siendo de 3.8 para P. serrasalmus y de 5.5 para P. criticus. El número de testículos registrado por Arandas-Rego y Pavanelli (1990) para P. serrasalmus (80), queda incluido en el intervalo referido por Mpoame y Landers (1981) para P. criticus (80-270), por lo que su utilidad diferencial se establecerá cuando se conozca el promedio de los mismos para ambas especies.

3) Grupo A3

El grupo A3 es el más numeroso y heterogéneo de los grupos incluidos en el presente análisis, ya que está constituido por ocho especies, de las que una parasita peces, cuatro a anfibios y tres a reptiles, estando caracterizadas por la ausencia de órgano apical, por la desembocadura de la vagina en el poro genital, anterior o posterior a la del aparato reproductor masculino, y por la distribución de las glándulas vitelógenas a todo lo largo de los márgenes del segmento (TABLA 8). No obstante, P.

platystomi Lynsdale, 1959, puede distinguirse de las restantes siete especies del grupo, por lo reducido de su tamaño, de su número de ramas uterinas y de testículos, así como por el arreglo que éstos presentan en un campo. Su afinidad morfológica con otros miembros del género es baja, aún con especies que parasitan peces de la misma familia que la de su hospedero (Pimelodidae), como P. fossatus (Riggenbach, 1895) La Rue, 1911, de la que se diferencia debido a que esta última posee un órgano apical vestigial en el escólex, un mayor número de testículos y el poro genital situado más anteriormente (24% del segmento contra 40% de P. platystomi), entre otras.

De acuerdo con la información presentada por Brooks (1978a) para las especies parásitas de anfibios de Norteamérica, P. gracilis (Jones, Cheng y Gillespie, 1958) Brooks, 1978, P. sahnensis (Olsen, 1931) Brooks, 1978, y P. olor (Ingles, 1936) Brooks, 1978, podrían representar variantes geográficas de P. magnus (Hannum, 1925) Harwood, 1932, dada la gran similitud ecológica y morfológica que observó entre ellas. En ese sentido, el análisis de las descripciones originales de P. magnus y P. olor (Hannum, 1925; Ingles, 1936), revela un gran parecido entre ambas, existiendo diferencias únicamente en cuanto a la longitud del estróbilo, que en P. magnus puede alcanzar los 800 mm., mientras que en P. olor mide 184 mm., y a la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros (1:4.8 y 1:9, respectivamente). Si bien la combinación de ambos rasgos podría considerarse suficiente para separarlas, el registro de P. magnus realizado por Harwood (1932), sugiere que

su variabilidad es mayor que la detectada por Hannum (1925) al describirla, lo que puede atribuirse a que el material tipo de esta especie consta de un solo ejemplar. De la misma forma, el número de testículos de P. gracilis (135-155) registrado por Jones et al., (1958), queda incluido en el establecido por Harwood (1932) para P. magnus (98-190), por lo que las diferencias entre estas dos especies serían prácticamente nulas. No obstante y coincidiendo con el señalamiento de Brooks (1978a) en el sentido de que por el momento es inadecuada la designación de subespecies sin un estudio poblacional completo sobre dichos organismos, se estima conveniente mantener su independencia.

La presencia de un órgano apical de tipo vestigial en P. saphenus, registrada por Osler (1931) en el material tipo y redescrita en estudios posteriores (Thomas, 1931; Ulmer y James, 1976), del que incluso se conoce el proceso de atrofia que sufre al pasar el parásito de plerocercoides a adulto (Thomas, 1931), impide la incorporación de dicha especie en el grupo anteriormente referido, tal como fue propuesto por Brooks (1978a), a pesar de la gran afinidad morfológica que presenta con las especies integrantes del mismo.

P. lonnbergii (Fuhrmann, 1895) La Rue, 1909, exhibe un arreglo estructural similar al referido para el complejo de especies citado anteriormente, en especial si se consideran los valores promedio y la ampliación del número de testículos efectuada para P. magnus por el registro de Harwood (1932); básicamente, P. lonnbergii difiere de dicho grupo por parasitar un hospedero perteneciente a una familia distinta (Proteidae y

Ranidae, respectivamente) y por la posición más posterior de su poro genital en los segmentos. Sin embargo, al igual que en los casos anteriores, es necesario profundizar en el conocimiento de la variabilidad morfológica de P. magnus, para obtener elementos que permitan emitir una opinión definitiva acerca de la relación que guardan ambas especies.

De las especies parásitas de anfibios incluidas en otros grupos, la más similar a las integrantes del conjunto referido previamente es P. cryptobranchi (La Rue, 1914) Brooks, 1978, cuya diferenciación de los mismos está dada principalmente por el arreglo característico de sus vitelógenas, las cuales, de acuerdo con las observaciones del material tipo efectuadas por Brooks (1978a), no se encuentran distribuidas preporalmente, a pesar de que en la descripción original de la especie, La Rue (1914b) las esquematizó en dicha posición.

Por otro lado, entre las tres especies parásitas de reptiles contenidas en el grupo A₃ existe una gran homogeneidad estructural; las diferencias básicas entre estas especies están dadas por el mayor número de ramas que posee P. racemosus (Rudolphi, 1819) Railliet, 1899* (45 contra 27 de P. agkistrodontis Harwood, 1933 y 22 de P. nattereri (Parona, 1901)

* Las características empleadas para incorporar a P. racemosus al grupo A₃ fueron obtenidas a partir de las redescripciones realizadas por Schwarz, 1908 (in: La Rue, 1914) y Rudin (1917), quienes revisaron el material tipo de la especie. Ambos trabajos no hacen referencia a la presencia de un órgano apical glandular en el escólex, el cual sí fue señalado por Cruz (1974) al encontrar a este protocefálico en colúbridos de México; por tal razón, la inclusión de este rasgo entre los diagnósticos de la especie, está condicionada a la reexaminación de los tipos.

Harwood, 1933, así como por la posición semiecuatorial del poro genital de P. nattereri, que de acuerdo con el esquema presentado por Flores-Barroeta (1955), se localiza en el 41.5% del proglótido, mientras que en P. racemosus lo hace en el 33% y en P. agkistrodontis en el 28.5%; a su vez, estos tres proteocefálicos muestran una fuerte similitud con el grupo de especies asociadas a P. magnus, sin embargo, la tendencia de los testículos de P. agkistrodontis a reunirse para formar un solo campo, la menor relación que registran entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos, la disposición del poro genital de P. nattereri y el elevado número de ramas uterinas de P. racemosus, permite diferenciarlas de las mismas.

4) Grupo A4

La ausencia de órgano apical en el escólex de P. cryptobranchi (La Rue, 1914) Brooks, 1978, junto con la característica de poseer la vagina desembocando antes o después de la bolsa del cirro en el poro genital y especialmente, la carencia de folículos vitelinos en la región preporal de los segmentos, caracterizan a esta especie y determinan su inclusión como única representante del grupo A4 (TABLA 9). Es este último rasgo el que permite su diferenciación del conjunto de especies parásitas de anfibios contenidas en el grupo A3, ya que su afinidad con éstas es muy elevada. No obstante, de acuerdo con los datos presentados por Brooks (1978a), también puede distinguirse de dichas especies por la forma de los lóbulos del ovario y por el tamaño de los segmentos grávidos, rasgos que no fueron considerados como diagnósticos en el presente análisis.

El arreglo de las vitelógenas de esta especie, que como se señaló previamente, no fue observado por La Rue (1914b) al realizar la descripción original de la misma, pero si por Brooks (1978a) al reestudiar el ejemplar tipo, no ha sido referido en registros posteriores (Rankin, 1937; Dyer y Brandon, 1973; Dyer y Peck, 1975), por lo que su consistencia como rasgo diagnóstico de P. cryptobranchi está sujeta a la revisión de un mayor número de ejemplares.

5) Grupo As

La conformación del grupo As por tres especies, P. macrobothrius (Rudin, 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941, P. flavus (Rudin, 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941 y P. hyalinus (Rudin, 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941, está determinada por la coincidencia en ellas de tres características: carencia de órgano apical, desembocadura de la vagina anterior o posterior a la del aparato reproductor masculino en el poro genital y distribución de las vitelógenas al nivel del borde anterior del ovario, aún cuando este último rasgo no está claramente definido en la descripción original de P. macrobothrius ni en los esquemas presentados en la misma por Rudin (1917).

Con base en el conjunto de rasgos considerados diagnósticos en el presente estudio, las tres especies son sumamente difíciles de diferenciar (TABLA 10), ya que éstos se sobrelapan unos con otros de manera indistinta; no obstante, existen algunos aspectos que impiden sinonimizarlas, al menos por ahora; entre ellos están: la presencia de células glandulares en el ápice de los

escólicas de P. flavus y P. hvalinus (órgano apical vestigial ?), no descrita para P. macrobothrius, la forma de dichos escólicas (cuya variabilidad, sin embargo, es tan característica que da nombre al género), la tendencia de los testículos de P. macrobothrius y P. hvalinus a reunirse en un campo, que no fue referida para P. flavus y especialmente, el desconocimiento del número de ramas uterinas de las tres especies, que podría combinarse con alguno de los anteriores elementos y constituirse como caracteres distintivos de las mismas.

La especie de hospedero que parasita P. macrobothrius, Elaes corallinus, no puede ser utilizada para la diferenciación entre esta especie y las dos restantes (que fueron recolectadas de Coluber sp.), debido a que su identificación fue dudosa, de acuerdo con lo señalado por Rudin (1917), además de que por sí sola, la especificidad hospedatoria no constituye un criterio válido para establecer la independencia de una especie.

Las tres especies muestran cierto grado de similitud con P. racemosus, que al igual que éstas, ha sido recolectada de colúbridos de Brasil. Sin embargo, el mayor número de testículos registrado para esta especie y la extensión de sus vitelógenas a todo lo largo de los márgenes del segmento, la definen y separan de las mismas.

6) Grupo A6

El arreglo característico que exhiben las glándulas vitelógenas de P. stizostethi Hunter y Bangham, 1933, las cuales adoptan la forma de una "L" al correr paralelas al borde

posterior de los segmentos, combinado con la ausencia de órgano apical en su escólex y con la desembocadura de la vagina antes o después de la bolsa del cirro en el poro genital (Hunter y Bangham, 1933), la establecen como miembro único del Grupo A6 (TABLA 11). Más aún, la morfología de sus vitelógenas es tan particular, que prácticamente con base exclusiva en ella, puede diferenciarse de las 40 especies restantes que conforman el grupo A. No obstante, dicho arreglo se encuentra representado en tres especies pertenecientes al grupo B: P. perplexus La Rue, 1911, P. jarara (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941 y P. faranciae (MacCallum, 1921) Harwood, 1932, así como en O. noei Wolffhugel, 1948, la cual fue considerada species inquirenda en el presente estudio, por las razones referidas en el inciso 5.5.2 del mismo.

P. stizostethi difiere de las tres especies mencionadas antes, por presentar un número de testículos y de ramas uterinas más reducido; de P. perplexus, que también es parásito de peces, puede separarse además, por la distinta desembocadura de sus vaginas en el poro genital (anterior y posterior a la de la bolsa del cirro en la primera especie y exclusivamente anterior en la segunda), así como por la posición del poro genital, localizado casi ecuatorialmente en la especie de Hunter y Bangham (43.7%), mientras que en la de La Rue se sitúa en el 37% de la longitud del segmento; asimismo, P. faranciae y P. jarara, ambas parásitas de reptiles, difieren de P. stizostethi por poseer un órgano apical de tipo vestigial y los testículos dispuestos en dos campos bien definidos.

7) Grupo A-

Las dos especies contenidas en el grupo A7, P. salmonidicola Alexander, 1951 y P. primaveraus Neiland, 1952, (TABLA 12), poseen una morfología prácticamente idéntica, de acuerdo con los datos presentados en sus descripciones originales (Alexander, 1951; Neiland, 1952). El único rasgo distintivo que puede observarse entre éstas, es el número de ramas uterinas, el cual es ligeramente mayor en P. primaveraus (13 a 15 contra nueve); no obstante, este criterio es insuficiente para separarlas, dado el estrecho margen que existe entre ambos valores y aún más, considerando la variabilidad intraespecífica que caracteriza al grupo. Asimismo, la diferencia registrada en el diámetro de la cubierta externa de los huevos de las dos especies, cuya consistencia como criterio taxonómico específico para el género se desconoce, y que sin embargo, fue utilizada por Neiland (1952) para validar a P. primaveraus, probablemente pueda atribuirse a un error de conversión cometido por Alexander (1951), ya que si bien en la diagnóstico de su especie señaló un valor de 0.016 mm., para esta estructura, en el esquema de la misma y a partir de la escala que estableció, los huevos miden 0.16 mm., diámetro que es similar al referido por Neiland (1952) para P. primaveraus (0.13 a 0.17mm.); este aspecto fue advertido por Wagner (1953) y reforzado por la redescrición de P. salmonidicola realizada por Haderlie (1953), pues aún cuando no registró las medidas de dichas estructuras, si indicó que su tamaño era grande; además, contrariamente a lo asentado en la descripción original de P. salmonidicola, Haderlie (1953) no observó esfínter vaginal en sus

ejemplares, lo que reduce las discrepancias entre esta especie y P. primaverus, para la que tampoco fue señalado. De la misma forma, la posición del poro genital en ambas especies no exhibe mayores diferencias, considerando la ampliación del intervalo de variación de la misma efectuada por el registro de Haderlie (1953).

La coincidencia morfológica que muestran P. primaverus y P. salmonidicola, aunada a su afinidad geográfica y hospedatoria (la primera especie fue recolectada en Washington, E.U.A., parasitando a Salmo clarki y la segunda en Oregon, E.U.A., del intestino de Salmo gairdneri y de S. clarki de Columbia Británica, Canadá, por Bangham y Adams, 1954), determinan que en el presente trabajo, P. primaverus sea considerado como sinónimo de P. salmonidicola.

Además de P. salmonidicola y atendiendo la propuesta anterior, el número de especies norteamericanas registradas como parásitos de salmónidos incluídas en el presente estudio, asciende a ocho: P. filicollis (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858; P. pusillus Ward, 1910; P. laruei Faust, 1919; P. exiguus La Rue, 1911; P. coregoni Wardle, 1932; P. wickliffi Hunter y Bangham, 1933; P. parallacticus MacLulich, 1943 y P. tumidocollus Wagner, 1953, la mayoría de las cuales exhiben una gran similitud con P. salmonidicola; sin embargo, de las seis primeras especies puede distinguirse con base en varios rasgos de importancia taxonómica, a diferencia de lo que ocurre con P. parallacticus y P. tumidocollus, en las que se observa un gradiente de variación morfológica similar al registrado por Brooks (1978a) para el

grupo de especies asociado con P. magnus, particularmente si se analizan los datos aportados por la descripción de P. salmonidicola efectuada por Haderlie (1953). Estas tres especies comparten los siguientes rasgos: 1) Parásitas de Salmo spp., 2) Longitud del estróbilo entre 50 y 300 mm., 3) De 66 a 74 testículos en promedio, 4) Testículos dispuestos en un campo, 5) Vitelógenas anteriores al ovario, 6) Vagina desembocando anterior y dorsal a la bolsa del cirro en el poro genital, 7) 9 a 15 ramas uterinas, 8) Bolsa del cirro ocupando de 1/3 a 1/2 del ancho de los proglótidos, 9) Poro genital localizado entre el 41 y 50% del largo de los segmentos y 10) Esfínter vaginal poco desarrollado.

El único elemento diferencial que puede encontrarse en la morfología de estas especies es la presencia de un órgano apical de tipo vestigial en el escólex de P. parallacticus y P. tumidocollis que no fue señalado ni por Alexander (1951) ni por Haderlie (1953) para P. salmonidicola. Por esta razón, el esclarecimiento de la relación que guardan ambas especies con P. salmonidicola, requiere de la reexaminación del material tipo de las mismas, estimándose conveniente mantener su independencia, al menos temporalmente.

Otras especies similares a P. salmonidicola son P. fluviatilis Bangham, 1925 y P. huatlanensis Mayes, 1976, de las cuales puede separarse debido a que ambas poseen órgano apical

* P. parallacticus fue registrada por MacLulich (1943) parasitando a Salmo fario en Ontario, Canadá y P. tumidocollis por Wagner (1953) en Salmo gairdneri y Salvelinus fontinalis de California, E.U.A.

(funcional en la primera y vestigial en la segunda) y un número de ramas uterinas más reducido (3 a 7 y 2 a 7, respectivamente), entre otros rasgos (Bangham, 1925; Mayes, 1976).

3) Grupo A₂

Tres de las cuatro especies que conforman el grupo A₂ (P. filicollis (Rudolphi, 1802) Weinalnd, 1858, P. jaruei Faust, 1919 y P. ptychocheilus, Faust, 1919), coinciden morfológicamente en cuanto a la carencia de órgano apical, a la extensión de las glándulas vitelógenas, que no sobrepasan el borde anterior del ovario y a la abertura vaginal, que es constantemente anterior a la de la bolsa del cirro en el poro genital (TABLA 13). La inclusión de P. luciopercae Wardle, 1932 en este grupo, a pesar de que no fue descrita la posición de su abertura vaginal por Wardle (1932), se debe a la gran similitud morfológica que presenta con el resto de las integrantes del mismo.

Al igual que en el grupo de especies comparadas en el inciso 7, las características de las cuatro asignadas a este grupo se modifican levemente de una a otra, sin que exista un rasgo particular que permita diferenciarlas con claridad, e incluso los intervalos de variación registrados para estructuras como el número de ramas uterinas y el de testículos se sobrelapan, especialmente tomando como base la redescrición de P. filicollis presentada por Freze (1965), en la que también se refiere la posición ligeramente postecuatorial que puede adoptar el poro genital, tal y como fue esquematizada por Wardle (1932) para P.

Luciopercae.

La reducida especificidad hospedatoria exhibida por P. filicollis, que ha sido registrado como parásito de por lo menos cuatro familias de peces (La Rue, 1914a; Freze, 1965; Hoffman, 1967; Hanek y Threlfall, 1970), elimina este criterio como una de las diferencias entre esta especie y P. ptychocheilus, aún cuando no ha sido colectado en ciprinidos; asimismo, la longitud de su estróbilo, que de acuerdo con la información proporcionada por La Rue (1914a) y Freze (1965) es de 35 mm., mientras que en las otras especies oscila entre 100 y 250 (Faust, 1919; Wardle, 1932), no constituye por si misma un criterio diagnóstico, ya que es frecuente observar modificaciones en su tamaño, en una proporción similar a la referida previamente en especies relacionadas (de acuerdo con Alexander (1951), P. salmonidicola mide frecuentemente 50 mm.; no obstante, Haderlie (1953), estudio ejemplares de la misma especie, provenientes de la especie original de hospedero, que alcanzaban hasta 300 mm.), e inclusive Freze (1965) señaló que entre el material de P. filicollis que examinó, encontró individuos completamente desarrollados, midiendo entre 4 y 7 mm. Desafortunadamente, los registros de la especie en América (Hoffman, 1967; Hanek y Threlfall, 1970; Leong y Holmes, 1974 in; Margolis y Arthur, 1979), no aportan elementos que contribuyan a resolver la problemática taxonómica existente entre estas especies.

Con base en los motivos expuestos anteriormente y al no encontrar rasgos diferenciales importantes entre P. ptychocheilus y P. jaruei con respecto a P. filicollis, en el presente estudio

se considera que las dos primeras especies son variantes morfológicas de la última y por lo tanto, sus sinónimos; la incorporación de P. luciopercae a este estado o la confirmación de su independencia, solo podrán realizarse hasta conocer completamente su morfología.

9) Grupo A₉

La presencia de un órgano apical vestigial, aunada a la posición constantemente anterior de la vagina en el poro genital y a la extensión de las vitelógenas a todo lo largo de los márgenes del segmento, establecen a P. amphimicola Brooks, 1978, como único miembro del grupo A₉ (TABLA 14). Su afinidad morfológica con otras especies del género (P. alternans Riser, 1942 y P. amphimae (Zeliff, 1932) Brooks, 1978), parásitas de anfiómidos, fue discutida en el inciso A₁ de esta Sección; sin embargo, el arreglo de sus órganos reproductores también se asemeja al de los de P. poulsoni Whittaker y Zober, 1978, aún cuando su diferenciación de esta especie, que parasita a peces, puede realizarse fácilmente con base en los rasgos descritos para la misma por Whittaker y Zober (1978), tales como la existencia de un órgano apical desarrollado en su escólex, su menor longitud estrobilar, su número de testículos y de ramas uterinas más reducido y la posición ecuatorial de su poro genital (50%), que contrasta con la disposición precuatorial (20%) registrada por Brooks (1978a) para P. amphimicola.

Otra especie similar a P. amphimicola es P. sireni (Brooks y

Buckner, 1976) Brooks, 1978; no obstante, la abertura vaginal constantemente posterior de esta especie y su menor número de testículos, permite separarlas.

10) Grupo A10

El arreglo exhibido por las vitelógenas de P. australis Chandler, 1935, que no se distribuyen preoporalmente, es el principal rasgo diagnóstico de esta especie y con base en él, se le ha incorporado al grupo A10, del que es representante exclusivo (TABLA 15). No obstante, la disposición de dichas glándulas no es única dentro del género, ya que también ha sido registrada en P. cryptobranchi (La Rue, 1914) Brooks, 1978, y en P. testudo (Magath, 1924) Hughes, Baker y Dawson, 1941, la primera parásita de anfibios (La Rue, 1914b) y la segunda de reptiles (Magath, 1924). De ambas especies, P. australis es distinguible por la presencia de un órgano apical vestigial en su escólex, por la posición constantemente anterior de su vagina con respecto al aparato reproductor masculino y por el grupo de hospedero que parasitan, además de que P. testudo posee un número más elevado de testículos y el poro genital situado en una posición más anterior (12%), a la vez que los testículos de P. cryptobranchi se disponen en dos campos y su bolsa del cirro es más pequeña.

Si se le compara con otras especies del género, se observa que P. australis muestra una afinidad estructural muy elevada con P. ambloplitis (Leidy, 1887) Benedict, 1900, de la cual solamente la separa la disposición de las vitelógenas, ya que en esta

última especie, dichas glándulas si presentan una distribución preporal. Sin embargo, Chandler (1935), señaló que "in P. ambloplitis the vitellaria are described and figured as extending anterior to the cirrus pouch on the poral side; in P. australis they rarely do this", lo que cuestiona la constancia de tal arreglo en la especie, más aún considerando que no ha vuelto a ser registrada y que el número de ejemplares empleados por Chandler (1935) para describirla fue de dos, provenientes del mismo hospedero (Lepidosteus osseus) el cual también es parasitado por P. ambloplitis, de acuerdo con Bangham y Hunter, 1939 (in: Margolis y Arthur, 1979).

A pesar de los aspectos referidos previamente, se estima que la definición del estado taxonómico de la especie de Chandler solo podrá realizarse mediante el estudio del material tipo, por lo que en el presente estudio se le mantiene como una especie válida del género.

11) Grupo A11

El grupo A11 contiene dos especies: P. ambloplitis (Leidy, 1887) Benedict, 1900 y P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929, reunidas en el mismo con base en la coincidencia que exhiben con respecto a la presencia de un órgano apical vestigial en el escòlex, a la desembocadura anterior de su vagina en el poro genital y en la disposición de las vitelógenas a lo largo de los márgenes del segmento (TABLA 16). No obstante, las reducidas dimensiones estrobilares de P. pugetensis, aunadas al menor número de

testículos y de ramas uterinas que posee y a la posición ecuatorial de su poro genital, permiten establecerlas como especies independientes.

La diferenciación básica entre estos dos proteocefálicos y el grupo de especies con las que guardan una mayor relación morfológica (*P. filicollis* (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858, *P. salmonidicola* Alexander, 1951, *P. exiguus* La Rue, 1911 y *P. chologasteri* Whittaker y Hill, 1968) está dada por el órgano apical, ya que mientras que en las dos primeras especies éste está ausente y en las dos últimas se encuentra completamente desarrollado, en *P. pugetensis* y *P. ambloplitis* es de tipo vestigial; asimismo, entre estos dos grupos de especies existen diferencias menores en cuanto al número de ramas uterinas y de testículos, en la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros y en la posición del poro genital en los mismos, entre otras (La Rue, 1914a; Hoff y Hoff, 1929; Alexander, 1951; Whittaker y Hill, 1968).

Finalmente y de acuerdo con lo que fue señalado en el inciso 10 de este trabajo, *P. australis* Chandler, 1935 es muy similar a *P. ambloplitis*, siendo necesario el reestudio de la primera especie con el fin de confirmar la constancia del arreglo de sus vitelógenas, que en la actualidad, es el único rasgo que permite diferenciarlas.

12) Grupo A12

P. sireni (Brooks y Buckner, 1976) Brooks, 1978, es incluida

como representante exclusiva del grupo A¹² del presente trabajo (TABLA 17), con base en la combinación de varios rasgos que la definen: órgano apical vestigial, vitelógenas que sobrepasan el borde anterior del ovario y vagina desembocando siempre posteriormente a la bolsa del cirro en el poro genital; dicho arreglo vaginal, junto con la multilobulación del ovario, constituyen los atributos diagnósticos de la especie (Brooks y Buckner, 1976), ya que el primero solo es registrado en P. serrasalmus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990¹, protocefálico parásito de peces sudamericanos, del que puede diferenciarse por el distinto grupo de hospedero que infecta, por la morfología del ovario y por la carencia de órgano apical que se observa en la especie de Arandas-Rego y Pavanelli; asimismo, la multilobulación del ovario observada en P. sireni solo es vuelta a encontrar, de manera parcial, en P. amphiumicola Brooks, 1978, que no obstante, es separada de la primera por poseer un mayor número promedio de testículos y la vagina dispuesta anteriormente a la abertura del aparato reproductor masculino.

La semejanza entre P. sireni y P. filaroides La Rue, 1909, restringida por Brooks y Buckner (1976) al número de testículos, es mucho mayor, ya que si bien la carencia de lobulaciones en el

1 La posición posterior de la vagina también ha sido descrita para Q. baharensis Pérez-Vigueras, 1934, Q. habanensis Freze y Rysavy, 1976, Q. sireni Dyer y Altig, 1977, Q. guadalupeensis Dyer, 1986 y P. oscillans Arandas-Rego y Pavanelli, 1990; sin embargo, estas especies fueron excluidas del análisis que ahora efectuamos por enfrentar diversos problemas taxonómicos.

ovario de la segunda especie y la posición alternada de su vagina permite separarlas, en el resto de sus estructuras son muy similares.

Considerando lo anterior, la propuesta de Brooks (1978a) en el sentido de que las dos especies parásitas de sirénidos (P. sireni y P. aberrans Brooks, 1978) tienen un origen común, no es consistente con el análisis realizado en el presente trabajo, ya que entre ambas existen varias diferencias importantes en cuanto al número de testículos y de ramas uterinas (de las que incluso carece P. aberrans, mientras que P. sireni posee 35 en promedio), al arreglo testicular, a la abertura vaginal y a la existencia de una serie de "darkly-staining cells lining shallow apical depression" en el escólex de P. sireni (órgano apical vestigial?), que no se observan en el de P. aberrans; más aún, P. aberrans es junto con P. cryptobranchi La Rue, 1914, una de las especies parásitas de anfibios que mayor número de rasgos diferenciales presenta con respecto a P. sireni.

13) Grupo A13

El conjunto de caracteres morfológicos compartidos por P. alternans (Riser, 1942) Brooks, 1978, P. filaroides La Rue, 1909 y P. saphenus (Osler, 1931) Brooks, 1978, que permite su inclusión en el grupo A13 de este trabajo (TABLA 18), está constituido por los siguientes: 1) presencia en sus escólices de un órgano apical de tipo vestigial; 2) desembocadura alternada de la vagina (anterior y posterior) en el poro genital y 3)

extensión de las vitelógenas, que sobrepasan el borde anterior del ovario. No obstante, puede separarseles con base en varios caracteres, principalmente por el mayor número de ramas uterinas de P. alternans, por el arreglo de sus testículos en un campo y por la presencia de un esfínter bien desarrollado en su vagina, a la vez que la bolsa del cirro de P. saphenus ocupa 1/6 del ancho de los segmentos maduros y las de P. alternans y P. filaroides, 1/3; asimismo, en estas dos especies el óragno apical está incluido en el parénquima del escólex, mientras que en P. saphenus, aún cuando también es de tipo vestigial, se encuentra comunicado con el exterior (La Rue, 1914a; Osler, 1931; Riser, 1942).

La afinidad morfológica entre P. saphenus y el grupo de especies asociadas a P. magnus (Hannum, 1925) Harwood, 1932, fue referida en el inciso 3 de este trabajo, señalando como diferencias básicas entre las mismas a la relación entre el largo de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, que es mayor en P. saphenus y a la presencia de un órgano apical vestigial en su escólex; este último rasgo también permite distinguirla de P. cryptobranchi (La Rue, 1914) Brooks, 1978, especie de la que además, difiere en cuanto al arreglo de las glándulas vitelógenas.

El presente análisis coincide con el planteamiento de Brooks (1978a) en cuanto a que las especies parásitas de amfiúmidos de norteamérica (P. alternans, P. amphiumae (Zeliff, 1932) Brooks, 1978 y P. amphiumicola Brooks, 1978), forman un grupo que exhibe un gran parecido morfológico, aún cuando poseen diferencias

importantes que las establecen como especies independientes. Asimismo, P. alternans es semejante a P. racemosus (Rudolphi, 1819) Railliet, 1899, en un numeroso grupo de caracteres, no obstante, esta última especie se distingue por parasitar reptiles, carecer de órgano apical y por la posición posterior de su poro genital.

Las características proporcionadas por Brooks (1978a) para P. filaroides difieren de las registradas para la especie por La Rue (1914a), especialmente en lo que se refiere a la desembocadura de la vagina en el poro genital (establecida como siempre anterior por La Rue (1914a) y como anterior y posterior por Brooks (1978a)). En el presente trabajo, se decidió utilizar los datos aportados por Brooks (1978a), con el fin de unificar la fuente de obtención de los caracteres de las especies; sin embargo, se considera necesaria la reexaminación del material tipo para esclarecer dicha problemática.

De esta forma, P. filaroides sensu Brooks (1978a), se asemeja a P. lonnbergii (Fuhrmann, 1895) La Rue, 1909, que también parasita anfibios, aunque el mayor número de testículos que presenta esta última especie, aunado a la carencia de órgano apical en su escólex y al menor tamaño de su bolsa del cirro, permite su diferenciación. Ambas especies muestran cierta similitud con dos especies parásitas de reptiles (P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933 y P. marenzelleri (Barrois, 1898) Railliet, 1899), aspecto que fue señalado por La Rue (1914a), particularmente en cuanto a las características del aparato

reproductor femenino y algunas del masculino; no obstante, puede distinguirseles con base en su número de testículos y en la posición del poro genital, entre otros caracteres.

14) Grupo A₁₄

Los rasgos básicos que aislan a P. macrocephalus (Creplin, 1815) Nufer, 1905, en el grupo A₁₄ (TABLA 19), son la presencia de un órgano apical vestigial en su escólex, aunada a la extensión de las vitelógenas más allá del borde anterior del ovario y a la desembocadura dorsal de su vagina en el poro genital; esta última característica es compartida por varias especies incluidas en este estudio, siendo P. pinguis La Rue, 1911, la que más se le asemeja, aspecto que también fue advertido por La Rue (1914a); no obstante, su independencia puede ser fácilmente establecida con base en la presencia de un órgano apical desarrollado en el escólex de P. pinguis, especie que también posee un menor número promedio de testículos y una bolsa del cirro más grande.

15) Grupo A₁₅

Las tres especies reunidas en el grupo A₁₅ (P. buplanensis Mayes, 1976, P. parallacticus MacLulich, 1943 y P. tumidocollus Wagner, 1953), exhiben un alto grado de similitud, particularmente en cuanto a la posición dorsal de su vagina con respecto a la bolsa del cirro, a la presencia de un órgano apical vestigial en su escólex y en la extensión de sus vitelógenas, que no sobrepasan el borde anterior del ovario (TABLA 20). A pesar de esto, el número de testículos y de ramas uterinas registrado para P. buplanensis por Mayes (1976), así como la relación que muestra

esta especie entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, difieren de los referidos para las otras dos especies por MacLulich (1943) y Wagner (1953), permitiendo establecerla como una especie independiente. No obstante, entre P. parallacticus y P. tumidocollus se observa un solapamiento tal entre sus principales rasgos, que inclusive la clave para la determinación de las especies del género Proteocephalus contenida en el trabajo de Freze (1965), no permite discernir entre ambas, siendo presentadas por dicho autor en el mismo inciso. Más aún, los caracteres empleados por Wagner (1953) para diferenciarlas, generalmente son susceptibles de modificarse por efecto de las técnicas empleadas para la fijación del material, aspecto que es sugerido por los esquemas de la primera especie presentados por MacLulich (1943), en los que la morfología de los testículos y de las ramas uterinas parece haber sufrido este tipo de alteraciones; asimismo, la forma cuadrangular de los proglótidos grávidos de P. parallacticus, establecida por Wagner (1953) como un rasgo distintivo de ésta con respecto a su especie, no fue representada como tal por MacLulich (1943), quien dibujó dichos segmentos aproximadamente un 30 % más largos que anchos. Así, al no existir elementos con el suficiente peso taxonómico para mantener la independencia de P. tumidocollus, en el presente trabajo se le considera sinónimo de P. parallacticus.

Por otro lado, como se señaló en el inciso 7, es probable que P. salmonidicola Alexander, 1951 (y por lo mismo, su sinónimo P. primaverae Neiland, 1952), represente una variante geográfica de

P. parallacticus, ya que el único elemento diferencial importante entre ellas es la carencia de órgano apical en la especie de Alexander, lo que requiere ser confirmado mediante la reexaminación del material tipo, puesto que la naturaleza vestigial de dicha estructura, pudo haber dificultado su observación.

Otras especies similares a P. parallacticus son P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929 y P. pinguis La Rue, 1911; no obstante, la configuración del útero de ambas especies, que forma bolsas independientes en vez de ramas unidas a un tronco central, así como el menor número de testículos y la desembocadura constantemente anterior de la vagina de la primera especie, y la presencia de un órgano apical desarrollado en el escólex de la segunda, permiten distinguirlas de la especie de MacLulich.

De la misma manera, P. buplanensis exhibe una estrecha relación morfológica con P. fillicollis (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858 y P. fluviatilis Bangham, 1925, siendo diferenciadas básicamente por la presencia/ausencia y desarrollo del órgano apical, ya que mientras en la primera especie, éste es vestigial, en las dos restantes está ausente y desarrollado respectivamente; asimismo, la desembocadura dorsal de la vagina de la especie de Mayes es un rasgo que la separa de P. fillicollis, en la que esta estructura se abre anterior a la bolsa del cirro en el poro genital, a la vez que la disposición de las vitelógenas de P. fluviatilis, que sobrepasan el borde anterior del ovario, contrasta con la distribución al nivel del borde

anterior del mismo que exhiben las de P. buplanensis.

16) Grupo A16

Las seis especies pertenecientes al grupo A16, P. chologasteri Whittaker y Hill, 1968, P. exiguus La Rue, 1911, P. fluviatilis Bangham, 1925, P. pinguis La Rue, 1911, P. poulsoni Whittaker y Zober, 1978 y P. pusillus Ward, 1910¹ (TABLA 21), además de ser todas parásitas de peces, tienen como rasgo común el poseer un órgano apical funcional en su escólex, característica que permite diferenciarlas del resto de las especies incluidas en el presente análisis², con excepción de P. grandis (La Rue, 1911) Harwood, 1933, la cual también exhibe esta estructura, según lo señalado por Brooks (1978a); no obstante, estas seis especies se encuentran claramente separadas de P. grandis por el elevado número de testículos y de ramas uterinas registrado para éste, el cual, además, parasita anfibios.

La diferenciación entre la mayor parte de estas seis especies es compleja, ya que solo exhiben variaciones ligeras en cuanto a la posición y el número de sus principales rasgos; sin embargo,

¹ Ward (1910) describió el órgano apical de P. pusillus como vestigial; sin embargo, La Rue (1914a), al tener nuevamente el material tipo de la especie, señaló que el desarrollo y la constitución del mismo, son iguales a los que observó en el resto de las ventosas.

² Para P. subreana Cordero, 1946, P. lonchicollis (Zeder, 1800) Nuffer, 1905, P. gualpinii Aranda-Rego y Pavanelli, 1990, P. gubyrni Bangham, 1925 y P. garbei La Rue, 1919, cuya problemática taxonómica se discutió en el inciso 4.5.2, fue descrito un órgano apical desarrollado, similar al de las especies micobros del grupo A16.

la morfología del útero de P. pinguis, P. poulsoni y P. pusillus que forma bolsas independientes del tronco central, en contraste con las ramas unidas al mismo que presentan P. exiguus, P. fluviatilis y P. chologasteri, permite dividirlos en dos grupos: dentro del primero, P. poulsoni puede separarse de P. pinguis y P. pusillus por su menor número de testículos y por presentar casi el doble de bolsas uterinas, así como por la extensión de sus vitelógenas y su disposición vaginal; estas dos últimas especies, se distinguen entre sí con base en la posición ecuatorial del poro genital de P. pinguis y en la desembocadura dorsal de su vagina en el mismo, rasgos cuya constancia fue confirmada por el hallazgo de la especie realizado por Wardle (1932); asimismo, el registro de P. pusillus en México, efectuado por Mejía (1987)* permitió corroborar que si bien el arreglo que adopta su vagina con mayor frecuencia es el anterior o dorsal a la bolsa del cirro en el poro, en unos cuantos segmentos desemboca posterior a éste, aspecto que fue establecido por La Rue (1914a), aun cuando lo consideró una condición anormal en este protocefálico. Otro elemento diferencial entre ambas, empleado por La Rue (1914a) y Freze (1965) en sus claves para la determinación de las especies del género, es la disposición de los testículos en una (P. pinguis) o dos capas (P. pusillus), al que podría adicionarse la forma característica del ovario de la última especie.

El número de testículos y de ramas uterinas registrado para P. fluviatilis por Bangham (1925), permiten distinguirla de P.

* Mejía, M., H. 1987. Helmintofauuna del "tiro" Quodon bicirpinnia Jordan, 1880, del Lago de Patzcuaro, Mich. Facultad de Ciencias, UNAM., México: 122 pp.

chologasteri y P. exiguus, cuya similitud en cuanto a estos rasgos es muy elevada. Asimismo, la primera especie posee un arreglo de las vitelógenas distinto al exhibido por las dos especies restantes y la desembocadura de su vagina en el poro genital es diferente a la descrita para P. exiguus, cuya bolsa del cirro además, registra mayores dimensiones; estas características sirven también para separar a P. exiguus de P. chologasteri, particularmente la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, ya que en P. exiguus se extiende hasta la mitad de los proglótidos y en P. chologasteri ocupa entre 1/4 y 1/5 de la anchura de los mismos.

El presente análisis coincide con el señalamiento de Whittaker y Zober (1978) en el sentido de que a pesar de que P. chologasteri y P. poulsoni parasitan peces de la misma familia (Amblyopsidae), procedentes de localidades cercanas (en Kentucky, E.U.A.) y poseen varios rasgos similares (órgano apical funcional, 40 testículos en promedio y longitud inferior a 10 mm., entre otros), no son conespecíficas, pues el número y la morfología de sus divertículos uterinos (que en P. chologasteri están unidos al tronco central y en P. poulsoni se separan formando bolsas), así como la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, son lo suficientemente distintivos para justificar su independencia.

Por otro lado, a pesar de la gran similitud que exhiben P. chologasteri y P. pinguis, Whittaker y Hill (1968) omitieron a esta última especie en la discusión que efectuaron al describir a la primera; en el presente trabajo, se les mantiene separadas

debido a que poseen diferencias en cuanto a la longitud estrobilar, al número de testículos y al tamaño de la bolsa del cirro, las cuales, no obstante su poca magnitud, al combinarse con la presencia de bolsas uterinas incomunicadas con el tronco central en la especie de La Rue y no de ramas, como fueron descritas para P. chologasteri, constituyen los rasgos distintivos de ambas especies.

La morfología del útero descrita para P. pusillus, P. poulsoni y P. pinguis, es presentada por otras especies del género: P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929, P. calmettei (Barrois, 1898) Railliet, 1899, y P. macrocephalus (Creplin, 1825) La Rue, 1911. Sin embargo, las tres especies citadas previamente, pueden separarse de P. calmettei, P. pugetensis y P. macrocephalus, debido a que la primera carece de órgano apical y el de las dos restantes es de tipo vestigial; además, P. pugetensis exhibe un menor número de divertículos uterinos y P. calmettei y P. macrocephalus registran una longitud estrobilar mucho mayor, casi el triple número de testículos y sus bolsas del cirro son más pequeñas con respecto a la anchura de los segmentos maduros.

Grupo B

El grupo B contiene 14 especies, caracterizadas por poseer un elevado número testicular promedio, que oscila entre 145 y 431 (Tabla 5); de ellas, cuatro son parásitas de peces, una de anfibios y nueve de reptiles y han sido divididas, para fines del presente análisis, en siete subgrupos, a los que sin embargo, no se les asignó validez taxonómica, sino exclusivamente operativa.

1) Grupo B1

Las cinco especies que componen el grupo B1 (P. aberrans Brooks, 1978; P. calmettei (Barrois, 1898) Railliet, 1899, P. fragilis (Essex, 1929) Freze, 1965; P. paraguayensis (Rudin, 1917) Harwood, 1933² y P. variabilis Brooks, 1978), carecen de órgano apical, presentan las vitelógenas dispuestas a todo lo largo del segmento¹ y la vagina desembocando de manera alternada (anterior o posterior a la de la bolsa del cirro), en el poro genital (TABLA 22).

No obstante, a pesar de estas coincidencias morfológicas, las cinco especies pueden separarse a partir de tres rasgos principales: 1) P. aberrans y P. fragilis poseen los testículos dispuestos en dos bandas con tendencia a unirse para formar una sola, a la vez que en P. calmettei, P. paraguayensis y P. variabilis, los dos campos se encuentran claramente definidos; 2) el útero de P. aberrans carece de ramas laterales y el de P. fragilis registra solo nueve en promedio, mientras que el número de las mismas en las tres especies restantes, oscila entre 28 y 34 y 3) P. calmettei, P. paraguayensis y P. variabilis parasitan reptiles, P. aberrans infecta anfibios y P. fragilis, peces.

1) P. aberrans La Rue, 1919, también posee este rasgo; sin embargo, su asignación al estado de spissis inquirenda en este trabajo, determina su exclusión del conjunto referido previamente.

2) La descripción de P. paraguayensis realizada por Rudin (1917), fue considerada insuficiente por Freze (1965), por lo que la incluyó entre las spissis inquirendas del género; posteriormente, Chambrier (1990) redescubrió a esta especie y es a partir de los rasgos registrados por dicho autor, que en el presente trabajo se ratifica su posición como una especie válida, particularmente por el hallazgo del escólex en el material tipo, que pasó inadvertido para Rudin (1917).

Además de los caracteres referidos previamente, P. aberrans difiere de P. fragilis en el número de testículos, en la posición del poro genital y en la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros. De la misma forma, el elevado número de testículos que presenta P. paraguayensis la distingue de P. calmettei y de P. variabilis, cuya independencia está determinada por la posición diferencial de sus poros genitales y por el reducido tamaño de la bolsa del cirro que exhibe la especie de Brooks.

1. En la redescrición de P. paraguayensis, Chambrier (1990) señaló una acumulación de folículos vitelinos en la región posterior de sus proglótidos; sin embargo, dichos folículos no llegan a constituir bandas que corran en dirección al ovario, razón por la que se le asignó al estado de carácter cero.

La inconsistencia del presente análisis con la propuesta del origen común de P. aberrans y P. sireni (Brooks y Buckner, 1976) Brooks, 1978. planteada por Brooks (1978a), fue discutida en el inciso 12, en el que se señala el elevado número de rasgos diferenciales que presentan ambas especies; en contraste, P. aberrans muestra una marcada similitud con P. agkistrodontis, particularmente en cuanto al arreglo de los testículos, la extensión de las vitelógenas, la carencia de órgano apical, el tamaño de la bolsa del cirro y la posición del poro genital; no obstante, su individualidad como especies del género está definida a partir de sus diferencias hospedatorias (la primera parasita anfibios y la segunda reptiles) y de número de testículos, así como por la estructuración sacular del útero de P. aberrans, que constituye su principal carácter diagnóstico.

Por otro lado, P. calmettei y P. paraguayensis se asemejan a P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933 y P. marenzelleri (Barrois, 1898) Railliet, 1899, ya que las cuatro son parásitas de reptiles, su estróbilo supera los 300 mm., de longitud, sus testículos se disponen en dos campos y su número de ramas uterinas es similar, además de presentar la vagina desembocando anterior o posterior al aparato reproductor masculino en el poro genital; sin embargo, las diferencias que exhiben en cuanto a su número de testículos, a la relación entre la longitud de la bolsa del cirro y el ancho de los proglótidos maduros y particularmente, la carencia de órgano apical en el escólex de P. calmettei y P. paraguayensis, determinan su independencia. P. variabilis también posee rasgos similares a los del grupo de

especies antes citado, pero su parecido es aún mayor a P. lonnbergii (Fuhrmann, 1895) La Rue, 1909, especie parásita de anfibios, de la que no obstante puede diferenciarse por su número de testículos, que aún cuando en promedio es semejante, considerando los intervalos, el de P. variabilis resulta más amplio, así como también por su número de ramas uterinas, además de que, de acuerdo con Brooks (1978a), su escólex se encuentra cubierto por espinas, mientras que el de P. lonnbergii carece de ellas.

Entre las especies parásitas de peces incluídas en este análisis, la única que posee los testículos dispuestos en dos campos, pero con tendencia a unirse y formar uno solo, es P. fragilis, ya que tanto en P. criticus (Mpoame y Landers, 1981) n. comb., como en P. serrasalmus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990, se presentan formando dos bandas claramente definidas. Además, el distinto arreglo mostrado por las vaginas de las tres especies, junto con el menor número de testículos registrado para P. serrasalmus y con la extensión de las vitelógenas de P. criticus, que no sobrepasan el borde anterior del ovario, se constituyen como criterios taxonómicos específicos, que permiten validar su independencia.

2) Grupo B₁

La combinación de cuatro rasgos básicos determina la incorporación de P. coregoni Wardle, 1932 y P. criticus (Mpoame y Landers, 1981) n. comb., al grupo B₂: 1) carencia de órgano

apical; 2) vitelógenas distribuidas solo hasta el borde anterior del ovario; 3) Abertura vaginal constantemente anterior a la del aparato reproductor masculino en el poro genital y 4) número de testículos superior a 120¹ (TABLA 23). A pesar de esta gran similitud, ambas especies se distinguen por la separación de los testículos en dos bandas laterales que caracteriza a P. criticus, de acuerdo con Mpoame y Landers (1981)², así como por las diferencias registradas en la relación entre el largo de la bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros de ambas especies y por la posición del poro genital, que en P. coregoni es ecuatorial y en P. criticus se dispone al final del primer tercio del proglótido.

Las afinidades morfológicas de P. coregoni y P. criticus con otras especies, están dadas por caracteres como la disposición de las vitelógenas y de la vagina, así como por el reducido número

1 La descripción original de P. coregoni, realizada por Wardle (1932), contiene varias imprecisiones, particularmente en cuanto al número de testículos y de ramas uterinas, ya que de los primeros señala que superan los 100 (y dibuja 158) y que de las segundas se encuentran menos de 10 pares. Desafortunadamente, esta especie no ha vuelto a ser registrada desde su erección, por lo que el esclarecimiento de tales carencias está condicionado a la reexaminación del material tipo.

2 El señalamiento de Freze (1965) en el sentido de que la disposición testicular esquematizada por Wardle (1932) para P. coregoni se contradice con la asentada en la descripción, es errónea y probablemente pueda atribuirse a una inadecuada traducción del trabajo de Wardle, quien indicó que los testículos de esta especie se distribuyen "in two partial striata", haciendo referencia a su arreglo en el parénquima en corte transversal, tal y como se observa en la fotografía del mismo y no a los "two fields" que Freze menciona y que comúnmente se emplean para describir la configuración que adoptan los testículos a ambos lados del útero, en vista ventral.

de ramas uterinas que poseen, los cuales comparten con P. filicollis (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858, P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929 P. exiguus La Rue, 1911 y P. chologasteri Whittaker y Hill, 1968; sin embargo, el menor número de testículos registrado para P. coregoni y P. criticus, las distingue de las especies antes mencionadas, además de que P. chologasteri, P. exiguus y P. pugetensis poseen órgano apical (desarrollado en las dos primeras y vestigial en la última), el cual está ausente en el escólex de las especies descritas por Wardle (1932) y Mpoame y Landers (1981), respectivamente.

3) Grupo B₁

La forma de "L" adquirida por las glándulas vitelógenas de P. perplexus La Rue, 1911, al correr una porción de las mismas paralela al borde posterior de los segmentos, combinada con la ausencia de órgano apical en su escólex y con la posición constantemente anterior de su vagina, permiten asignarlo como representante exclusivo del grupo B₁ (TABLA 24).

La configuración referida para las vitelógenas de esta especie, también es registrada en P. faranciae (MacCallum, 1921) Harwood, 1932, P. jarara (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941 y P. stizostethi Hunter y Bangham, 1933¹; no obstante, las dos primeras especies difieren de la especie de La Rue por parasitar reptiles, por poseer un órgano apical de tipo vestigial, por el número y arreglo de sus testículos en dos

¹ Las glándulas vitelógenas de P. jarara, Wolffhugel, 1943, considerada especie invirgida en el presente análisis, exhiben un arreglo similar al señalado para este conjunto de especies.

campos y por la desembocadura alternada de su vagina en el poro genital, entre otros rasgos; asimismo, P. stizostethi, que al igual que P. perplexus parasita peces, exhibe un menor número de testículos y de ramas uterinas que esta última, características que aunadas a la desembocadura anterior y posterior de la vagina de P. stizostethi, garantizan su independencia.

A pesar de que la morfología de las vitelógenas de P. perplexus permite distinguirla de la mayor parte de las especies americanas del género, el número y arreglo de otras estructuras, la asemejan a P. ambleplitis (Leidy, 1887) Benedict, 1900 y P. coregoni Wardle, 1932; sin embargo, dicho rasgo, sumado a la presencia de un órgano apical vestigial en el escólex de la primera especie y a su menor número de testículos, determinan su separación, de la misma forma que el reducido número de ramas uterinas y la posición ecuatorial del poro genital lo hacen para P. coregoni, cuyas vitelógenas, además, no sobrepasan el borde anterior del ovario.

4) Grupo B:

Al igual que en el caso referido en el inciso anterior, la incorporación exclusiva de P. testudo (Magath, 1924) Hughes, Baker y Dawson, 1941 al grupo B: (TABLA 25), está basada principalmente en las características exhibidas por sus vitelógenas, que no poseen folículos prepocales. No obstante, como se señaló previamente, esta disposición es observada en otras especies del género, de las cuales solo P. australis Chandler, 1935 y P. cryptobranchi La Rue, 1919 reunieron las

condiciones necesarias para ser incluidas en el presente análisis, ya que de O. cohospes Cordero, 1946 y P. macdonaghi (Szidat y Nani, 1951) Yamaguti, 1959, que también muestran este arreglo, se desconoce la disposición parenquimática de sus órganos con respecto a la musculatura longitudinal interna y por lo mismo, su posición dentro del género es incierta.

La independencia de P. australis y P. cryptobranchi con respecto a P. testudo es clara, ya que presentan numerosos rasgos diferenciales, como son el número y la disposición testicular, la localización del poro genital y el grupo de hospedero que parasitan (peces, anfibios y reptiles, respectivamente), entre otros. Por otro lado, a pesar de que su afinidad morfológica con el resto de las especies americanas es baja, presenta cierta semejanza a P. akistrodantis Harwood, 1933, aún cuando el menor número de testículos de esta especie, junto con el arreglo de sus vitelógenas y con la posición más anterior de su poro genital, la caracterizan y permiten su separación.

5) Grupo Bs

A pesar de que P. faranciae (Mac Callum, 1921) Harwood, 1932 y P. jarara (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941 comparten varias características (órgano apical vestigial, vitelógenas corriendo paralelas al borde posterior de los segmentos y vagina desembocando anterior o posterior al aparato reproductor masculino en el poro genital), con base en las cuales se les incorporó al grupo Bs (TABLA 26), su diferenciación es relativamente sencilla, considerando el elevado número de

testículos y de ramas uterinas señalado para P. faranciae por Harwood (1932), López-Neyra y Díaz-Ungría (1957) y Brooks (1978a), la que además, posee una bolsa del cirro más grande.

De la misma forma, el promedio de testículos registrado para esta especie, también permite distinguirla del resto de las especies americanas, ya que ninguna de ellas alcanza un número tan elevado (431), siendo el valor más cercano (360), el descrito por López-Neyra y Díaz-Ungría (1958) para O. crotali (considerada especies inquirenda en el presente estudio). Por su parte, P. jarara exhibe algunas semejanzas con P. calmettei (Barrois, 1898) Railliet, 1899 y P. variabilis Brooks, 1978, no obstante, la ausencia de órgano apical en estas especies, el arreglo diferencial de sus vitelógenas y la distinta relación que guardan entre la longitud de su bolsa del cirro y el ancho de los segmentos maduros, las mantiene separadas, además de que en P. variabilis el poro genital se localiza en el primer cuarto de los proglótidos (en contraste con el de las otras dos especies que se dispone en la mitad de los mismos) y en P. calmettei, el útero forma bolsas desconectadas del tronco central y no ramas unidas al mismo, como sucede en el de P. faranciae.

!En la descripción original de P. jaransing, MacCallum (1921) no estableció las características de las glándulas vitelógenas; posteriormente, Harwood (1932) al redescubrir la especie, consideró que éstas seguían el patrón común del género; sin embargo, Brooks (1978a), las esquematizó en forma de "L", aún cuando a diferencia de lo que sucede en P. serrigera La Rue, 1911 y otras especies cuyas vitelógenas adoptan esta configuración, en P. jaransing la porción terminal de las mismas corre por encima de los lóbulos del ovario. En P. jarara, este rasgo es menos aparente, aunque de acuerdo con Chambrier et al. (1991), dichas glándulas tienden a condensarse en la parte posterior de los segmentos, anteriormente a los lóbulos ováricos.

6) Grupo B₆

Entre las especies incluidas en el presente análisis, cuyos escólices poseen un órgano apical desarrollado¹, P. grandis (La Rue, 1911) Harwood, 1933 es la única que exhibe un número testicular promedio superior a 100 (214) y de ramas uterinas mayor a 25 (40), rasgos que lo distinguen de éstas y determinan su inclusión como miembro exclusivo del grupo B₆ (TABLA 27).

De la misma forma, a pesar de presentar algunas coincidencias morfológicas con P. marenzelleri (Barrois, 1898) Railliet, 1899, P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933 y P. variabilis Brooks, 1978, P. grandis puede diferenciarse de las tres por el grado de desarrollo de su órgano apical, además de que el número de ramas uterinas de las dos primeras especies es ligeramente menor y la posición del poro genital de P. marenzelleri es postecuatorial, en contraste con la disposición precuatorial que éste adopta en P. grandis.

De P. variabilis se le separa fácilmente, debido a que la especie de Brooks carece de órgano apical, posee un número testicular mucho más reducido y presenta el poro genital situado más anteriormente.

1. De acuerdo con Brooks (1978a), el holotipo de P. grandis presenta un órgano apical desarrollado, que sin embargo, no fue advertido por La Rue (1911; 1914a) al realizar la descripción de la especie, ni en los registros posteriores de la misma, efectuados por Fantham y Porter (1954) y Roberts (1956).

7) Grupo B7

La gran similitud mostrada por P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933 y P. marenzelleri (Barrois, 1898) Railliet, 1899 en cuanto a su número testicular, a la presencia en sus escólicas de un órgano apical vestigial y a la abertura de sus vaginas anterior o posterior a la del aparato reproductor masculino en el poro genital, entre otras, permite reunir las en el grupo B7 (TABLA 29). No obstante, P. marenzelleri exhibe dos rasgos que la caracterizan y aíslan de la especie de La Rue: 1) la posición postecuatorial de su poro genital, situado en el 53% de la longitud del proglótido, en contraste con el de P. perspicua que se dispone en el 40% y 2) el estado de inmadurez que se observa en la mayor parte de su estróbilo (90%, de acuerdo con Brooks, 1978a); esta última condición ha sido señalada al menos para otra especie del género: P. kuvukuyu Woodland, 1935, en la que es tan elevado el grado de inmadurez que presenta, que incluso se desconoce su morfología interna (Freze, 1965; Brooks y Rasmussen, 1984; Arandas-Rego, 1987), razón por la cual fue incluida entre las species inquirendae de este trabajo.

La semejanza de P. perspicua y P. marenzelleri con P. grandis (La Rue, 1911) Harwood, 1933, fue discutida en el inciso anterior: de la misma forma, ambas especies exhiben una gran similitud con P. variabilis Brooks, 1978, P. calmettei (Barrois, 1898) Railliet, 1899 y P. paraguayensis (Rudin, 1917) Harwood, 1933, aún cuando la carencia de órgano apical por parte de estas tres especies y el diferente número testicular registrado para las mismas, permite su distinción, la cual se ratifica,

considerando la posición del poro genital en P. variabilis y la dimensión de las bolsas del cirro de P. paraguavensis y P. calmettei.

Una vez finalizado el análisis de la composición específica del género Proteocephalus en América, a continuación se presenta un listado que condensa los diferentes estados a los que han sido asignadas, de acuerdo con la información disponible sobre las mismas:

1) Especies Incertae sedis

- P. dilatatus (Linton, 1899) La Rue, 1911
- O. lacten (Leidy, 1855) La Rue, 1911
- P. leptosoma (Leidy, 1888) Yamaguti, 1959
- P. nematosoma (Leidy, 1890) La Rue, 1911
- P. micropteri (Leidy, 1887) La Rue, 1911
- P. sajelini (Linton, 1897) La Rue, 1914
- P. simplicissimus (Leidy, 1887) La Rue, 1911
- P. trionychinus (Lonnberg, 1894) Hughes, Baker y Dawson, 1941

2) Especies inquirendae

- O. barbouri Pérez Vigueras, 1934
- O. bonariensis Szidat y Soria, 1954
- O. bufonis Pérez Vigueras, 1942
- O. ceratophryos (Parodi y Widakowich, 1916) Cordero, 1946
- O. cohospes Cordero, 1946
- O. crtali López-Neyra y Díaz, 1958
- O. ecuatoriensis Dyer, 1986
- O. habanensis Freze y Ryzavy, 1976
- O. lopesi Arandas-Rego, 1967
- O. noei Wolffhugel, 1948
- O. olseni Dyer y Altig, 1977
- P. arandasi Santos y Taitson Rolas, 1973
- P. arcticus Cooper, 1925
- P. elongatus Chandler, 1935
- P. elongatus (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941
- P. fossatus (Riggenbach, 1896) La Rue, 1911
- P. gaspari Chambrier y Vaucher, 1984
- P. hernandezii Flores-Barroeta, 1955
- P. iandira Woodland, 1934
- P. kuyukuyu Woodland, 1935

- P. longicollis (Zeder, 1900) Nufer, 1905 sensu Beverley
Burton, 1978
- P. macdonaghi Szidat y Nani, 1951
- P. macrophallus Woodland, 1935
- P. microcephalus Haderlie, 1953
- P. microscopicus Woodland, 1935
- P. maniuariphilus Pérez Viguera, 1936
- P. micruricola Shoop y Corkum, 1982
- P. ocellatus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990
- P. osburni Bangham, 1925
- P. pearsei La Rue, 1919
- P. piramutab (Woodland, 1933) Arandas-Rego, 1985

3) Especies transferidas a otros géneros

- P. sanbernardinensis (Rudin, 1917) Harwood, 1933
- P. viperis (Beddard, 1913) Woodland, 1925¹

4) Especies válidas

- P. aberrans Brooks, 1978
- P. agkistrodontis Harwood, 1933
- P. alternans (Riser, 1942) Brooks, 1948
- P. ambloplitis Leidy, 1887) Benedict, 1900
- P. amphiumae (Zeliff, 1932) Brooks, 1978
- P. amphimicola Brooks, 1978
- P. australis Chnadtler, 1935
- P. buplanensis Mayes, 1976
- P. calmettei (Barrois, 1898) Railliet, 1899
- P. coregoni Wardle, 1932
- P. criticus (Mpoame y Landers, 1981) n.comb.
- P. cryptobranchi (La Rue, 1914) Brooks, 1978
- P. chologasteri Whittaker y Hill, 1968
- P. exiguus La Rue, 1911
- P. faranciae (Mac Callum, 1921) Harwood, 1932
- P. filaroides La Rue, 1909
- P. filicollis (Rudolphi, 1802) Weinland, 1858
- P. flavus (Rudin 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941
- P. fluviatilis Bangham, 1925
- P. fragilis (Essex, 1929) Freze, 1965
- P. gracilis (Jones, Cheng y Gillespie, 1958) Brooks, 1978
- P. grandis (La Rue, 1911) Harwood, 1933
- P. hyalinus (Rudin 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941
- P. iatara (Fuhrmann, 1927) Hughes, Baker y Dawson, 1941
- P. lonnbergii (Fuhrmann, 1895) La Rue, 1909
- P. lucioperca Wardle, 1932
- P. macrobothrius (Rudin, 1917) Hughes, Baker y Dawson, 1941
- P. macrocephalus (Creplin, 1815) Nufer, 1905

1 Transferencia realizada por Chambrier (1989a)

P. magnus (Hannum, 1925) Harwood, 1932
P. marenzelleri (Barrois, 1898) Railliet, 1899
P. nattereri (Parona, 1901) Harwood, 1933
P. olor (Ingles, 1936) Brooks, 1978
P. paraguayensis (Rudin, 1917) Harwood, 1932
P. parallacticus MacLulich, 1943
P. perplexus La Rue, 1911
P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933
P. pinguis La Rue, 1911
P. platystomi Lynsdale, 1959
P. poulsoni Whittaker y Zober, 1978
P. pugetensis Hoff y Hoff, 1929
P. pusillus Ward, 1910
P. racemosus (Rudolphi, 1819) Railliet, 1899
P. salmonidicola Alexander, 1951
P. saphenus (Osler, 1931) Brooks, 1978
P. serrasalmus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990
P. singularis La Rue, 1911
P. sireni (Brooks y Buckner, 1976) Brooks, 1978
P. stizostethi Hunter y Bangham, 1943
P. testudo (Magath, 1924) Hughes, Baker y Dawson, 1941
P. variabilis Brooks, 1978
P. wickliffi Hunter y Bangham, 1933

NOTA: En la clave para la identificación de las especies americanas del género que se presenta en el inciso V de este trabajo, se incluyen exclusivamente las 51 especies consideradas como válidas en el mismo.

VI.- CLAVE PARA LA IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES AMERICANAS DEL
 GENERO Proteocephalus WEINLAND, 1858

- 1) Organó apical ausente 2
 Organó apical presente 30
- 2) Número promedio de testículos menor a 130.... 3
 Número promedio de testículos mayor a 130.... 22
- 3) Testículos dispuestos en un campo 4
 Testículos dispuestos en dos campos bien
 definidos o con tendencia a unirse en la
 región central de los segmentos 11
- 4) Vitelógenas que sobrepasan el borde anterior
 del ovario 5
 Vitelógenas con otra disposición 8
- 5) Abertura vaginal anterior y posterior a la
 del aparato reproductor masculino 6
 Abertura vaginal exclusivamente anterior 7
- 6) Número promedio de ramas uterinas 45 P. racemosus
 Número promedio de ramas uterinas 12 P. platystomi
- 7) Número promedio de ramas uterinas 8 P. wickliffi
 Número promedio de ramas uterinas 22 P. singularis
- 8) Vitelógenas que no sobrepasan el borde
 anterior del ovario 9
 Porción posterior de las vitelógenas que
 corre paralela a los lóbulos ováricos P. stizostethi
- 9) Poro genital postecuatorial P. luciopercae
 Poro genital preecuatorial 10
- 10) Vagina con desembocadura dorsal P. salmonidicola
 Vagina con desembocadura anterior P. filicollis
- 11) Vagina con desembocadura anterior P. amphiumae
 Vagina desembocando en otra posición 12
- 12) Vagina con desembocadura posterior P. serrasalmus
 Vagina desembocando anterior y posterior ... 13
- 13) Bolsa del cirro que cabe entre 2 y 7 veces
 en el ancho de los segmentos maduros 14
 Bolsa del cirro ocupando 1/9 del ancho de
 proglótidos maduros P. olor
- 14) Sin vitelógenas prepapales P. cryptobranchi
 Vitelógenas prepapales presentes 15
- 15) Número testicular promedio inferior a 70 ... 16
 Número testicular promedio superior a 70 ... 18

- 16) Apice del escólex con células glandulares .. 17
 Apice del escólex sin células glandulares .. P. macrobothria
- 17) Lóbulos ováricos expandidos posteriormente.. P. hvalina
 Lóbulos ováricos sin expansiones P. falva
- 18) Poro genital posterior al 1/3 del segmento .. P. nattereri
 Poro genital en el 1/3 del segmento 19
- 19) Escólex con espinas P. agkistrodontis
 Escólex sin espinas 20
- 20) Poro genital al final del 1/3 del segmento . P. lonnbergii
 Poro genital al final del 1/4 del segmento . 21
- 21) Longitud estrobilar entre 100 y 200 mm P. gracilis
 Longitud estrobilar superior a 600 mm P. magnus
- 22) Número testicular promedio superior a 200 .. P. paraguayensis
 Número testicular promedio inferior a 200 .. 23
- 23) Porción posterior de las vitelógenas que
 corre paralela a los lóbulos ováricos P. perplexus
 Vitelógenas con otro arreglo 24
- 24) Vitelógenas prepurales ausentes P. testudo
 Vitelógenas prepurales presentes 25
- 25) Vagina desembocando anterior y posterior ... 26
 Vagina desembocando anterior 29
- 26) Utero sacular P. aberrans
 Utero con ramas laterales 27
- 27) Utero con menos de 10 ramas P. fragilis
 Utero con mas de 10 ramas 28
- 28) Poro genital ecuatorial P. calmettei
 Poro genital en el 1/4 del segmento P. variabilis
- 29) Testiculos en un campos central P. coregoni
 Testiculos en dos campos laterales P. criticus
- 30) Organo apical vestigial 31
 Organo apical desarrollado 45
- 31) Número testicular promedio superior a 150 .. 32
 Número testicular promedio inferior a 150 .. 35
- 32) Número testicular promedio inferior a 200 .. P. iarara
 Número testicular promedio superior a 200 .. 33
- 33) Mas de 400 testiculos por proglotido P. faranciae
 Menos de 400 testiculos por proglotido 34

34) 90% del estróbiló inmaduro	<u>P. marenzelleri</u>
Estróbiló con maduración normal	<u>P. perspicua</u>
35) Vagina con desembocadura anterior	36
Vagina desembocando en otra posición	39
36) Número promedio de ramas uterinas superior a 25	<u>P. amphimicola</u>
Número promedio de ramas uterinas inferior a 25	37
37) Folículos vitelinos preporales ausentes	<u>P. australis</u>
Folículos vitelinos preporales presentes ...	38
38) Poro genital ecuatorial	<u>P. pugetensis</u>
Poro genital en el 1/4 del segmento	<u>P. ambioplitis</u>
39) Vagina desembocando anterior y posterior ...	40
Vagina con otra disposición	42
40) Número promedio de ramas uterinas superior a 30	<u>P. alternans</u>
Número promedio de ramas uterinas inferior a 30	41
41) Bolsa del cirro ocupando 1/6 del ancho de los segmentos maduros	<u>P. saphena</u>
Bolsa del cirro ocupando 1/3 del ancho de los segmentos maduros	<u>P. filaroides</u>
42) Número promedio de ramas uterinas inferior a 5	<u>P. buplanensis</u>
Número promedio de ramas uterinas superior a 5	43
43) Poro genital ecuatorial	44
Poro genital en el 1/5 del segmento	<u>P. sireni</u>
44) Número testicular promedio mayor que 100 ...	<u>P. macrocephalus</u>
Número testicular promedio menor de 100 ...	<u>P. parallacticus</u>
45) Número testicular promedio mayor que 100 ...	<u>P. grandis</u>
Número testicular promedio menor de 100	46
46) Vitelógenas sobrepasando el borde anterior del ovario	47
Vitelógenas que no sobrepasan el borde anterior del ovario	48
47) Número promedio de ramas uterinas menor a 10	<u>P. fluviatilis</u>
Número promedio de ramas uterinas mayor a 10	<u>P. poulsoni</u>

- 48) Utero con ramificaciones laterales unidas a un tronco central 49
 Utero con bolsas independientes desprendidas del tronco central 50
- 49) Bolsa del cirro ocupando 1/2 del ancho de los segmentos maduros P. exiguus
 Bolsa del cirro ocupando 1/4-1/5 del ancho de los segmentos maduros P. chologasteri
- 50) Poro genital ecuatorial P. pinguis
 Poro genital situado al final del 1/3 del segmento P. pusillus

VII.- DISCUSION GENERAL

La gran complejidad que representa el análisis de la composición específica del género Proteocephalus ha sido propiciada básicamente por tres factores: 1) la riqueza de especies que posee, independientemente del estado al que se asigne a los géneros Ophiotaenia, Batrachotaenia y Testudotaenia; 2) la homogeneidad estructural del grupo, que impide la identificación de las especies con base en características particulares y 3) las deficiencias existentes en el conocimiento morfológico de gran parte de las mismas, el cual probablemente pueda considerarse como el elemento de mayor peso.

En la actualidad, este género contiene 172 especies distribuidas en todo el mundo, la mayoría de las cuales muestran un patrón morfológico común, siendo escasas las que pueden distinguirse a partir de un rasgo específico, como P. sireni, cuyo ovario presenta lobulaciones dirigidas anteriormente (Brooks y Buckner, 1976), P. aberrans que carece de ramas uterinas (Brooks, 1978a) o P. alternans, en el que la cubierta de los huevos tiene una forma de huso característica (Riser, 1942). Aunado a lo anterior, en el presente y otros trabajos, se ha detectado una importante carencia de conocimiento sobre la morfología de un numeroso grupo de especies a diferentes niveles, la cual, de manera general, puede atribuirse a la realización de descripciones parciales de especies nuevas con base en material inmaduro (P. micropteri, P. salvelini), incompleto (O. crotali, P. kuyukuyu), mal preservado (P. ocellatus) o escaso (O. ecvadorensis).

La problemática anterior se ve agravada por la reducida frecuencia de aparición de muchas de las especies del género, lo que de acuerdo con autores como Freze (1965), constituye un serio inconveniente para el adecuado análisis de su composición específica. así como por la carencia de redescripciones de la mayor parte de las mismas, dificultando el conocimiento de su variabilidad, más aún en especies descritas a partir de un solo ejemplar, como P. magnus, razón por la cual, alrededor de la misma, se ha establecido un complejo de especies morfológica y ecológicamente muy similares, que probablemente representen una sola, tal como fue señalado por Brooks (1978a).

De acuerdo con los resultados del presente estudio, el principal problema que enfrenta la taxonomía del género, es el desconocimiento del arreglo gonadal en el parénquima con respecto a la musculatura longitudinal interna de una buena parte de las especies, debido a que su homogeneidad estructural, la cual incluso es compartida con especies de otros géneros pertenecientes a una familia diferente a la de Proteocephalus, hace indispensable precisar dicha disposición, antes de incorporar a un organismo a cualquiera de los géneros del Orden. Por esta razón, el establecimiento de tal arreglo, es imprescindible para aclarar la posición de 33 de las 41 especies americanas asignadas en el presente estudio a los estados de incertae sedis y species inquirendae, ya que éste no fue señalado o esquematizado en las descripciones o redescripciones de las mismas; no obstante, la consecución del aspecto anterior, constituye una seria limitante para el ordenamiento del grupo, ya

que requiere la consulta del material tipo de dichas especies, 43% del cual no pudo ser ubicado en ninguna colección científica, 15% ha sido declarado destruido o extraviado y 12% está incompleto o en mal estado. Asimismo, la revisión del 30% restante, no necesariamente aportaría elementos que aclararan la posición de las especies que representan, ya que su misma condición de tipos, impide la realización de cortes transversales a dichos ejemplares. Algo similar ocurre con el resto de las especies inquirendae consideradas en este trabajo, ya que 62% de los tipos no fueron localizados y el estado de conservación de 25% de ellos, no permite una adecuada observación.

De esta forma, la recolecta y estudio de nuevo material de cada una de ellas, es probablemente la única vía de solución al problema, aún cuando, por su magnitud, resulta un proyecto a largo plazo.

Por otra parte, la utilización de elementos taxonómicos distintos a los morfológicos (moleculares, ecológicos, fisiológicos, etc.), que contribuiría a resolver al menos parcialmente la problemática que enfrenta el género Proteocephalus, se ve reducida de manera drástica por el desconocimiento que se tiene de los mismos para la mayor parte de las especies, aspecto que impide la realización de comparaciones válidas entre ellas, a partir de dichos rasgos; por tal razón, es recomendable la incorporación de éstos y otros elementos a las descripciones y redescripciones de las especies del género que se realicen en el futuro, ya que solo el conocimiento pleno e integral de las mismas, permitirá ampliar el grupo de caracteres

con peso taxonómico a este nivel y con ello, disminuir la complejidad que representa su análisis. Con respecto a este último punto y a pesar de que se ha observado una elevada especificidad hospedatoria de las especies del género por la Clase de vertebrado que parasitan, este carácter, por sí solo, no debe considerarse como definitivo para la separación de las especies, entre otras razones, por las similitudes ecológicas y fisiológicas exhibidas por los distintos grupos de hospederos, que potencian la ocurrencia de infecciones accidentales y porque aún dentro de una misma especie de hospedero, pueden coexistir dos o más especies de Proteocephalus. De la misma forma, el traslado continuo de hospederos, particularmente de peces, a diferentes cuerpos de agua dentro y fuera del continente, que es tan común en la actualidad, facilita su entrada a estos nuevos ambientes, por lo que la distribución geográfica deberá utilizarse con reservas como criterio para la determinación de las especies.

En el presente estudio, se considera que la magnitud del género Proteocephalus, aunada al insuficiente conocimiento sobre muchas de sus especies, determina que el análisis de su composición se lleve al cabo de una manera gradual, con el fin de establecer con precisión el estado taxonómico que guarda cada una de ellas; así, en este trabajo se logró detectar (y en varios casos, resolver), la problemática que enfrentan las especies americanas del género, lo que constituye un importante avance en su taxonomía; asimismo, a partir de lo anterior, se obtuvieron indicios básicos acerca de las especies o grupos de éstas, que

requieren un estudio más profundo, particularmente en lo que se refiere a su pleno conocimiento morfológico, abarcando aspectos tales como las carencias o imprecisiones contenidas en sus descripciones, la omisión de la disposición gonadal parenquimática en las mismas y la variabilidad intraespecífica de los rasgos empleados comunmente para la determinación de las especies, lo que a su vez, esbozó algunas de las líneas que deberán seguirse en el estudio del grupo. Sin embargo, es necesario un análisis de las 75 especies del género registradas en otros continentes, así como la solución de su problemática, para finalmente efectuar una comparación global entre las mismas y obtener así, una composición específica depurada y por lo mismo real del género a nivel mundial.

VIII.- CONCLUSIONES

- Se considera que las evidencias morfológicas, fisiológicas y ontogenéticas disponibles, apoyan la sinonimia de los géneros Ratrachotaenia, Ophiotaenia y Testudotaenia con Proteocephalus.

- La propuesta anterior determinó la realización de la siguiente combinación: Ophiotaenia critica Mpoame y Landers, 1981 a Proteocephalus criticus (Mpoame y Landers, 1981) n., comb.

- La evaluación de los siete caracteres empleados comunmente para la determinación de las especies del género, permitió establecer su consistencia como tales; asimismo, se adicionaron a este grupo tres rasgos más, derivados del análisis efectuado sobre las diferentes especies del mismo: 1) Grupo de hospedero parasitado, 2) Extensión de las glándulas vitelógenas en los márgenes de los segmentos y 3) distribución de los testículos en la región central de los mismos.

- Las imprecisiones y carencias observadas en las descripciones originales y/o redescriptiones de ocho especies, ocasionaron su inclusión en el grupo de especies incertae sedis del género, la cual probablemente sea permanente para la mayor parte de ellas, debido a que el material tipo de las mismas se ha extraviado.

- La asignación al estado de species inquirendae de 24 especies, fue determinada por el desconocimiento del arreglo interno de sus gónadas en el parénquima de los proglótidos, criterio que define su incorporación a los niveles de familia y subfamilia del Orden, por lo que su asignación al género Proteocephalus está sujeta a

comprobación; asimismo, se incluyeron en este grupo ocho especies más, a pesar de conocer la disposición de sus gónadas en el parénquima, debido a que enfrentan diversos problemas, cuya resolución será indispensable para definir su estado dentro del género e incluso, su exclusión del mismo.

- La transferencia de P. sanbernardinensis Rudin, 1917, a la familia Monticellidae tuvo como base la disposición cortical de sus vitelógenas, rasgo diagnóstico de dicha familia. Sin embargo, su incorporación a cualquiera de los géneros de la misma, deberá realizarse a partir de la reexaminación del material tipo.

- La similitud ecológica y morfológica observada entre P. magnus, P. gracilis, P. olor y P. lonnbergii, sugiere que las tres últimas especies pudieran ser variantes geográficas de la primera; sin embargo, la conclusión definitiva a este respecto, está condicionada al conocimiento de la variabilidad intraespecífica del grupo.

- Un caso similar al referido anteriormente es el que conforman P. flavus, P. hyalinus y P. macrobothrius, cuyas diferencias pudieran atribuirse a la variabilidad de una misma especie; no obstante, el desconocimiento del número de ramas uterinas de las tres especies impide sinonimizarlas, pues dicho rasgo podría constituirse como un elemento específico individual.

- Con base en las descripciones originales de P. salmonidicola y P. primaveraus, en el presente trabajo se establece a la segunda especie como sinónima de la primera, de la misma forma en que P. tumidocolius es considerada como tal con respecto a P.

parallacticus.

- La presencia de un órgano apical en el escólex de P. parallacticus es el único elemento diferencial importante entre éste y P. salmonidicola, lo que hace necesaria la confirmación de la carencia del mismo en esta última especie.

- La inexistencia de rasgos distintivos entre P. psuchocheilus y P. jaruei con relación a P. filicollis, determina la incorporación de ambas a la lista de sinónimos de la especie tipo del género.

- Considerando las cuatro sinonimias planteadas anteriormente, la composición actual de especies americanas válidas del género Proteocephalus asciende a 51, de las cuales 24 parasitan a peces, 12 a anfibios y 15 a reptiles.

PIES DE FIGURA

- FIG. 1.- Estados de caracter registrados para el órgano apical (O.A).- 0: Ausente: P. aberrans Brooks, 1978 (con base en Brooks, 1978a); 1: Vestigial: P. perspicua (La Rue, 1911) Harwood, 1933 (con base en Brooks, 1978a); 2: Desarrollado: P. chologasteri Whittaker y Hill, 1968 (con base en Whittaker y Hill, 1968).
- FIG. 2.- Estados de caracter registrados para el Arreglo Testicular (A.t).- 0: En dos campos laterales: P. filaroides La Rue, 1909 (con base en La Rue, 1914a); 1: En dos campos laterales con tendencia a unirse en uno: P. aberrans Brooks, 1978 (con base en Brooks, 1978a); 2: En un campo central: P. exiguus La Rue, 1911 (con base en La Rue, 1914a).
- FIG. 3.- Estados de caracter registrados para la Extensión de la Glándula Vitelógena (Vit).- 0: A lo largo del segmento, sobrepasando el borde anterior del ovario: P. grandis (La Rue, 1911) Harwood, 1933 (con base en Brooks, 1978a); 1: A lo largo del segmento, curvandose en el extremo posterior en dirección al ovario: P. perplexus La Rue, 1911 (con base en La Rue, 1914a); 2: A lo largo del segmento, pero sin obrepasar el borde anterior del ovario: P. buplanensis Mayes, 1976 (con base en Mayes, 1976); 3: A lo largo del segmento, pero reducida o ausente en la región anterior del mismo: P. testudo (Magath, 1924) Hughes, Baker y Dawson, 1941 (con base en Brooks, 1978a).
- FIG. 4.- Estados de caracter registrados para la abertura de la vagina con respecto a la bolsa del cirro (Va).- 0: Anterior: P. amphiumicola Brooks, 1978 (con base en Brooks, 1978a); 1: Anterior y Posterior: P. olor (Ingles, 1936) Brooks, 1978 (con base en Ingles, 1936); 2: Posterior: P. serrasalmus Arandas-Rego y Pavanelli, 1990 (con base en Arandas-Rego y Pavanelli, 1990); 3: Dorsal: P. chologasteri Whittaker y Hill, 1968 (con base en Whittaker y Hill, 1968).

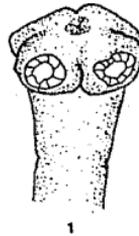
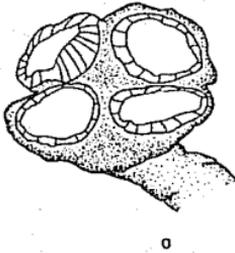


FIG-1

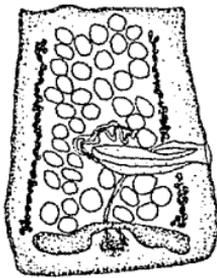
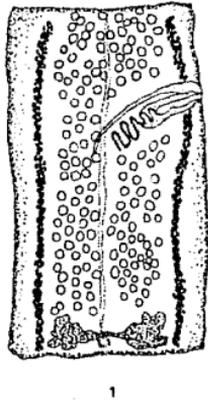
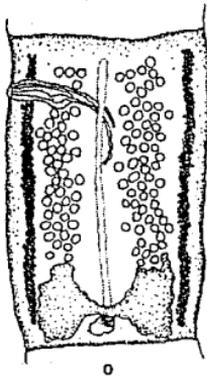
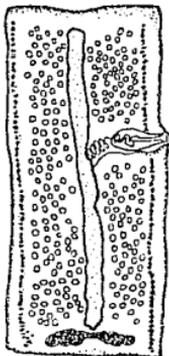
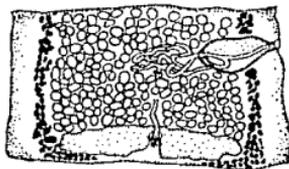


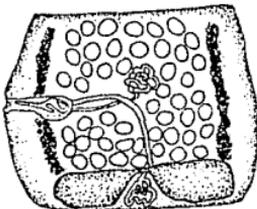
FIG.-2



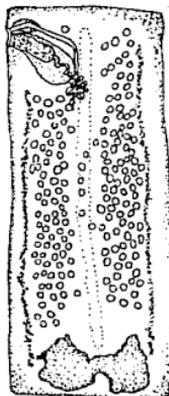
0



1

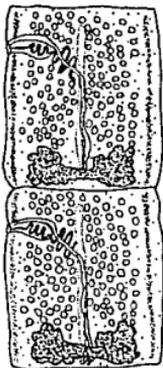


2

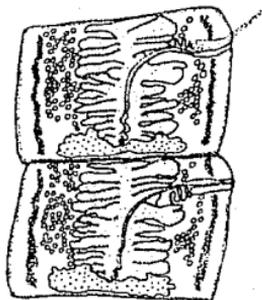


3

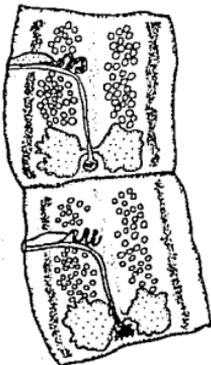
FIG-3



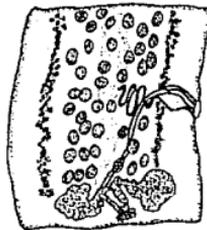
0



1



2



3

FIG. 4

TABLA 6.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A1

Especie	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.amphiume</u>	1	0	250	105	0	0	0	50	4.0	25
<u>P.singularis</u>	0	0	170	81	1	0	0	22	2.7	37
<u>P.wickliffi</u>	0	0	13	41	1	0	0	8	2.3	47

TABLA 7.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A2

Especie	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.serrasalmus</u>	0	0	35	80	2	0	1		3.7	30

TABLA 8.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A3

Especie	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.arkistrodontis</u>	2	0		113	0	0	2	27	2.8	28
<u>P.gracilis</u>	1	0	150	100	2	0	2	20	4.5	25
<u>P.lonnbergii</u>	1	0	180	118	2	0	2	23	4.9	33
<u>P.magna</u>	1	0	600	100	2	0	2	20	4.8	25
<u>P.nattereri</u>	2	0	162	90	2	0	2	22	3.2	41
<u>P.olor</u>	1	0	184	100	2	0	2	20	9.0	25
<u>P.platystomi</u>	0	0	45	42	1	0	2	12	3.5	40
<u>P.racemosus</u>	2	0	160	110	1	0	2	45	2.0	33

TABLA 9.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A4

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.cryptobranchi</u>	1	0	300	105	2	1	2	21	5.0	25

TABLA 10.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A5

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.flava</u>	2	0	55	52	2	2	2		2.0	20
<u>P.hyalina</u>	2	0	120	61	2	2	2		2.0	32
<u>P.macrobethria</u>	2	0	50	50	2	2	2		2.1	26

TABLA 11.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A6

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.stizostethi</u>	0	0	148	107	1	3	2	7	5.0	43

TABLA 12.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A7

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.primaverus</u>	0	0	93	73	1	2	3	14	2.5	41
<u>P.salmonidicola</u>	0	0	50	72	1	2	3	9	2.5	50

TABLA 13.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A8

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.filicollis</u>	0	0	35	82	1	2	0	6	3.5	44
<u>P.laruei</u>	0	0	110	55	1	2	0	7	3.5	36
<u>P.luciopercae</u>	0	0	250	90	1	2		4	3.0	53
<u>P.ptychocheilus</u>	0	0	200	60	1	2	0	6	3.0	41

TABLA 14.- Espece del género Proteocephalus incluida en el grupo A9

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.amphiumicola</u>	1	1	300	99	0	0	0	34	3.3	20

TABLA 15.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A10

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.australis</u>	0	1	290	95	1	1	0	17	2.4	25

TABLA 16.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A11

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.ambloplitis</u>	0	1	345	85	1	2	0	17	3.0	25
<u>P.pugetensis</u>	0	1	25	35	1	2	0	7	3.6	50

TABLA 17. Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A12

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.sireni</u>	1	1	312	65	2	0	1	35	3.5	20

TABLA 18.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A13

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.alternans</u>	1	1	319	100	1	0	2	50	3.0	25
<u>P.filaroides</u>	1	1	95	70	2	0	2	17	3.2	25
<u>P.saphena</u>	1	1	152	100	2	0	2	20	6.0	25

TABLA 19.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo A14

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.macrocephalus</u>	0	1	400	110	1	0	3	11	7.0	50

TABLA 20.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A15

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.buplanensis</u>	0	1	140	84	1	2	3	4	4.0	46
<u>P.paralacticus</u>	0	1	56	68	1	2	3	11	3.4	50
<u>P.tumidocollus</u>	0	1	86	63	1	2	3	13	4.0	41

TABLA 21.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo A16

Espece	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.chologasteri</u>	0	2	6.9	40	1	2	3	13	4.5	44
<u>P.exiguus</u>	0	2	21	42	1	2	0	10	2.0	51
<u>P.fluviatilis</u>	0	2	130	85	1	0	3	5	4.0	41
<u>P.pinguis</u>	0	2	90	62	1	2	3	12	3.5	50
<u>P.poulsoni</u>	0	2	5.5	39	1	0	0	22	3.0	50
<u>P.pusillus</u>	0	2	40	58	1	2	2	13	3.5	36

TABLA 22.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo B₁

Espece	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.aberrans</u>	1	0	300	151	0	0	2	0	3.1	24
<u>P.calmettei</u>	2	0	490	145	2	0	2	29	6.0	51
<u>P.fragilis</u>	0	0	62	190	0	0	2	9	5.5	41
<u>P.paraguavensis</u>	2	0	575	291	2	0	2	28	6.7	33
<u>P.variabilis</u>	2	0	300	165	2	0	2	34	3.8	25

TABLA 23.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo B₂

Espece	H	O.A.	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.coregoni</u>	0	0	100	158	1	2	0	9	3.0	48
<u>P.criticus</u>	0	0	360	175	2	2	0	7	5.5	36

TABLA 24.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo B₃

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.perplexus</u>	0	0	107	145	1	3	0	22	4.0	37

TABLA 25.- Especie del género Proteocephalus incluida en el grupo B₄

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.testudo</u>	2	0	400	179	0	1	2	19	2.9	12

TABLA 26.- Especies del género Proteocephalus incluidas en el grupo B₅

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.faranciae</u>	2	1	180	431	2	3	2	43	5.1	41
<u>P.jarara</u>	2	1	496	168	2	3	2	27	8.0	51

TABLA 27.- Especie del género Proteocephalus incluida
en el grupo B₆

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.grandis</u>	2	2	200	214	2	0	2	40	3.0	37

TABLA 28.- Especies del género Proteocephalus incluidas
en el grupo B₇

Especie	H	O.A	L.est	Tes	A.t	Vi	Va	Ra	Rel	Po
<u>P.perspicua</u>	2	1	360	219	2	0	2	29	3.8	35
<u>P.marenzelleri</u>	2	1	400	229	2	0	2	31	3.7	53

IX.- LITERATURA CITADA

- ACHOLONU, A. 1970. On Proteocephalus testudo (Magath, 1924) (Cestoda: Proteocephalidae) from Trionyx spinifer (Chelonia) in Louisiana. J. Wildlife Dis. 6: 171-172.
- ALEXANDER, C.G. 1951. A new species of Proteocephalus (Cestoda) from Oregon trout. J. Parasitol. 37: 160-164.
- ANDERSON, M.G. 1935. Some Intestinal Parasites of Natrix sipedon Linn., with notes on the identity of Ophiotaenia (Taenia) lactea Leidy, with Ophiotaenia perspicua La Rue. Ohio J. Sci. 35(2): 78-80.
- ANIKIEVA, L.V., O.N., PUGACHEV and Z., PERENLEIZHANTS. 1987. Cestodes of the genus Proteocephalus from Oreoleuciscus (Cyprinidae). Trudy Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR (Systematika, Faunistika, Morfologiya Paraziticheskikh Organismov). 161: 94-106.
- ARANDAS-REGO, A. 1962. Ocorrencia de Ophiotaenia bonariensis Szidat y Soria, 1954 em Anfibios anuros (Cestoda, Proteocephalidae). Rev. Brasil. Biol. 22(4): 377-380.
- ARANDAS-REGO, A. 1967. Sobre alguns cestodes parasitos de repteis. Rev. Brasil. Biol. 22(2): 181-187.
- ARANDAS-REGO, A. 1985. Proteocephalidea from Amazonian freshwater fishes: new systematic arrangement for the species described by Woodland as Anthobothrium (Tetraphyllidea). Parasitol. al dia. 9: 4-9.
- ARANDAS-REGO, A. 1987. Cestóides Proteocefalídeos do Brasil. Reorganizacao Taxonomica. Rev. Brasil. Biol. 47(1/2): 203-212.
- ARANDAS-REGO, A., J.C. DOS SANTOS e P.P. SILVA. 1974. Estudos de Cestóides de Peixes do Brasil. Mem Inst. Oswaldo Cruz. 72(3/4): 187-204.
- ARANDAS-REGO, A. e G.C. PAVANELLI. 1990. Novas especies de Cestóides Proteocefalídeos de peixes nao Siluriformes. Rev. Brasil. Biol. 50(1): 91-101.
- BANGHAM, R.V. 1925. A study of the cestode parasites of the black bass in Ohio, with special reference to their life history and distribution. Ohio. J. Sci. 25(6): 255-268.
- BANGHAM, R., and J.R. ADAMS. 1954. A survey of the parasites of freshwater fishes from the mainland of British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Canada. 11(6): 673-708.

- BEDDARD, F.E. 1913a. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the Cestoidea. Proc. Soc. Zool. London, 1: 4-36.
- BEDDARD, F.E. 1913b. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the Cestoidea. IX. On a new genus of Ichthyotaeniids. Proc. Soc. Zool. London, 1: 243-261.
- BEVERLEY-BURTON, M. 1978. Metazoan parasites of arctic char (Salvelinus alpinus L.) in a high arctic, landlocked lake in Canada. Can. J. Zool. 56: 365-368.
- BROOKS, D.R. 1976a. Five species of Platyhelminths from Bufo marinus (Anura: Bufonidae) in Colombia with descriptions of Creptotrema lynchi sp. n. (Digenea: Allocreadiidae) and Glypthelminis robustus sp. n. (Digenea: Macroderoididae). J. Parasitol. 62(3): 429-433.
- BROOKS, D.R. 1976b. Parasites of amphibians of Great Plains. Part 2. Platyhelminthes of Amphibians in Nebraska. Bull. Univ. Nebr. State Mus. 10(2): 65-92.
- BROOKS, D.R. 1978a. Systematic Status of Proteocephalid Cestodes from Reptiles and Amphibians in North America with Descriptions of Three New Species. Proc. Helm. Soc. Wash. 45(1): 1-28.
- BROOKS, D.R. 1978b. Evolutionary History of the Cestode Order Proteocephalidea. Syst. Zool. 27(3): 312-323.
- BROOKS, D.R., and R.L. BUCKNER. 1976. Some Platyhelminths parasites of Sirens (Amphibia: Sirenidae) from North America. J. Parasitol. 62(6): 906-909.
- BROOKS, D.R., and G. RASMUSSEN. 1984. Proteocephalidean Cestodes from Venezuelan Siluriform Fishes, with a Revised Classification of the Monticelliidae. Proc. Biol. Soc. Wash. 97(4): 748-760.
- CORDERO, E.H. 1946. Ophiotaenia cohospes n. sp., de la tortuga fluvial Hydromedusa tectifera Cope, una larva plerocercoides en el parénquima de Tennocephala brevicornis Mont. y su probable metamorfosis. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo. 34(2): 1-12.
- CROSS, S.X. 1938. A study of the fish parasite relationship in the trout lake region of Wisconsin. Trans. Wisconsin Acad. Sci. 31: 439-456.
- CRUZ-REYES, A. 1974. Primer registro y redescrpción de Ophiotaenia racemosa (Rudolphi, 1819) La Rue, 1911, recolectada en dos especies de colúbridos de México. Anales Inst. Biol. UNAM. 45. Ser. Zool. (1): 51-64.

- CHAMBRIER, A. 1987. Vaucherjella bicheti n. gen., n. sp., (Cestoda: Monticellidae, Zygobothriinae) parasite de Tropidophis c.f. taczanowski (Steindachner, 1880) (Serpentes: Tropidophidae) des Andes équatoriennes. Rev. suisse Zool. 94(4): 829-840.
- CHAMBRIER, A. 1989a. Révision du genre Crepidobothrium Monticelli, 1900 (Cestoda: Proteocephalidae) parasite d'Ophidiens néotropicaux. I. C. gerrardi (Baird, 1860) et C. viperis (Beddard, 1913). Rev. suisse Zool. 96(1): 191-217.
- CHAMBRIER, A. 1989b. Révision du genre Crepidobothrium Monticelli, 1900 (Cestoda: Proteocephalidae) parasite d'Ophidiens néotropicaux. II. C. dollfusi Freze, 1965, C. lachesidis (MacCallum, 1921) et conclusions. Rev. suisse Zool. 96(2): 345-380.
- CHAMBRIER, A. 1990. Redescription de Proteocephalus paraguayensis (Rudin, 1917) (Cestoda: Proteocephalidae), parasite de Hydrodynastes gigas (Dum., Bibr., et Dum., 1854) du Paraguay. Syst. Parasitol. 16: 85-97.
- CHAMBRIER, A., et C., VAUCHER. 1984. Proteocephalus gaspari n. sp., (Cestoda: Proteocephalidae), parasite de Lepisosteus tropicus (Gill) au Lac Managua (Nicaragua). Rev. suisse Zool. 91(1): 229-233.
- CHAMBRIER, A., M.I., D'ALLESIO et F., AZEVEDO. 1991. Redescription de Proteocephalus iarara (Fuhrmann, 1927) (Cestoda: Proteocephalidae) parasite de Bothrops alternatus (Viperidae) au Brésil. Rev. suisse Zool. 98(1): 15-32.
- CHANDLER, A.C. 1935. Parasites of fishes in Galveston Bay. Proc. U.S. Natl. Mus. 83: 123-157.
- CHUMAK, V.A. 1989. The life-cycle of Batrachotaenia carpathica (Proteocephaloidea: Ophiotaeniidae). Parazitologiya. 23(1): 78-82.
- DOBY, J.M., et L., JARECKA. 1964. Redescription d'un Proteocephalus (Cestode) parasite du poisson Coregonus fera en provenance du Lac Léman. Problèmes posés par la diagnose spécifique de cestodes du genre Proteocephalus. Bull. Soc. Zool. France. 89(5/6): 675-687.
- DOLLFUS, R. 1932. Identification d'un cestode de la Collection du Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris. Bull. Soc. Zool. France. 57: 246-258.
- DYER, G.W. 1986. Ophiotaenia ecuadorensis n. sp., (Cestoda: Proteocephalidae) from Hyla geographica Spix, 1824 in Ecuador. J. Parasit. 72(4): 599-601.

- DYER, G.W., and R.A. BRANDON. 1973. Helminths from salamanders in Oklahoma and Missouri. Herpetologica, 29(4): 371-373.
- DYER, G.W., and S.B. PECK. 1975. Gastrointestinal parasites of the cave salamander Eurycea lucifuga Rafinesque, from the Southeastern United States. Can. J. Zool. 53(1): 52-54.
- DYER, W.G. AND R., ALTIG. 1977. Ophiotaenia olseni sp. n. (Cestoda: Proteocephalidae) from Hyla geographica Spix, 1824 in Ecuador. J. Parasitol. 63(5): 790-792.
- FANTHAM, H.B., AND A. PORTER. 1954. The endoparasites of some North American snakes and their effects on the ophidia. Proc. Zool. Soc. London, 123: 867-898.
- FAUST, E.C. 1919. Two new Proteocephalidae. J. Parasitol. 6(2): 79-83.
- FLORES-BARROETA, L. 1955. Cestodos de Vertebrados. III. Ciencia, México, 15(1-3): 33-38.
- FREEMAN, R.S. 1973. Ontogeny of Cestodes and its bearing on their Phylogeny and Systematics. Advances in Parasitology, 11: 481-557.
- FREZE, V. I. 1965. PRINCIPLES OF CESTODOLOGY (in Russian), Vol. 5. PROTEOCEPHALATA. Skrjabin, K.I. Ed. Izdatel'stvo Nauka, Moscow. English Translations: Isr. Program Sci. Translations. Jerusalem: 597 pp.
- FREZE, V.I. and B., RYSAVY. 1976. Cestodes of the suborder Proteocephalata Spassky, 1957 (Cestoda: Pseudophyllidea) from Cuba and description of a new species Ophiotaenia habanensis sp.n. Folia Parasitol. (Praha), 23: 97-104.
- FUHRMANN, O. 1927. Brasilianische Cestoden aus Reptilien und Vogeln. Abhandl. Senckenb. Geselch. 40: 389-401.
- HADERLIE, C.E. 1953. Parasites of the fresh-water fishes of northern California. Univ. Calif. Pub. Zool. 57: 303-373.
- HANEK, G., and W., THRELFALL. 1970. Parasites of Threespine Stickleback (Gasterosteus aculeatus) in Newfoundland and Labrador. J. Fish. Res. Board Can. 27(5): 901-907.
- HANNUM, C.A. 1925. A new species of cestode, Ophiotaenia magna n. sp., from frog. Trans. Am. Microsc. Soc. 44(3): 148-152.
- HARWOOD, P. 1932. The helminths parasitic in the amphibia and reptilia of Houston, Texas, and Vicinity. Proc. U.S. Natl. Mus. 18: 1-71.

- HARWOOD, P. 1933. The Helminths parasitic in a water Moccasin (snake) with a discussion of the characters of the Proteocephalidae. Parasitol. 25: 130-142.
- HOFF, E., and H.E., HOFF. 1929. Proteocephalus pugtensis, a new tapeworm from a sticleback. Trans. Am. Microsc. Soc. 48: 54-61
- HOFFMAN, G.L. 1967. PARASITES OF NORTHAMERICAN FRESHWATER FISHES. Univ. California Press. Los Angeles: 486 pp.
- HUGHES, R., J.R., BAKER and C.B., DAWSON. 1941. The Tapeworms of Reptiles. Part I. Am.Midl.Nat. 25(2): 454-468.
- HUNTER, G.W. 1928. Contributions to the life history of Proteocephalus ambloplitis (Leidy). J. Parasitol. 14: 229-242.
- HUNTER, G.W., and V. BANGHAM. 1933. Studies on the Fish Parsites of Lake Erie, II. New Cestoda and Nematoda. J. Parasitol. 19(4): 304-309.
- INGLES, L.G. 1936. Worm parasites of California amphibia. Trans. Am. Micr. Soc. 55: 73-92.
- JONES, A., T., CHENG y R., GILLESPIE. 1958. Ophiotaenia gracilis n. sp., a proteocephalid cestode from a frog. J. Tennessee Acad. Sci. 33(1): 84-88.
- LA RUE, G. 1911. A Revision of the Cestode Family Proteocephalidae. Zool.Anz. 38(22/23): 473-482.
- LA RUE, G. 1914a. A Revision of the Cestode Family Proteocephalidae. Ill.Biol. Monogr. 1(1-2): 1-350.
- LA RUE, G. 1914b. A new Cestode, Ophiotaenia cryptobranchi nov. spec., from Cryptobranchus allegheniensis (Daudin). Rep. Michigan Acad. Sci. 16: 11-17.
- LA RUE, G. 1919. A new species of tapeworm of the genus Proteocephalus from the perch and the rock bass. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan. 67: 1-10.
- LEIDY, J. 1887. Notice of some parasitic worms. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 39: 20-24.
- LEIDY, J. 1888. Parasites of the pickerel. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 40: 169.
- LEIDY, J. 1890. Notices of Entozoa. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 42: 410-418.

- LOPEZ-NEYRA C.R. y C. DIAZ U. 1957. Cestodes de Venezuela III. Sobre unos cestodes intestinales de reptiles y mamíferos venezolanos. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle. 17(46): 28-63.
- LOPEZ-NEYRA, C.R. y C., DIAZ U. 1958. Céstodes de Venezuela V. Céstodes de Vertebrados Venezolanos (2ª nota). Cont. Oc. Mus. Hist. Nat. La Salle. Serie Zoológica. 23: 1-41.
- MACCALLUM, G.A. 1921. Studies in Helminthology. Zoonopathologica. 1(6): 137-283.
- MACLULICH, D.A. 1943. Proteocephalus parallacticus, a new species of tapeworm from Lake Trout, Cristivomer namaycushi. Can. J. Res. Sect. D., Zool. 21: 145-149.
- MAGATH, T.B. 1924. Ophiotaenia testudo, a new species from Amyda spinifera. J. Parasitol. 11: 44-49.
- MARGOLIS, L., and J.R., ARTHUR. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. 199: 269 pp.
- MAYES, M.A. 1976. Proteocephalus buplanensis sp. n. (Cestoda: Proteocephalidae) from the Creek Chub, Semotilus atromaculatus (Mitchill), in Nebraska. Proc. Helm. Soc. Wash. 43(1): 34-37.
- MAYR, E., and P., D., ASHLOCK. 1991. PRINCIPLES OF SYSTEMATIC ZOOLOGY. McGraw-Hill, Inc. New York: 475 pp.
- MEAD, R.W. and O.W., OLSEN. 1971. The life cycle and development of Ophiotaenia filaroides (La Rue, 1909) (Proteocephala: Proteocephalidae). J. Parasitol. 57(4): 869-874.
- MPOAME, M., and E.J., LANDERS. 1981. Ophiotaenia critica (Cestoda: Proteocephalidae) a parasite of the Colorado River squawfish. Great Basin Nat. 41(4): 445-448.
- NEILAND, A.K. 1952. A new species of Proteocephalus Weinland, 1858 (Cestoda) with notes on its life history. J. Parasitol. 38(6): 540-545.
- OSLER, C.P. 1931. A new cestode from Rana calmitans. J. Parasitol. 17: 183-183
- OSORIO, S.D., R. PINEDA y G. SALGADO. 1987. Fauna helmintológica de peces dulceacuícolas de Tabasco. estudio Preliminar. Universidad y Ciencia. 4(7): 5-31.
- PEREZ-VIGUERAS, I. 1934. Ophiotaenia barboursi n. sp. (Cestoda). Parásito de Tretanorhynchus variabilis (Reptilia). Univ. Habana. 8(4): 231-234.

- PEREZ-VIGUERAS, I. 1936. Proteocephalus manjuariphilus n. sp., (Cestoda) parásito de Atractosteus tristoechus (Bloch y Schn.) (Pisces). Rev. Parasit. Clin. Lab. 2(1): 17-18.
- PEREZ-VIGUERAS, I. 1942. Un género y cinco especies nuevas de helmintos cubanos. Rev. Univ. Habana, 8: 315-356.
- RANKIN, J.S. 1937. An ecological study of parasites of some North Carolina salamanders. Ecol. Monogr. 7: 171-269.
- RIGGENBACH, E. 1896. Das genus Ichthyotaenia. Rev. suisse Zool. 4: 165-175.
- RISER, W.N. 1942. A new proteocephalid from Amphiuma tridactylum Cuvier. Trans. Am. Micr. Soc. 61(4): 391-397.
- ROBERTS, L.S. 1956. Ophiotaenia grandis La Rue (Cestoda: Proteocephalidae) in McCurtain County, Oklahoma. J. Parasitol. 42: 20.
- RUDIN, E. 1917. Die Ichthyotaenien der Reptilien. Rev. suisse Zool. 25(11): 179-381.
- SANTOS, J.C., e F.J., TAYT-SON ROLAS. 1973. Sobre alguns cestoides de Bothrops e de Liophis miliaris. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro. 17(1): 35-40.
- SCHMIDT, G.D. 1970. HOW TO KNOW THE TAPEWORMS. Wm. C. Brown. Dubuque: 266.
- SCHMIDT, G.D. 1986. HANDBOOK OF TAPEWORM IDENTIFICATION. C.R.C. Press. Boca Raton: 675.
- SHOOP, W.L., and C.K., CORKUM. 1982. Proteocephalus micruricola sp.n., (Cestoda: Proteocephalidae) from Micrurus diastema affinis in Oaxaca, Mexico. Proc. Helm. Soc. Wash. 49: 62-64.
- SZIDAT, L. y A., NANI. 1951. Diplostomiasis cerebralis del Pejerrey. Una grave epizootia que afecta a la economía nacional producida por las larvas de trematodes que destruyen el cerebro de los pejerreyes. Rev. Inst. Nat. Inv. Cienc. Nat. 1(8): 324-384.
- SZIDAT, L., y M., F., SORIA. 1954. Nuevos parásitos de Leptodactylus ocellatus (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) de la República Argentina. Com. Inst. Nat. Inv. Cienc. Nat. y Mus. Arg. Cien. Nat. Bernardino Rivadavia. 2(13): 189-210.
- THOMAS, L.J. 1931. Notes on the life history of Ophiotaenia saphena from Rana calmitans Latr. J. Parasitol. 17: 187-195.

- THOMAS, L.J. 1941. The life cycle of Ophiotaenia perspicua La Rue, a cestode of snakes. Rev. Med. Trop. Parasit. 7(4): 74-78.
- ULMER, L.J., and H.A. JAMES. 1976. Studies on the helminth fauna of Iowa. II. Cestodes of Amphibians. Proc. Helm. Soc. Wash. 43(2): 191-200.
- WAGNER, E.D. 1953. A new species of Proteocephalus Weinland, 1858 (Cestoda) with notes on its life history. Trans. Am. Micr. Soc. 72(4): 364-369.
- WARD, H.B. 1910. Internal parasites of Sebago salmon. Bull. U.S. Bur. Fish. 28(2): 1151-1149.
- WARDLE, R.A. 1932. The Cestoda of Canadian Fishes II. The Hudson Bay Drainage System. Contr. Can. Biol. Fish. New Series. 7(30): 378-403.
- WARDLE, R.A., and J.A., MCLEOD. 1952. THE ZOOLOGY OF TAPEWORMS. Univ. Minn. Press. Minneapolis: 780.
- WARDLE, R.A., J.A., MCLEOD and S., RADINOVSKY. 1974. ADVANCES IN THE ZOOLOGY OF TAPEWORMS. 1950-1970. Univ. Minn. Press. Minneapolis: 274.
- WHITTAKER, F.H., and L.G., HILL. 1958. Proteocephalus chologasteri sp.n. (Cestoda: Proteocephalidae) from the Spring Cavefish Chologaster agassizii Putman, 1782 (Pisces: Amblyopsidae) of Kentucky. Proc. Helm. Soc. Wash. 35(1): 15-18.
- WHITTAKER, F.H., and S.J. ZOBER. 1978. Proteocephalus poulsoni sp. n., (Cestoda: Proteocephalidae) from the Northern cavefish Amblyopsis speleae Dekay, 1842 (Pisces: Amblyopsidae) of Kentucky. Folia Parasitol. (Praha). 25: 277-280.
- WOLFFHUGEL, K. 1948. Ophiotaenia noei n. sp., (Cestoda). Biologica. Santiago. 5: 15-27.
- YAMAGUTI, S. 1959. SYSTEMA HELMINTHUM: CESTODES OF VERTEBRATES. Vol. II. Interscience Pub. Co. New York: 860 pp.
- ZELIFF, C.C. 1932. A new species of cestode Crepidobothrium amphiumae from Amphiuma tridactylum. Proc. U. S. Nat. Mus. 81: 1-3.