

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“Análisis filogenético del género *Gorgoderina* Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae)”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ROSARIO MATA LÓPEZ

DIRECTORA DE TESIS: Dra. VIRGINIA LEÓN RÈGAGNON

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE 2005



COORDINACIÓN

0350086



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 esta 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.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo profesional.
NOMBRE: Rosario Mata López
FECHA: 9 de noviembre del 2005
FIRMA: Rosario Mata López

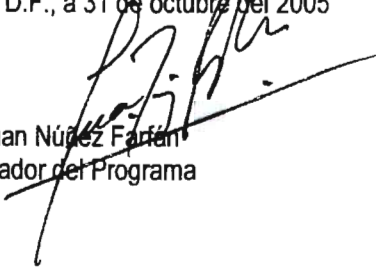
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **MATA LÓPEZ ROSARIO** con número de cuenta **90182558**, con la tesis titulada: "**Análisis filogenético del género Gorgoderina Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae)**", bajo la dirección de la Dra. Virginia León Regagnon.

Presidente:	Dr. Marcos Rafael Lamothe Argumedo
Vocal:	Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Vocal:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal:	Dr. Manuel Artemio Balcázar Lara
Secretario:	Dra. Virginia León Regagnon
Suplente:	Dr. Sergio Guillén Hernández
Suplente:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria D.F., a 31 de octubre del 2005


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a las dependencias que me apoyaron académica y económicamente durante el desarrollo de mi trabajo de tesis, a mi asistencia a congresos nacionales e internacionales y estancias académicas en el extranjero: Posgrado en Ciencias Biológicas, Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) y al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP, No. 201309).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas para el desarrollo de mis estudios de posgrado.

A los doctores Daniel R. Brooks (Universidad de Toronto, Canadá), Jonathan A. Campbell (Universidad de Texas, Estados Unidos), Virginia León Règagnon (Instituto de Biología, UNAM) y Gerardo Pérez Ponce de León (IBUNAM) por permitirme participar en los proyectos otorgados por el Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) de Canadá a DRB, la National Science Foundation (NSF) DEB-0102383 a JAC y VLR, el proyecto CONACyT J27985-N a VLR, y los proyectos CONACyT 27996N y PAPIIT-UNAM IN205501 a GPPL.

A la Dra. Virginia León Règagnon (Instituto de Biología, UNAM) por haberme invitado a ser parte de su grupo de trabajo, por permitirme hacer uso de las instalaciones del laboratorio de Biología Molecular 3, por su interés en mi formación profesional, por su dirección en el desarrollo de mi trabajo de tesis y por la gran cantidad de oportunidades que me ha brindado, pero sobre todo gracias por la amistad y la confianza que ha depositado en mi en estos casi seis años de trabajo arduo.

A los doctores que formaron parte de mi Comité Tutorial: Dr. Adrián Nieto Montes de Oca (Facultad de Ciencias, UNAM), Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (IBUNAM) y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales (IBUNAM) por su disponibilidad, sus comentarios y recomendaciones hacia mi trabajo de tesis y a cada uno de los trabajos publicados derivados de esta investigación.

Al Dr. Marcos Rafael Lamothe Argumedo (IBUNAM) por su participación no solo en mi sínodo de grado, sino también por su presencia durante toda mi formación como parasitóloga.

A los doctores Manuel A. Balcázar Lara (Universidad de Colima), Sergio Guillén Hernández (Universidad Autónoma de Yucatán) y Juan José Morrone Lupi (Facultad de Ciencias, UNAM) por aceptar formar parte del sínodo de grado, para de esta manera mejorar sustancialmente el escrito final de la tesis.

Al Dr. Eric N. Smith por su ayuda en la aplicación del método de Codificación Generalizada de Frecuencias (Generalized Frequency Coding), así como por su ayuda en los análisis de las matrices obtenidas.

Al M. en C. Luis García Prieto (Colección Nacional de Helmintos CNHE, México), a los doctores Dely Noronha de Bragança y Luis Muñiz (Coleção Helminthologica do Instituto Oswaldo Cruz CHIOC, Brasil), a los doctores Scott L. Gardner y Maurice C. Sterner (Harold W. Manter Laboratory HWML, Estados Unidos), al Dr. Donald McAlpine (New Brunswick Museum, Canadá), a los doctores David Gibson, Rodney Bray y Eileen A. Harris (Natural History Museum, Londres), al Dr. Jun Araki (Meguro Parasitological Museum, Japón), al Dr. Eric P. Hoberg y Pat Pilitt (USNPC Estados Unidos) y al Dr. Jean-Lou Justine (Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia) por el préstamo de los ejemplares tipo y "vouchers" de cada una de las especies de *Gorgoderina*, *Phyllodistomum*, *Xystretum* y *Anaporrhutum* depositados en dichas colecciones. lo cual fue esencial para la realización de este trabajo.

A los doctores Scott L. Gardner y Maurice C. Sterner (HWML) y a los doctores Dely Noronha de Bragança, Roberto Magalhães Pinto y Luis Muñiz (CHIOC) por permitirme visitar las colecciones parasitológicas que dirigen y por sus atenciones durante mi estancia en sus laboratorios.

A los doctores Matthew G. Bolek, Daniel R. Brooks (Universidad de Toronto, Canadá), Anindo Choudhury y Gerardo Pérez Ponce de León por los ejemplares de gorgoderidos donados para su uso en cada una de los estudios realizados en este trabajo.

A Matthew Bolek y Agustín Jiménez Ruíz por su ayuda en el trabajo de campo y en la revisión helmintológica de las ranas colectadas en localidades de Lincoln, Nebraska. A Matt por las contadas pero sustanciales pláticas que sostuvimos acerca de *Gorgoderina* y otras especies de digéneos. Un especial agradecimiento a Agustín Jiménez por haberme dado alojamiento y por su **apoyo académico y personal** durante mi estancia en Lincoln. Gracias mil a ambos.

A la M. en C. Laura **Margarita** Márquez Valdelamar por su ayuda, disponibilidad y enseñanza en las técnicas empleadas en biología molecular, particularmente en el proceso de secuenciación.

A las Maestras en Ciencias Sara Fuentes Soriano y Berenit Mendoza Garfias por su asistencia técnica en el laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido del IBUNAM.

A la gran cantidad de personas que participaron en las colectas y revisión de anfibios en México, cuyos registros de gorgoderidos obtenidos forman parte de este trabajo: María Antonieta Arizmendi, Sergio Basan, Rocío Bautista, Florencia Bertoni, Elisa Cabrera, Omar Domínguez, Luis Jorge García Márquez, Lorena Garrido, Sergio Guillén, Agustín Jiménez, Virginia León, Serapio López, Elizabeth Martínez, Hugo Mejía, Berenit Mendoza, Ricardo Mendoza, Sergio Murillo,

Alejandro Ocegüera, Laura Paredes, Ricardo Paredes, Edmundo Pérez, Gerardo Pérez, Rodolfo Pérez, Ulises Razo, María de la Luz Romero, Rogelio Rosas, Eric Smith y Alejandro Zaldivar.

A todas aquellas personas de los lugares a los que llegábamos a coleccionar que nos recibieron fraternalmente y que en ocasiones también nos ayudaban en las colectas. Al Sr. Domingo Velasco y Eliseo e Isaac del Carmen por su ayuda en la colecta en Laguna Escondida, Veracruz.

A Agustín, Alejandro O., David, Elisa, Elizabeth, Florencia, Luis, Lorena, Serapio, Sergio G., Sergio M., Ricardo M., Ricardo P., Toni y Ulises por los gratos momentos vividos durante nuestras colectas.

A Lore, Toni, Virginia, Luis y David por los gratos momentos en nuestra hora diaria del cafecito por la mañana.

A todos y cada uno de mis compañeros y amigos en el Laboratorio de Helmintología "Eduardo Caballero y Caballero" del IBUNAM: Arlet, Elisa "China", Elizabeth, Flor, Geo, Lore, Luz, Rocío, Toni, Ale, David, Felipe, Hugo, Jorge Flacón, Jorge López y Luis por la convivencia diaria.

A mis amigas entrañables, que si bien la vida nos ha marcado caminos diferentes, esto no ha sido suficiente para terminar con la amistad: Angélica (Angél), Liliana, Lulú (donde quiera que estés) y Rosalba.

A toda mi familia, comenzando con mis padres, quienes me han aconsejado y escuchado en muchas ocasiones, gracias por su apoyo otorgado de mil maneras y porque sin su ayuda las cosas se me hubieran hecho muy difíciles. A mis hermanos por las situaciones vividas, las cuales me han proveído de fuerza y experiencia para seguir adelante. A mis sobrinos (Oswaldo "pichono", Andrea "Andy" y Paulina "Pausi") por los gratos momentos y por sus gritos enloquecedores.

A Bernardo, por su presencia en todos estos años, por la amistad profunda que tenemos, por su paciencia en un sinnúmero de ocasiones, pero principalmente por el amor que nos une y que nos ha permitido **crecer** juntos como personas.

DEDICATORIA

A mis padres,
Por sus enseñanzas, su amor y su paciencia y
por el apoyo que siempre me han brindado.

A mis amigas eternas,
Angélica, Lulú, Rosalba y Liliana
Por el sueño que emprendimos juntas.

A Bernardo,
Por la multitud de enseñanzas que nuestra relación
me ha proporcionado.
Por tu amor y apoyo.

**“Análisis filogenético del género *Gorgoderina*
Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea:
Gorgoderidae)”**

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL	i-iii
-----------------------	-------

CAPÍTULO I

Introducción general	1
Antecedentes de la Familia Gorgoderidae	4
Historia taxonómica del género <i>Gorgoderina</i> Looss, 1902	9
Problemas taxonómicos	16
Fuentes de caracteres y metodologías alternativas	
Microscopía electrónica de barrido (SEM)	16
Sistemática Molecular	17
Genes usados en sistemática molecular	18
Metodologías para el uso de caracteres morfométricos en la sistemática	19
Sistemática Filogenética	20
Ecología Histórica	21
Objetivos	
Objetivo general	21
Objetivos particulares	21
Metodología general	
Colecta y procesamiento de material morfológico.....	22
Análisis morfológico	
Obtención de caracteres morfológicos.....	23
Tratamiento de datos morfológicos.....	24
Análisis molecular	26
Análisis Filogenético	28
Literatura citada	29
Anexo I-I	41

CAPÍTULO II

Resumen	43
Species of <i>Gorgoderina</i> (Digenea: Gorgoderidae) in <i>Rana vaillanti</i> and <i>Rana cf. forreri</i> (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. Rosario Mata-López, Virginia León-Règagnon and Daniel R. Brooks.....	45

<i>Gorgoderina festoni</i> (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) of Mexico. Rosario Mata-López, and Virginia León-Règagnon.	53
A new gorgoderid species of urinary bladder of <i>Rana zweifeli</i> Hillis, Frost & Webb (Ranidae) from Michoacán, Mexico. Rosario Mata-López	59

CAPÍTULO III

Resumen.....	71
Comparative study of the tegumental surface of several species of <i>Gorgoderina</i> Looss, 1902 (Digenea: Gorgoderidae), revealed by scanning electron microscopy (SEM). Rosario Mata-López and Virginia León-Règagnon	72

CAPÍTULO IV

Estudios moleculares en <i>Gorgoderina attenuata</i> (Digenea: Gorgoderidae): implicaciones filogenéticas. Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon.....	88
Anexo IV-I	109

CAPÍTULO V

Análisis filogenético del género <i>Gorgoderina</i> Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae). Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon	120
Anexo V-I	145
Anexo V-II	147
Anexos V-III al V-VI en CD	

CAPÍTULO VI

Revisión del género <i>Gorgoderina</i> Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae). Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon.....	151
Láminas I-XI	232-244

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	245
---	-----

RESUMEN GENERAL

A lo largo de su historia taxonómica, la validez del género *Gorgoderina* Looss, 1902 ha sido puesta en duda por varios autores, quienes han propuesto la inclusión de sus especies en otros géneros de gorgoderidos, principalmente en *Phyllodistomum* Braun, 1899 y *Gorgodera* Looss, 1899, los cuales están incluidos en la subfamilia Gorgoderinae junto con otros cinco géneros: *Phyllodistomoides* Brooks, 1977, *Dendrocrchis* Travassos, 1926, *Gorgotrema* Dayal, 1938, *Xystretum* Linton, 1910 y *Progorgodera* Brooks y Buckner, 1976. Esta situación ha sido resultado básicamente de la ambigüedad en las descripciones tanto de los géneros de la subfamilia como de las especies que se encuentran en cada uno de ellos, aunado a la ausencia de estudios filogenéticos que incorporen a la mayoría de los géneros y que ayuden a esclarecer sus relaciones. Debido a lo anterior, el presente estudio filogenético se ha realizado con la finalidad de probar la validez de las especies del género *Gorgoderina* reconocidas hasta el momento, revalorando los caracteres empleados tradicionalmente en la sistemática de este grupo e incluyendo información nueva obtenida de fuentes alternativas de caracteres que han sido poco exploradas en esta área y, particularmente, para este grupo de organismos.

Este estudio se ha dividido en seis capítulos, debido a la gran cantidad de información generada. El Capítulo I se refiere a los antecedentes taxonómicos tanto de la familia Gorgoderidae como del género *Gorgoderina*, así como en los aspectos teóricos de las diferentes fuentes de caracteres y metodologías alternativas que se emplearon a lo largo del estudio. Se puntualizan el objetivo general y los objetivos particulares de este trabajo y se describe brevemente la metodología general, la cual se aborda de manera particular en cada capítulo.

El capítulo II incluye las descripciones morfológicas de tres especies nuevas de *Gorgoderina*; dos de ellas como sobretiros del trabajo publicado y una más en su versión final para publicación. En el primer artículo (Journal of Parasitology, 91 (2): 686-691, 2005) se describe a *G. megacetabularis* n. sp., parásito de *Rana vaillanti* Brocchi, se proporciona una redescipción de *Gorgoderina diaster* Lutz, 1926, así como registros nuevos de distribución y huésped para esta última especie y para *Gorgoderina parvicava* Travassos, 1922 en el Área de Conservación de Guanacaste en Costa Rica. En el segundo artículo (Systematic Parasitology, 2005, en prensa) se describe a *Gorgoderina festoni* n. sp. con base en observaciones realizadas con microscopía óptica de dos ejemplares encontrados durante una revisión del material de gorgoderidos de la Colección Nacional de Helminths (CNHE) y observaciones con microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido (SEM) de ejemplares colectados recientemente de la vejiga urinaria de *Leptodactylus melanonotus* (Hallowell), *L. labialis* (Cope) y *Bufo marinus* Linnaeus de varias localidades con altitud baja en México, proporcionando el patrón papilar de la superficie ventral de la región anterior del cuerpo. En el tercer artículo (Revista Mexicana de Biodiversidad, en revisión), se describe a *Gorgoderina tarascae* n. sp. parásita de la vejiga

urinaria de *Rana zweifeli* Hillis, Frost y Webb en Cutzaróndiro, Michoacán, México, también con base en información obtenida de las observaciones realizadas al material biológico tanto con microscopía óptica como con microscopía electrónica de barrido, incluyendo así mismo el patrón papilar.

El capítulo III (Comparative Parasitology, aceptado) trata sobre el estudio comparativo con base en observaciones realizadas en SEM de la superficie del tegumento de ejemplares de seis especies de *Gorgoderina* (*G. attenuata* [Looss, 1902] Looss, 1905, *G. bilobata* Rankin, 1937, *G. diaster*, *G. megalorchis* Bravo, 1949, *G. megacetabularis* y *G. parvicava*), provenientes de localidades de los Estados Unidos, México y Costa Rica. En este estudio se observaron los cuatro tipos de papilas que ya se habían citado en estudios previos en *Gorgoderina vitelliloba* de Europa; sin embargo, con las observaciones realizadas en nuestro material se pudo establecer por primera vez la diferencia en estructura de los dos tipos de papilas que se encuentran en la superficie interna de la ventosa ventral, proporcionándose de igual manera, el patrón papilar en la superficie ventral del cuerpo de las especies estudiadas.

En el Capítulo IV se aborda el estudio morfológico y molecular de 13 poblaciones de *Gorgoderina attenuata* de los Estados Unidos y México, utilizando secuencias parciales del gen ribosomal 28S y del gen mitocondrial citocromo C oxidasa I (COI). Se muestra que este taxón se trata en realidad de un complejo de especies, siendo congruentes algunas características morfológicas con la agrupación filogenética basada en secuencias de ADN.

En el capítulo V se presentan los resultados del análisis filogenético con base en datos morfológicos cualitativos y cuantitativos (morfométricos) de las especies de *Gorgoderina*; en éste se incluyeron 51 de las 60 especies que se han propuesto para el género. Al encontrarse polimorfismos en algunas especies, fue necesario aplicar formas diferentes para la codificación de este tipo de información, entre las cuales se empleó el análisis Generalized Frequency Coding (GFC). Se comparan los resultados de cada codificación y se discute acerca de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Gorgoderina*, contemplándose el tipo de huésped al que parasitan, su distribución geográfica, así como también la información proporcionada por los estudios de biología molecular y SEM en aquellas partes de la topología donde hubo información disponible.

Finalmente, el capítulo VI es una revisión del género *Gorgoderina*, donde se presentan las redescriptiones de 49 de las especies de *Gorgoderina* anexando información nueva producto del estudio del material biológico y bibliográfico de cada especie; todo ello en el marco de la hipótesis filogenética presentada en el capítulo anterior.

GENERAL ABSTRACT

Throughout its taxonomic history, the validity of the genus *Gorgoderina* Looss, 1902 has been questioned by several authors, who have proposed the incorporation of its species in other genera, namely *Phyllodistomum* Braun, 1899 and *Gorgodera* Looss, 1899, which are included in the subfamily Gorgoderinae, along with other five genera: *Phyllodistomoides* Brooks, 1977, *Dendrocrchis* Travassos, 1926, *Gorgotrema* Dayal, 1938, *Xystretum* Linton, 1910 and *Progorgodera* Brooks and Buckner, 1976. This situation is the result of the ambiguity in the descriptions of genera and species, and to the absence of phylogenetic studies of this group of parasites. For these reasons, the present phylogenetic study was undertaken in order to prove the validity of the genus *Gorgoderina* and its species composition, re-evaluating morphological characters traditionally used in the taxonomy of this group and including new information obtained from alternative character sources that have been poorly explored in this area and, particularly, for this group of organisms.

This study has been divided in six chapters, due to the amount and diversity of the generated information. Chapter I refer to the taxonomic history of the family Gorgoderidae and the genus *Gorgoderina*, as well as the theoretical aspects of the different sources of characters and alternative methodologies employed along the entire study. The general and particular objectives of this work are pointed out and the general methodology is described briefly, which is later detailed in each chapter.

Chapter II includes the morphological descriptions of three new species of *Gorgoderina*; two of them already published and one more in its final version for publication. In the first article (Journal of Parasitology, 91 (2): 686-691, 2005), *G. megacetabularis* n. sp. is described as parasite of *Rana vaillanti* Brocchi, a redescription of *Gorgoderina diaster* Lutz, 1926 as well as new distribution and host records for the last species and *Gorgoderina parvicava* Travassos, 1922 are provided. In the second article (Systematic Parasitology, 2005, in press) *Gorgoderina festoni* n. sp. is described based on observations on light microscopy of two specimens found during a review of the material in the Colección Nacional de Helmintos and observations on light and scanning electron microscopy (SEM) of worms recently collected from the urinary bladder of *Leptodactylus melanotus* (Hallowell), *L. labialis* (Cope) and *Bufo marinus* Linnaeus from Mexico, with special attention to the papillar pattern on the ventral surface of the forebody region. In the third article (Revista Mexicana de Biodiversidad, in review), *Gorgoderina tarascae* n. sp. is described from the urinary bladder of *Rana zweifeli* Hillis, Frost and Webb in Cutzaróndiro, Michoacán, Mexico, based on information obtained from light and scanning electron microscopy, including the papillar pattern.

Chapter III (Comparative Parasitology, in press) presents a SEM comparative study of the ventral surface of six species of *Gorgoderina* (*G. attenuata* [Looss, 1902] Looss, 1905, *G.*

bilobata Rankin, 1937, *G. diaster*, *G. megalorchis* Bravo, 1949, *G. megacetabularis* and *G. parvicava*), from localities of the United States, Mexico and Costa Rica. In this study, the four types of papillae cited in previous studies about *Gorgoderina vitelliloba* of Europe were observed; however, based on our observations we established, for the first time, the difference in structure of the papillae situated on the internal surface of the ventral sucker. Additionally we describe the papillar pattern on the ventral surface of the studied species.

In Chapter IV, the morphological and molecular study of 13 populations of *Gorgoderina attenuata* of the United States and Mexico is undertaken, using light microscopy and partial sequences of the 28S ribosomal gene and of the mitochondrial gene cytochrome C oxidase I (COI). The molecular study shows that this taxon is actually a complex of species. We also found congruence between some morphological characteristics with the phylogeny of the group based on DNA information.

In chapter V, the results of the phylogenetic analysis based on qualitative and quantitative morphological information (morphometric data) of *Gorgoderina* species are presented; in this study 51 of 60 species of the genus were included. It was necessary to apply different coding methods for this type of information due the presence of polymorphic characters in some species; among those methods, the Generalized Frequency Coding was employed. Results of each codification analyses were compared and the phylogenetic relationships between the species of *Gorgoderina* were discussed based on their type of host and geographical distribution. Additionally, the information provided by the molecular biology and SEM studies were used in those parts of the topology where there were available.

Finally, chapter VI is a revision of the genus *Gorgoderina*, where the redescriptions of 49 species are presented, based on the phylogenetic hypothesis presented in the previous chapter. New information from the study of the biological material and revised bibliography is added.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los anfibios son un grupo muy antiguo, distribuido ampliamente y diverso, que alberga una helmintofauna muy variada. Las relaciones existentes entre este grupo de vertebrados y sus parásitos han sustentado importantes ideas sobre deriva continental y evolución (Johnston, 1912; Metcalf, 1923), y aun cuando estos estudios han inspirado a muchos parasitólogos, inicialmente se carecía de un método analítico que permitiera documentar sus hipótesis. Con el surgimiento de la sistemática filogenética (Hennig, 1966) se abrió una nueva perspectiva para abordar este tipo de estudios, por lo que dentro de este nuevo marco ha sido posible rastrear patrones de evolución de caracteres, coespeciación, colonización (cambio de huésped), adaptación y patrones biogeográficos a lo largo de la evolución de los taxones asociados (Brooks y McLennan, 1991). De esta manera, el sistema anfibio-*Gorgoderina* se presenta como una oportunidad excelente para el estudio de este tipo de fenómenos evolutivos.

El género *Gorgoderina* incluye 60 especies (de las cuales 51 fueron nombradas originalmente en este género y 9 fueron descritas originalmente en otros géneros dentro de la misma familia) (Yamaguti, 1971; Prudhoe y Bray, 1982; Mañé-Garzón y González, 1978a, 1978b; Puga, 1982; Kim *et al.*, 1995; Wongsawad *et al.*, 1999), son parásitas de la vejiga urinaria principalmente de anuros, pero también se han encontrado en huéspedes pertenecientes a las subclases Caudata (*Ambystoma*), Apoda, e incluso existe una especie parásita de peces marinos (*Carangis* sp.), *Gorgoderina carangis*. La especificidad hospedatoria en este grupo no es muy estricta (Dioni, 1947), ya que aun dentro de los anuros, una misma especie de gusano puede parasitar distintas especies de huéspedes (Mata-López *et al.*, 2005).

En cuanto a la distribución geográfica de este género, 31 especies están registradas para el continente Americano, 21 para Asia, cinco para África y dos para Europa y aunque es indudable el cosmopolitismo relativo de este género, no se tiene ni una sola especie registrada para Australia (Cuadro 1).

Cuadro 1. Listado actual de las especies del género *Gorgoderina* Looss, 1902

Especie	Autor	Huésped tipo	Localidad tipo
<i>G. africana</i>	Meskal, 1970	<i>Rana angolensis</i>	Etiopía, África
<i>G. almorai</i> (= <i>Phyllodistomum</i> <i>almorai</i>)	(Pande, 1937) Prudhoe y Bray, 1982	<i>Rana cyanophlyctis</i>	Almora, Kumaon Hills, United Provinces, India

Cuadro I. Continuación.

<i>G. alobata</i>	Lees y Mitchel, 1966	<i>Bombina variegata</i>	Austria
<i>G. attenuata</i>	(Stafford, 1902) Stafford, 1905	<i>Rana catesbeiana</i>	Canadá
<i>G. aurora</i>	Ingles, 1936	<i>Rana virescens</i> <i>Rana aurora</i>	San Joaquín Valley, San Francisco. California, Estados Unidos
<i>G. beninensis</i>	Bourgat, Dossou y Gasc, 1976	<i>Dicroglossus occipitalis</i>	Porto Novo, África
<i>G. bilobata</i>	Rankin, 1937	<i>Ambystoma opacum</i>	Carolina del Norte, Estados Unidos
<i>G. bombinae</i>	Yu y Lee, 1983	<i>Bombina orientalis</i>	República de Korea
<i>G. bufonis</i> (=Ph. <i>bufonis</i>)	(Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971	<i>Bufo boreas</i>	Utah, Estados Unidos
<i>G. capsensis</i>	Joyeux y Baer, 1934	<i>Rana esculenta ridibunda</i>	Gafsa, Túnez
<i>G. carangis</i> (= <i>Distomum</i> <i>carangis</i>)	(MacCallum, 1913) Yamaguti, 1975	<i>Caranx crysos</i>	Woods, Holc, Massachussets, Estados Unidos
<i>G. carioca</i>	Fernandes, 1958	<i>Leptodactylus ocellatus</i>	Rio de Janeiro, Brasil
<i>G. carli</i>	Baer, 1930	<i>Uraeotyplus oxyurus</i>	Sri Lanka, Palni Hills, India
<i>G. cedroi</i>	Travassos, 1924	<i>Elosia nasus</i>	Brasil
<i>G. chauhani</i>	Prasad y Prasad, 1990		
<i>G. chilensis</i>	Dioni, 1947	<i>Rhinoderma darwini</i>	Valdivia, Chile
<i>G. cryptorchis</i>	Travassos, 1924	<i>Bufo crucifer</i>	Brasil
<i>G. darwini</i>	Mañé-Garzón y González, 1978	<i>Melanophryniscus stelzneri</i>	Lago Rocha, Chile
<i>G. diaster</i>	Lutz, 1926	<i>Rana palmipes</i>	Caracas, Venezuela
<i>G. ellipticum</i>	Dwivedi, 1968	<i>Rana cyanophyctis</i>	Chhindwara, Jammu, India
<i>G. festoni</i>	Mata-López y León- Régagnon (en prensa)	<i>Gatrophryne usta</i> <i>Leptodactylus melanonotus</i> <i>Bufo marinus</i>	Guerrero; Paso Canoa, Oaxaca; Coquimatlán, Colima, México
<i>G. frequentatum</i> (= <i>Ph. frequentatum</i>)	(Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982	<i>Bufo viridis</i>	Srinagar, Valle de Kashmir, India
<i>G. gracilis</i>	Wongsawad <i>et al.</i> , 1999	<i>Ichthyophis supachaii</i>	Doi Suthep-Pui National Park, Chiang Mai, Tailandia
<i>G. guptai</i>	Jahan, 1973	<i>Bufo</i> sp.	Lucknow, India
<i>G. indica</i> (= <i>G. guptai</i>)	Gupta y Jehan, 1971	<i>Bufo</i> sp.	Luknow, India
<i>G. infundibulata</i>	Dwivedi, 1968	<i>Bufo melanostictus</i>	Chhindwara, Jammu, India

Cuadro 1. Continuación.

<i>G. insularis</i>	Richard, Chabaud y Brygoo, 1968	<i>Ptychodaena mascareniensis</i>	Instituto Pasteur, Tananarive, Madagascar
<i>G. intermedia</i>	Holl, 1928	<i>Triturus viridescens</i>	Carolina del Norte, Estados Unidos
<i>G. kajika</i> (= <i>Microlecithus kajika</i>)	(Ozaki, 1926) Ozaki, 1935	<i>Polypedates buergeri</i>	Yasuhara, Shikoku Island, Japón
<i>G. loossi</i> (= <i>Phyllodistomum loossi</i>)	(Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982	<i>Schizothorax socinus</i>	Río Jhelum, Lago Shadipore, Lago Shalteng y Lago Dal., India
<i>G. malaysiensis</i>	Fischthal, 1965	<i>Rana kuhli</i>	Ranau, Borneo
<i>G. megacetabularis</i>	Mata-López <i>et al.</i> , 2005	<i>Rana vaillanti</i>	Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica
<i>G. megacysta</i>	Mañe-Garzón y González, 1978	<i>Leptodactylus ocellatus</i>	Maldonado, Uruguay
<i>G. megalorchis</i>	Bravo, 1948	<i>Bufo marinus</i>	Oaxaca, México
<i>G. multilobata</i>	Ingles y Langston, 1933	<i>Rana boylei</i>	California, Estados Unidos
<i>G. olssoni</i> (= <i>G. vitelliloba</i>)	Sandner, 1949	<i>Rana temporaria</i>	Varsovia, Polonia
<i>G. opaca</i> (= <i>G. simplex</i>)	(Stafford, 1902) Stafford, 1905	<i>Bufo lentiginosus</i>	Canadá
<i>G. orientalis</i>	Sthrom, 1940	<i>Rana esculenta</i>	Kirghisia
<i>G. parvicava</i>	Travassos, 1922	<i>Leptodactylus ocellatus</i>	Rio de Janeiro, Brasil
<i>G. permagna</i>	Lutz, 1926	<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	Brasil
<i>G. pigulevskyi</i>	Fernandes, 1958	<i>Leptodactylus ocellatus</i>	Brasil
<i>G. rhyacosiredonis</i> (= <i>Ph. rhyacosiredonis</i>)	(Bravo, 1943) Prudhoe y Bray, 1982	<i>Rhyacosiredon altamirani</i> (= <i>Ambystoma altamirani</i>)	Contreras, México, D. F. México
<i>G. rochalimai</i>	Pereira y Cuocolo, 1940	<i>Bufo paracnemis</i>	Paraíba, Brasil
<i>G. schistorchis</i>	Steelman, 1938	<i>Necturus maculosus</i>	Oklahoma, Estados Unidos
<i>G. shandrai</i> (= <i>Ph. shandrai</i>)	(Bhalerao, 1937) Prudhoe y Bray, 1982	<i>Rana tigrina</i>	Bombay, India
<i>G. simplex</i>	Looss, 1902	<i>Rana catesbeiana</i>	Canadá
<i>G. skarvilovitschi</i>	Pigulevsky, 1953	<i>Rana montezumae</i>	México
<i>G. skrjabini</i>	Pigulevsky, 1953	<i>Rana temporaria</i>	Rusia
<i>G. sphincterostoma</i>	Fischthal, 1977	<i>Phrynobathachus</i> sp.	Zaire, África
<i>G. stricta</i>	(Oshmarin, 1965) Yamaguti, 1975	<i>Formio niger</i>	Rusia

Cuadro 1. Continuación.

<i>G. symmetriorchis</i>	Dwivedi, 1968	<i>Rana limnocharis</i>	Chhindwara, India
<i>G. tanigawaensis</i>	Uchida y Hagaki, 1974	<i>Bufo japonicus</i>	Gumma Prefecture, Japón
<i>G. tanneri</i>	Olsen, 1937	<i>Rana pretiosa</i>	Springville, Utah, Estados Unidos
<i>G. tenua</i>	Rankin, 1937	<i>Eurycea guttolineata</i>	Carolina del Norte, Estados Unidos
<i>G. translucida</i>	(Stafford, 1902) Stafford, 1905	<i>Triturus americanus</i>	Toronto, Canadá
<i>G. valdiviensis</i>	Puga, 1979	<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	Valdivia, Chile
<i>G. vitelliloba</i>	(Olsson, 1876) Ssinitzin, 1905	<i>Rana temporaria</i>	Russia
<i>G. zigzagorchis</i>	Chin, 1963	<i>Rana boulengeri</i>	Kweiyang, China
<i>G. tarascae</i> n. sp.	Mata-López y León-Régagnon, (no publicado)	<i>Rana zweifeli</i>	Cutzaróndiro, Michoacán, México.

Antecedentes de la familia Gorgoderidae

La familia Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1902 incluye digéneos plagiorquiformes que se caracterizan principalmente por presentar glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos compactos, ya sea de bordes lisos, lobulados o foliculares agregados, situados en el espacio comprendido entre la ventosa ventral y los testículos, carecen de cirro, pueden presentar o no receptáculo seminal y la faringe es rudimentaria o ausente. Las especies de los 19 géneros que actualmente se encuentran en esta familia habitan la vejiga urinaria, la vejiga natatoria, la vesícula biliar o la cavidad corporal de anfibios, tortugas marinas o peces óseos y cartilaginosos (Cuadro 2).

Inicialmente, Looss (1902) estableció dos subfamilias, Gorgoderinae Looss, 1899 y Anaporrhutinae Looss, 1902, basándose principalmente en la presencia o ausencia de faringe y la forma y posición tanto de los testículos como de las glándulas vitelógenas e incluyendo a *Gorgodera* Looss, 1899 y *Phyllodistomum* Braun, 1899 en la primera subfamilia y a *Anaporrhutum* Ofenheim, 1900 y *Plesiochorus* Looss, 1902 en la segunda. Las características que estableció para las Anaporrhutinae son la presencia de faringe, testículos inter o extracecales divididos en folículos o varios lóbulos grandes y glándulas vitelógenas usualmente ramificadas o profundamente lobuladas; una característica distintiva de Anaporrhutinae es la presencia de un receptáculo seminal bien desarrollado. Las Gorgoderinae se caracterizan por la ausencia de faringe, testículos enteros o lobulados pero nunca divididos y situados intercecalmente, y glándulas vitelógenas enteras o lobuladas pero no ramificadas. Looss (1902) erigió el género *Gorgoderina* para incluir algunas

especies de *Gorgodera* con dos testículos; y propuso la inclusión de los géneros *Catoptroides* - nombre que fue sugerido anteriormente por Odhner para algunas especies ambiguas de *Phyllodistomum*- en Gorgoderinae y *Probolitrema* Looss, 1902 en Anaporrhutinae. Travassos (1923) adicionó a los géneros *Macia* Travassos, 1921 y *Xystretum* Linton, 1910 a la subfamilia Gorgoderinae y a los géneros *Petalodistomum* Johnston, 1914 y *Staphylorchis* Travassos, 1920 a la subfamilia Anaporrhutinae. Subsecuentemente, *Microlecithus* Ozaki, 1926, *Dendrorchis* Travassos, 1926, *Gorgotrema* Dayal, 1938 y *Vitellarius* Zmееv, 1910 fueron adicionados a la subfamilia Gorgoderinae, y *Phyllochorus* Dayal, 1938 y *Nagmia* Nagaty, 1930 a Anaporrhutinae. La validez de algunos de estos géneros fue puesta en duda por varios autores, por lo que Nybelin (1926), Lewis (1935), Lynch (1936) y Bhalerao (1937) incluyeron a las especies de *Catoptroides* en el género *Phyllodistomum*, sinonimia que finalmente fue formalizada por Dawes (1946). Yamaguti (1934) consideró a *Microlecithus* como sinónimo de *Phyllodistomum*, lo cual fue apoyado más tarde por Bhalerao (1937) y Kaw (1950). Nagaty (1930) sugirió la sinonimia de *Dendrorchis* con *Phyllodistomum*, lo cual fue apoyado por Yamaguti (1958) quien además incluyó a *Vitellarius* en la lista de sinonimias con *Phyllodistomum*. *Phyllochorus* fue incluido también dentro de este género por Fotedar (1969) y finalmente, Yamaguti (1958) consideró al género *Macia* como sinónimo de *Xystretum*.

En un intento por conservar la validez de los géneros propuestos hasta ese momento, Pigulevsky (1953) propuso la división del género *Phyllodistomum* en cuatro subgéneros: *Ph.* (*Phyllodistomum*), *Ph.* (*Catoptroides*), *Ph.* (*Microlecithus*) y *Ph.* (*Vitellarius*), tomando como base la forma del cuerpo y la estructura de las glándulas vitelógenas. Sin embargo, Fotedar (1969) no consideró a esta división válida, ya que los caracteres utilizados variaban aun entre especies del mismo género. Este mismo autor aceptó como géneros válidos dentro de Gorgoderinae a *Gorgodera*, *Gorgotrema*, *Phyllodistomum* y *Gorgoderina*, y erigió a la subfamilia Xystretinae para incluir a *Xystretum*, tomando como característica diferencial en esta subfamilia la presencia de un ciclocele. En Anaporrhutinae incluyó a *Anaporrhutum*, *Petalodistomum*, *Nagmia* y *Probolitrema*, apoyando la propuesta de Pigulevsky (1953) de incluir a *Staphylorchis* como subgénero de *Petalodistomum*. Yamaguti (1971) no encontró que las diferencias intersubgenéricas fueran suficientemente grandes y por lo consiguiente, él reconoció como género único a *Phyllodistomum*.

Originalmente, el género *Plesiochorus* fue colocado en Anaporrhutinae por Looss (1902), pero posteriormente fue transferido por Pigulevsky (1953) a una nueva subfamilia, Plesiochorinae, en la cual Fotedar (1969) y Yamaguti (1958) incluyeron a *Plesiodistomum* Dayal, 1949 y *Bicornuata* Pearse, 1949.

Cuadro 2. Géneros incluidos en la familia Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1902 (listados en orden cronológico).

Género	Especie tipo	Huésped tipo
<i>Gorgodera</i> Looss, 1899	<i>G. cygnoides</i> (Zeder, 1800)	<i>Rana esculenta</i> , <i>Rana temporaria</i> (vejiga urinaria).
<i>Phyllodistomum</i> Braun, 1899	<i>Ph. folium</i> (Olfers, 1816)	<i>Esox lucius</i> (vejiga urinaria).
<i>Anaporrhutum</i> Ofenheim, 1900	<i>A. albidum</i>	<i>Aetobatis narinari</i> (cavidad corporal).
<i>Plesiochorus</i> Looss, 1902	<i>P. cymbiformis</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Chelone mydas</i> (vejiga urinaria).
<i>Gorgoderina</i> Looss, 1902	<i>G. simplex</i> (Looss, 1899)	<i>Rana catesbeiana</i> (vejiga urinaria).
<i>Probolitrema</i> Looss, 1902	<i>P. richiardii</i> (López, 1888)	<i>Acanthias vulgaris</i> (cavidad corporal).
<i>Xystretum</i> Linton, 1910	<i>X. solidum</i>	<i>Balistes carolinensis</i> (vejiga urinaria).
<i>Petalodistomum</i> Johnston, 1914	<i>P. polycladum</i>	<i>Dasybatis kuhlii</i> (cavidad corporal).
<i>Staphylorchis</i> Travassos, 1922	<i>S. cymatodes</i> (Johnston, 1913)	<i>Dasybatis kuhlii</i> (cavidad corporal).
<i>Dendrorchis</i> Travassos, 1926	<i>D. nervai</i>	<i>Brycon lundii</i> (vejiga natatoria).
<i>Nagmia</i> Nagaty, 1930	<i>N. yorkei</i>	<i>Trigon</i> sp. (recto).
<i>Gorgotrema</i> Dayal, 1938	<i>G. barbuis</i>	<i>Barbus sarana</i> (vejiga urinaria).
<i>Bicornuata</i> Pearse, 1949	<i>B. caretta</i>	<i>Caretta caretta</i> (vesicula biliar).
<i>Progorgodera</i> Brooks y Buckner, 1976	<i>P. foliata</i>	<i>Siren intermedia</i> (vejiga urinaria).
<i>Phyllodistomoides</i> Brooks, 1977	<i>Ph. duncani</i>	<i>Astyanax</i> sp. (vejiga natatoria).
<i>Degeneria</i> Campbell, 1977	<i>D. halosauri</i> (Bell 1887)	<i>Halosauropsis macrorchir</i> (vejiga natatoria).
<i>Pseudophyllodistomum</i> Cribb, 1987	<i>P. johnstoni</i>	<i>Leiopotherapon unicolor</i> (vejiga urinaria y uréteres).
<i>Gigantogorgoderina</i> Machida y Kuramochi, 1994	<i>G. caelorinchi</i>	<i>Caelorinchus japonicus</i> (cavidad del cuerpo).
<i>Neophyllodistomum</i> Moravec y Nie, 2002	<i>N. serrispatula</i> (Chin, 1963)	<i>Monopterus albus</i> (uréteres).

En 1958, Yamaguti propuso una agrupación distinta de los géneros de Gorgoderidae. Colocó a *Phyllodistomum* y *Gorgotrema* en la subfamilia nombrada por él como Phyllodistominae, reteniendo sólo a *Gorgodera* y *Gorgoderina* en la subfamilia Gorgoderinae. Este arreglo fue criticado por Fotedar (1969), quien argumentó que *Gorgotrema* presenta testículos divididos en folículos múltiples en contraste con *Phyllodistomum*, que presenta sólo dos testículos y considerando, al igual que Pigulevsky (1953), que *Gorgoderina* y *Phyllodistomum* se encuentran más relacionados entre sí por la característica de presentar sólo dos testículos, los colocaron dentro de la subfamilia Phyllodistomatinae. Asimismo, Pigulevsky (1953) colocó a *Dendrorchis*, *Phyllochorus* y *Xystretum* dentro de esta subfamilia.

Fotedar (1969) dividió a Gorgoderidae en cinco subfamilias tomando como base las propuestas que daban más importancia taxonómica a la forma y número de testículos y a la forma de los ciegos intestinales: Gorgoderinae Looss, 1899 que incluye a *Gorgodera* y *Gorgotrema*;

Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 con *Phyllodistomum* y *Gorgoderina* como géneros representantes; Xystretinae Yamaguti, 1958 que incluye sólo a *Xystretum*; Anaporrhutinae Looss, 1902 para *Anaporrhutum*, *Petalodistomum* y *Probolitrema* y finalmente, Plesiochorinae Pigulevsky, 1952 para *Plesiochorus*, *Plesiodistomum* y *Bicornuata*.

Por su parte, Yamaguti (1971) propuso la división de esta familia en cinco subfamilias basándose principalmente en las características de la presencia o ausencia de faringe, la forma del cuerpo, la forma y disposición de los ciegos intestinales y la posición de las glándulas vitelógenas y los testículos, sustituyendo a la subfamilia Plesiochorinae de la propuesta de Fotedar (1969) por la subfamilia Probolitrematinae (Cuadro 3).

Cuadro 3. División de la familia Gorgoderidae Looss, 1899 propuesta por Yamaguti (1971).

Subfamilia	Características	Géneros incluidos
Gorgoderinae	Faringe ausente y cuerpo no dividido en dos regiones distintas.	<i>Gorgodera</i> Looss, 1899 <i>Gorgoderina</i> Looss, 1902
Phyllodistominae	Faringe ausente, cuerpo dividido en dos regiones distintas, ciegos intestinales no unidos posteriormente y bolsa pseudohermafroditica ausente.	<i>Gorgotrema</i> Dayal, 1938 <i>Dendrorchis</i> Travassos, 1926 <i>Phyllodistomum</i> Braun, 1899
Xystretinae	Faringe ausente, cuerpo dividido en dos regiones distintas, ciegos intestinales unidos posteriormente; testículos, ovario y glándulas vitelógenas estrechamente cercanos en el área intercecal postacetabular y bolsa pseudohermafroditica presente perforada por el metratermo.	<i>Xystretum</i> Linton, 1910
Anaporrhutinae	Faringe presente, glándulas vitelógenas intercecales y testículos cecales o extracecales.	<i>Anaporrhutum</i> Ofenheim, 1900 <i>Staphylorchis</i> Travassos, 1922 <i>Nagmia</i> Nagaty, 1930 <i>Petalodistomum</i> Johnston, 1914
Probolitrematinae	Faringe presente, glándulas vitelógenas y testículos extracecales.	<i>Probolitrema</i> Looss, 1902

Más tarde, Brooks y MacDonald (1986) propusieron un arreglo de la familia Gorgoderidae basándose en un análisis cladístico del grupo (Cuadro 4). Estos autores obtuvieron dos árboles que presentan a los 16 géneros arreglados en dos clados, considerados como dos subfamilias: Gorgoderinae y Anaporrhutinae. Mientras que en la segunda subfamilia las relaciones entre los géneros se encuentran totalmente resueltas, en la primera subfamilia los autores obtuvieron una politomía con seis de los ocho géneros que la forman (Figura 1). Estos autores citan que las diferencias entre los dos árboles resultantes radican principalmente en la posición ambigua del

género *Gorgodera*, pues mientras en un árbol se relaciona más cercanamente al género *Gorgoderina*, en el segundo lo hace con el género *Progorgodera*.

Cuadro 4. División de la familia Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1902 y clasificación propuestas por Brooks y MacDonald (1986) y Brooks y McLennan (1993), basada en el análisis cladístico de los primeros.

Subfamilia	Géneros incluidos	
Gorgoderinae	<i>Phyllostomoides</i> Brooks, 1977 incertae sedis	
	<i>Dendroorchis</i> Travassos, 1926 incertae sedis	
	<i>Phyllostomum</i> Braun, 1899 sedis mutabilis, incertae sedis	
	<i>Gorgotrema</i> Dayal, 1938 sedis mutabilis	
	<i>Xystretum</i> Linton, 1910 sedis mutabilis	
	<i>Progorgodera</i> Brooks y Buckner, 1976 sedis mutabilis, incertae sedis	
	<i>Gorgodera</i> Looss, 1899 sedis mutabilis, incertae sedis	
	<i>Gorgoderina</i> Looss, 1902 sedis mutabilis, incertae sedis	
	Anaporrhutinae	<i>Degeneria</i> Campbell, 1977
		<i>Plesiochorus</i> Looss, 1902 incertae sedis
<i>Bicornuata</i> Pearse, 1949		
<i>Probolitrema</i> Looss, 1902 incertae sedis		
<i>Anaporrhutum</i> Ofenheim, 1900		
<i>A. (Anaporrhutum)</i> Ofenheim, 1900		
<i>A. (Staphylorchis)</i> Travassos, 1922		
<i>Petalodistomum</i> Johnston, 1914		
<i>P. (Petalodistomum)</i> Johnston, 1914		
<i>P. (Nagmia)</i> Nagaty, 1930		

Cribb (1987) propuso al género *Pseudophyllostomum* para incluir a un grupo de especies de *Phyllostomum* que se distinguen por mostrar especificidad dentro de su ciclo de vida al usar solo a crustáceos decápodos como segundos huéspedes intermediarios, a diferencia de las especies restantes que usan a una amplia variedad de grupos como huéspedes intermediarios, incluyendo a larvas de odonatos, larvas de tricópteros, crustáceos, gastrópodos y renacuajos, tomando en cuenta además características morfológicas como la disposición del útero, el tamaño de los huevos y la estructura del sistema excretor.

Recientemente, Moravec y Nie (2002) erigieron al género *Neophyllostomum* para incluir a la especie *Phyllostomum serrispatula* descrita por Chin (1963), basándose principalmente en la presencia de crecimientos laterales conspicuos en la región posterior del cuerpo.

Así también, las relaciones filogenéticas de esta familia con el resto del suborden Plagiorchiformes no están resueltas aun (Brooks y McLennan, 1993).

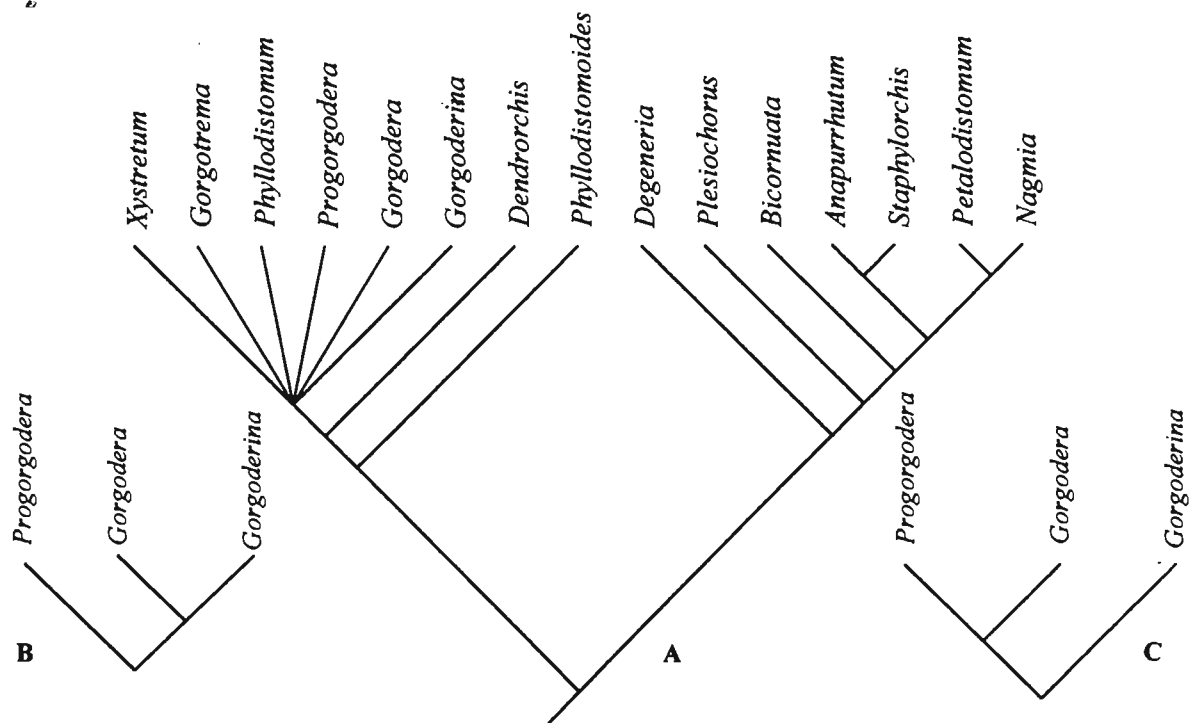


Figura 1. A. Cladograma consenso. B y C. Árboles alternativos en el análisis de Brooks y MacDonald (1986). B *Gorgodera* y *Gorgoderina* comparten la característica de la forma del cuerpo. C *Gorgodera* y *Progorgodera* comparten la característica de presentar testículos múltiples.

Historia taxonómica del género *Gorgoderina* Looss, 1902

El primer registro de digéneos de la vejiga urinaria de anfibios fue realizado en Europa por Loschge (1785) y quince años más tarde Zeder (1800) asignó el nombre de *Distomum cygnoides* a los organismos citados por Loschge, pero no fue sino hasta 1894 que Looss proporcionó una descripción adecuada de esta especie en su trabajo de distomas de peces y ranas de Europa, señalando que esta especie presenta nueve testículos. En 1876, Olson describió a *Distomum vitellilobum* a partir de material extraído de la vejiga urinaria de ranas en Europa diferenciándola de la primera especie por la característica de presentar sólo dos testículos. Braun, en 1899, fue el primer autor en discutir la naturalidad del género *Distomum* y encontrando que se podían observar diferencias morfológicas con suficiente valor taxonómico entre las especies asignadas a este género, erigió al género *Phyllodistomum*, incluyendo a *Distomum folium* -como especie tipo- y a las especies *D. cygnoides*, *D. cymbiforme* y *D. patellare*. Looss (1899) publicó su propia división del género *Distomum*, erigiendo al género *Gorgodera* con *D. cygnoides* como especie tipo; en él

agrupó a digéneos parásitos de la vejiga urinaria de ranas cuya forma del cuerpo fuera fusiforme y que poseyeran más de dos testículos e incluyó, además, a dos formas americanas de digéneos vesicales descritas por Bensley (1897) como *Gorgoderia amplicava* y *Gorgoderia simplex*, considerando a *D. vitellilobum* sólo como una forma inmadura de *G. cygnoides*.

Stafford (1902) describió tres especies nuevas de América del Norte, las cuales poseen sólo dos testículos y que denominó *Gorgoderia attenuata*, *G. opaca* y *G. translucida*, y aunque sus descripciones son muy pobres, en su trabajo hizo notar que este género debería dividirse en dos géneros con base en el número de testículos. En el mismo año, Looss (1902) creó al género *Gorgoderina* para incluir a las formas de *Gorgoderia* con solo dos testículos, colocando a *G. simplex* como especie tipo. Tres años después, Stafford (1905) aceptó la subdivisión del género propuesta por Looss y de acuerdo con ella, transfirió sus tres especies al género *Gorgoderina*, pero sin proporcionar más información acerca de ellas. En 1903, Osborn describió a *Phyllodistomum americanum*, haciendo notar la similitud morfológica entre esta especie y una descrita por Stafford, *Gorgoderina translucida*, citando que las variaciones entre estas dos especies no tenían el suficiente valor taxonómico para colocarlas en géneros diferentes, por lo cual sugirió incluir a *G. translucida* —y a otras especies del mismo género— en *Phyllodistomum*. Por su parte, Ssnitzin (1905) re describió a *D. vitellilobum* como *Gorgoderina vitelliloba*, revalidándola como especie y haciendo notar que entre ésta y la especie tipo del género *Phyllodistomum*, *Ph. folium*, existen muchas similitudes estructurales, por lo que decidió colocar a esta última especie dentro del género *Gorgoderina*. Por su parte, Cort (1912) consideró que no existía información suficiente para juzgar las relaciones entre estos dos géneros. Así también, proporcionó una redescrición detallada de *Gorgoderina attenuata* con material obtenido de *Rana pipiens* de los Estados Unidos y de *Rana catesbeiana* de Canadá, ya que no tuvo acceso al material de Stafford. En su trabajo discutió la validez específica de *G. opaca* descrita por Stafford (1902), y la colocó como sinónimo de *G. simplex*, ya que las diferencias que este autor encontró entre las descripciones de estas dos especies fueron, por una parte, el ancho de la región postacetabular, la cual el autor tomó como resultado del estado de contracción de los ejemplares y, por otra parte, no consideró de valor taxonómico el tipo de huésped donde se encontró a cada especie.

MacCallum (1913) describió a *Distomum carangis* como parásita de peces (*Caranx* sp.), la cual fue incluida posteriormente por Yamaguti (1971) dentro del género *Gorgoderina*. Travassos (1922) describió a *Gorgoderina parvicava* y presentó un listado donde reconoció a *G. opaca*. Posteriormente, este mismo autor brasileño se encargó de describir otras dos especies, *Gorgoderina cryptorchis* y *G. cedroi* (Travassos, 1924). Dos años más tarde, Lutz (1926) publicó una breve descripción (sin proporcionar esquemas) de dos especies que denominó *Gorgoderina permagna* y

G. diaster. En este mismo año, Ozaki (1926) describió a *Microlecithus kajika* como parásita de *Polypedates buergeri* en Japón, especie que posteriormente este mismo autor reasignó dentro del género *Gorgoderina* (Ozaki, 1935). En 1928 se publicaron tres trabajos más acerca de este género: *Gorgoderina intermedia* fue descrita por Holl (1928); Travassos (1928), al realizar un estudio de variación morfológica dentro de *G. parvicava*, colocó como sinónimo de ésta a los ejemplares que Lutz había descrito como *G. permagna*; y Lutz (1928) en sus “Estudios de Zoología y Parasitología Venezolanas” volvió a nombrar a *G. diaster*, dando un dibujo de ella con su escala de comparación. Baer (1930) registró a *Gorgoderina carli* en la India. Ingles y Langston (1933), en la descripción que realizaron de *Gorgoderina multilobata* con material procedente de diversas localidades de los Estados Unidos, discutieron su cercanía relativa con *G. translucida*, pero sin nombrar en la discusión taxonómica a *G. diaster*. Sólo Joyeux y Baer (1934), cuando describieron a *G. capsensis*, volvieron a insistir en la posible sinonimia de *G. diaster* y *G. permagna* con *G. parvicava*. Dos años más tarde, Ingles (1936) describió otra especie norteamericana, *G. aurora*, restringiéndose en su comparación a las especies de América del Norte, *G. attenuata* y *G. multilobata*, y a dos especies brasileñas, *G. cedroi* y *G. cryptorchis*.

Rankin (1937) dio a conocer a *Gorgoderina bilobata* y a *G. tenua* como parásitas de salamandras procedentes de los Estados Unidos y en este mismo año, Olsen (1937) describió a *G. tanneri*, dando una clave de las especies de *Gorgoderina* en la que descartó a *G. vitelliloba* debido a la ambigüedad en la descripción de esta especie. Por su parte, Pande (1937), al mismo tiempo que presentó la descripción de una especie nueva de gorgodérido, *Phyllodistomum almorai*, discutió la identidad genérica de *Gorgoderina* tomando como base las opiniones dadas por Osborn (1903) – para quien *G. translucida* y *Ph. americanum*, ambos parásitos de *Ambystoma maculatum*, representan a una misma especie- y por Ssinitzin (1905) –quien por su parte considera que las especies de *Phyllodistomum* deberían incluirse en el género *Gorgoderina* por haberse descrito *G. vitelliloba* antes que *Ph. folium*-, llegando a la conclusión ambigua de que las especies de este género deberían ser incluidas en *Phyllodistomum*. Sin embargo, Pande (1937) reconoce la idea citada por Cort (1912) de que *G. translucida* y *Ph. americanum* representan estados de transición entre estos dos géneros. Bhalerao (1937) sinonimiza a los géneros *Microlecithus* Ozaki, 1926 y *Catoptroides* Odhner 1902 con *Phyllodistomum* Braun, 1899, mostrando desconocer el trabajo de Ozaki de 1935 donde transfiere a *M. kajika* a *Gorgoderina*, por lo que al dar la diagnosis de un parásito nuevo de la vejiga urinaria de *Rana tigrina* la incluye dentro del género que él considera válido, *Phyllodistomum shandrai*. Contrariamente a Bhalerao, Prudhoe y Bray (1982) proponen que tanto esta especie como *Ph. almorai* se transfieran a *Gorgoderina*. Steelman (1938) en la diagnosis que realizó de *G. schistorchis* describió un caso de monorquidia, citando además como injustificada

la exclusión de *G. vitelliloba* de la clave de Olsen (1937). Rankin (1939) realizó una importante contribución al conocimiento del género al elucidar el ciclo biológico de *G. attenuata*. Pereira y Cuocolo (1940) describieron una especie brasileña del género, *G. rochalimai*, y propusieron la división del género en dos subgéneros, división basada en la estructura de las glándulas vitelógenas. Desde este trabajo hasta la fecha se han propuesto diferentes divisiones subgenéricas que han sido controversiales por la inconsistencia de los caracteres utilizados (Cuadro 5).

En el transcurso de 1940, fue publicada por Sthröm (1940) la descripción de otra especie del género, *Gorgoderina orientalis*, con material proveniente de Kirgizia. En México, Bravo (1943) describió a *Phyllodistomum rhyacosiredonis* como parásito de la vejiga urinaria del ajolote *Rhyacosiredon altamirani* (actualmente *Ambystoma altamirani*), especie de digeneo que Prudhoe y Bray (1982) propusieron se incluyera en *Gorgoderina*. Cuatro años más tarde, Dioni (1947) describió a *G. chilensis* en Valdivia, Chile; este autor consideró que la división del género propuesta por Pereira y Cuocolo (1940) no era del todo natural, ya que dentro del género existen muchas variaciones en cuanto a la forma y disposición de las glándulas vitelógenas (desde una masa vitelógena esférica y compacta, hasta vitelógenas agrupadas en acinos). Bravo (1948) describió a *G. megalorchis* encontrada en la vejiga urinaria de bufónidos de Oaxaca, México; esta autora cita en su discusión que hasta esa fecha sólo existían 20 especies dentro de este género, desconociendo posiblemente los trabajos de las especies de Ozaki (1926, 1935) y Sthröm (1940), y considerando a *G. diaster* y a *G. permagna* como especies “*inquirendae*”.

Kaw (1950) discutió las relaciones dentro de la familia Gorgoderidae, llegando a la misma conclusión de Osborn (1903) y Pande (1937) de que el género *Gorgoderina* debería considerarse cómo sinónimo del género *Phyllodistomum*, por lo que en la discusión de sus dos especies nuevas, *Phyllodistomum frequentatum* y *Ph. loossi*, realizó las comparaciones tanto con las especies de *Phyllodistomum* como con las especies de *Gorgoderina*. Prudhoe y Bray (1982) decidieron incluir estas dos especies en *Gorgoderina*, al igual que las especies de *Phyllodistomum* anteriormente descritas como parásitas de anfibios. Pigulevski (1953), en su compendio de la familia Gorgoderidae, tomó como subgénero de *Phyllodistomum* al género *Microlecithus*, enlistando - además de las especies de este último género- a *Gorgoderina kajika* Ozaki, 1926 que ya había sido incluida en *Gorgoderina* por su propio autor en 1935, y en el listado de *Gorgoderina*, a *G. permagna*, cuya sinonimia con *G. parvicava* ya había sido propuesta. Así mismo, este autor describió a *G. skarvilovitschi* y a *G. skrjabini*, proponiendo que se distinguiera a *Gorgoderina* de *Phyllodistomum* por ser parásita de la vejiga urinaria de batracios y por presentar el cuerpo fusiforme o lancetiforme, contrariamente a la forma lanceolada o espatuliforme de *Phyllodistomum* que parasita batracios y peces. Paralelamente, propuso la división del género en dos subgéneros con

base en la cercanía relativa de las vitelógenas al acetábulo (Cuadro 5). Para erigir a *G. skarvitovitschi* como especie nueva, este autor se basó sólo en la descripción y el dibujo que Sokoloff y Caballero (1933) proporcionaron de ejemplares que estos últimos autores consideraron como registro nuevo de *G. attenuata* en México y que no fueron depositados en alguna colección parasitológica. Tal vez debido a esto, o por desconocimiento del trabajo de Pigulevsky, los registros que se han realizado posteriormente en México de digéneos de la vejiga urinaria de anfibios que presentan características semejantes a la descripción dada por Sokoloff y Caballero (1933), se han asignado a *G. attenuata*.

Frandsen (1957) describió a *Phyllostomum bufonis* y concordó con Pande (1937) y Kaw (1950) en que las especies de *Gorgoderina* deberían ser incluidas en *Phyllostomum*, señalando que la forma de la región postacetabular no es de suficiente valor taxonómico como para separar a los dos géneros. En este mismo año, Dobbin (1957) aportó un registro nuevo de localidad para *G. rochalimai* y *G. parvicava* en su escrito sobre tremátodos de ranas de Brasil. Dollfus (1958) realizó un estudio morfométrico comparativo de ejemplares que él determinó como *G. vitelliloba* con la información dada por Ssinitzin (1905), demostrando que existen inconsistencias en la forma y posición de los órganos reproductivos, idea que en su momento fue proporcionada por Travassos (1928) y Bravo (1948). En este mismo año, Fernandes (1958) describió a *G. pigulevskyi* –a partir de la descripción original de *G. permagna*- y a *G. carioca*, dando paralelamente una redescripción de *G. diaster* basada en un sólo ejemplar y en la descripción original de Lutz (1926); proponiendo además la división del género en tres subgéneros basándose en la estructura de las masas vitelógenas (Cuadro 5). Yamaguti (1958) en su revisión de digéneos parásitos de vertebrados, sólo reconoció a *Gorgoderina* como género válido.

Fischthal y Kuntz (1965) ampliaron la distribución del género al describir a *G. malaysiensis* como parásita de *Rana kuhli* en Borneo; dentro de su discusión taxonómica, estos autores cuestionaron la validez de la división subgenérica de Pereira y Cuocolo (1940), proponiendo que el subgénero *Gorgorimma* debería ser suprimido, pues al ser *G. simplex* la especie tipo del género *Gorgoderina* tenía que ser la especie tipo del subgénero nominotípico, por lo tanto estos autores discutieron la inclusión de su especie tanto en la propuesta de Pigulevsky (1953) como en la de Fernandes (1958).

Gorgoderina alobata fue descrita a partir de gorgoderidos encontrados en la vejiga urinaria de *Bombina variegata* de Austria, siendo comparada sólo con las gorgoderinas distribuidas en Europa (Lees y Mitchell, 1966). Dwivedi (1967) proporcionó conjuntamente la diagnosis de tres especies de gorgoderinas de anuros de la India, *G. ellipticum*, *G. symmetriorchis* y *G. infundibulata*,

especies que no se han vuelto a registrar hasta la fecha. Richard *et al.* (1968) descubrieron y dilucidaron el ciclo de vida de *G. insularis*.

Cuadro 5. Divisiones subgenéricas del género *Gorgoderina* Looss, 1902 propuestas a lo largo de la historia del género.

Autor (es)	División subgenérica	Criterio
Pereira y Cuocolo, 1940	<i>Gorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas dispuestas en folículos libres y perfectamente bien diferenciados. Especie tipo: <i>G. vitelliloba</i>
	<i>Neogorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas en masas compactas o lobuladas. Especie tipo: <i>G. simples</i>
Pigulevsky, 1953	<i>Gorgoderina</i>	Masas vitelógenas alejadas del acetábulo. Especie tipo: <i>G. simples</i>
	<i>Gorgorimma</i>	Masas vitelógenas cercanas al acetábulo. Especie tipo: <i>G. parvicava</i>
Fernandes, 1958	<i>Gorgoderina</i>	Masas vitelógenas superficial o profundamente lobuladas. Especie tipo: <i>G. simples</i>
	<i>Gorgorimma</i>	Masas vitelógenas con contornos lisos. Especie tipo: <i>G. parvicava</i>
	<i>Metagorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas en dos rosetas de folículos. Especie tipo: <i>G. rochalimai</i>

Durante la década de los setenta se dieron varios acontecimientos importantes para el conocimiento del género. Meskal (1970) realizó un estudio de tremátodos de anuros de Etiopía, en el cual describió a *G. africana*, centrándose en su comparación sólo con *G. vitelliloba*. Yamaguti (1971) listó a las especies de *Gorgoderina* hasta ese momento descritas, sin considerar ninguna de las divisiones subgenéricas propuestas e incluyendo dentro de este género a *Phyllodistomum bufonis*. Jahan (1973) describió a *G. guptai* como parásito de la vejiga urinaria de *Bufo* sp. *G. tanigawaensis* fue descrita por Uchida e Itagaki (1974) a partir de gusanos encontrados en la vejiga urinaria de *Bufo japonicus* en Japón. Jourdane y Theron (1975) dilucidaron el ciclo biológico de *G. rochalimai* en ejemplares de *Bufo marinus* provenientes de Italia. *G. beninensis* fue descrita como parásita de la vejiga urinaria de *Dicroglossus occipitalis* en África (Bourgat *et al.*, 1976). En este

mismo continente, Fischthal (1977) describió a *G. sphincterostoma* parasitando a *Phrynobatrachus* sp. comparándola sólo con las especies africanas del género. En América, Mañé-Garzón y González (1978a y 1978b), siguiendo la división subgenérica de Fernandes (1958), describieron a *G. darwini* y a *G. megacysta* encontradas en la vejiga urinaria de dos especies de anuros de Uruguay, realizando su comparación solo con las especies sudamericanas y registrando una localidad más para *G. parvicava*. *Gorgoderina valdiviensis* fue descrita por Puga (1979), quien la colocó en el subgénero *Gorgorimma*, siguiendo la división subgenérica de Fernandes (1958).

En Sri Lanka, Cruz y Santiapillai (1982) encontraron gorgodéridos en la vejiga urinaria de *Ichthyophis glutinosus* e *I. orthoplicatus*, asignándolos a la especie *G. carli* basándose principalmente no en las características morfológicas de los gusanos, sino en la propuesta de Nussbaum y Gans (1980) de que la fauna de cecilias de Sri Lanka tiene más afinidad con las especies Indo-malasia que con otras especies encontradas en la India peninsular. Prudhoe y Bray (1982) transfirieron a *Phyllodistomum kajika* Ozaki, 1926, *Ph. frequentatum* Kaw, 1950, *Ph. rhyacosiredonis* Bravo, 1943 y *Ph. bufonis* Frandzen, 1957 al género *Gorgoderina* por presentar el acetábulo situado más cerca de la ventosa oral y con un diámetro mucho mayor que la anchura máxima del cuerpo y por ser parásitos de anfibios y no de peces como las demás especies de *Phyllodistomum*.

Tiekotter y Coggins (1982) proporcionaron una redescrición muy detallada de *Phyllodistomum americanum* que obtuvieron de la vejiga urinaria de *Ambystoma tigrinum tigrinum* en Estados Unidos, considerando para su discusión solo a las especies de *Phyllodistomum*, entre las cuales incluyeron a *Ph. bufonis*.

A diferencia de las décadas de los sesenta y los setenta donde se dieron a conocer gran cantidad de especies, la tasa de descripción se redujo en las últimas dos décadas, siendo *Gorgoderina chauhani* (Prasad y Prasad, 1990, en: Kim *et al.*, 1995), *G. bombinae* (Kim *et al.*, 1995) y *G. gracilis* (Wondsawad *et al.*, 1999) las últimas tres especies que se describieron para este género. La primera especie fue publicada en un volumen conmemorativo en honor al Dr. Chauhan. En la discusión taxonómica que los respectivos autores realizaron para la segunda especie, abordan las relaciones entre los géneros *Phyllodistomum*, *Gorgodera* y *Gorgoderina* retomando las ideas de ciclos de vida y morfología citadas por diversos autores (Rankin, 1939; Yamaguti, 1958; Fotedar, 1969; Mitchell, 1973; Brooks y MacDonald, 1986), concluyendo que aunque los estudios sobre el sistema excretor de estos digéneos sugiere relaciones muy cercanas entre los géneros *Phyllodistomum* y *Gorgoderina*, los estudios sobre ciclos de vida de *Gorgoderina* y *Gorgodera* indican que estos dos géneros se encuentran más cercanos entre sí que de *Phyllodistomum*. Por su

parte, Wondsawad *et al.* (1999) consideraron no tomar en cuenta ninguna de las divisiones subgenéricas debido al número limitado de material que revisaron.

Más recientemente, se detectaron dos especies nuevas de *Gorgoderina* en material colectado en varios estados de México, así como una especie más en material proveniente de Costa Rica, incluyéndose la descripción de ellas en el capítulo II de este trabajo.

PROBLEMAS TAXONÓMICOS

Tradicionalmente, los caracteres morfológicos han constituido la única base para la mayoría de los estudios taxonómicos, generando el sistema básico de clasificación para la mayor parte de los taxones (González, 1997). En años recientes se han sugerido varios criterios para clasificar los grupos de helmintos: la morfología comparada, etología, biogeografía, genética, fisiología, bioquímica y otros. En helmintología, los taxónomos invariablemente favorecen el uso de la anatomía comparada y los patrones de historia de vida en una población de gusanos para formar conceptos específicos (Prudhoe y Bray, 1982), y para su estudio se basan en observaciones del material preservado bajo un microscopio óptico; ello para establecer la variabilidad que pueda existir por parasitar a huéspedes de género y distribución diferentes.

Particularmente, las características que hasta el momento se han utilizado para diferenciar a las especies de *Gorgoderina* son las dimensiones del cuerpo, la longitud de los ciegos, la forma de los testículos, la forma y disposición del útero, la posición del acetábulo, la posición del poro genital y la diferenciación muscular del metratermo y su longitud. Sin embargo, ninguno de ellos es constante, por lo cual su validez se ha puesto en duda (Travassos, 1928; Bravo, 1948).

Dado que con frecuencia las descripciones originales no son lo suficientemente detalladas y en ocasiones no abarcan todos los caracteres diagnósticos, surge la problemática de la inclusión de ejemplares en una especie en particular. Considerando las situaciones antes expuestas, se hace evidente la necesidad de revalorar los caracteres tradicionales a la luz de nueva información para probar la validez de las especies de *Gorgoderina* reconocidas hasta el momento.

FUENTES DE CARACTERES Y METODOLOGÍAS ALTERNATIVOS

Microscopía electrónica de barrido

La Microscopía Electrónica de Barrido (SEM, por convención) es una de las técnicas más versátiles para visualizar y analizar las características micro-estructurales de muestras sólidas. Hasta ahora, las principales aplicaciones de la SEM se han realizado en aquellas áreas de la biología que requieren el examen de detalles diminutos en la estructura superficial de los objetos tridimensionales. La riqueza

de detalles estructurales revelada en los objetos examinados es asombrosa y ha ofrecido a los taxónomos, en particular, un caudal de nueva información útil para la clasificación (Grimstone, 1981).

Este ha sido el objetivo de su uso en la helmintología a nivel mundial. En nuestro país el uso de la SEM como una técnica auxiliar en la determinación de las especies se ha incrementado notablemente desde inicios del año 2000, siendo pocos los trabajos realizados antes de este año (Koga *et al.*, 1999; Díaz-Castañeda *et al.*, 1995; Sánchez-Álvarez *et al.*, 1998, Caspeta-Mandujano *et al.*, 2000; Cañeda-Guzmán *et al.*, 2001; Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2001; Caira y Zahner, 2001; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2001; Ghoshroy y Caira, 2001; Jensen, 2001; Olson y Caira, 2001; Razo-Mendivil y León-Régagnon, 2001; Scholz *et al.*, 2001; Tyler, 2001; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2002; González-Solis *et al.*, 2002a, 2002b; Mejía-Madrid y Pérez-Ponce de León, 2003; González-solis y Moravec, 2004; Jiménez *et al.*, 2004; Gopar-Merino *et al.*, 2005). El presente trabajo propone el uso de la SEM como una técnica auxiliar de gran importancia ya que podría evidenciar características que hasta el momento no se han empleado y reevaluar algunos de los caracteres morfológicos empleados con anterioridad.

Sistemática molecular

En la medida que los sistemas convencionales de clasificación se pretenden refinar, se han usado datos adicionales como número de cromosomas, fitoquímica, micromorfología, anatomía y ultraestructura, entre otros. La incorporación de nuevos tipos de datos, particularmente los caracteres moleculares, ha sido necesaria en donde los caracteres morfológicos por sí solos no han resuelto los problemas taxonómicos. Estos provienen de biomoléculas como proteínas y ácidos nucleicos e incluyen reacciones inmunológicas, isoenzimas, secuencias de proteínas, la hibridación de ADN, las enzimas de restricción (RFLP's polimorfismo en la longitud de los fragmentos de restricción y mapas génicos, los RAPD's polimorfismo del ADN amplificado al azar), el "finger printing" del ADN y las secuencias de genes particulares.

Entre los distintos tipos de caracteres moleculares, las secuencias génicas son las más recomendables en el estudio de la sistemática de los organismos. Algunas de las razones para usar secuencias génicas en estos tipos de estudios son:

- 1) Representan una fuente abundante de caracteres (potencialmente, cada nucleótido de la secuencia).
- 2) Tienen diferentes propiedades estructurales y funcionales.
- 3) Presentan diferentes tasas evolutivas.

La variación del ADN se puede muestrear con diferente cobertura y resolución. La cobertura puede ser tan amplia como la que se logra con la hibridación del ADN total, o tan reducida como cuando se muestrea solo una sección de un gen particular. La resolución puede ser tan gruesa como obtener un índice de similitud entre dos moléculas de ADN o tan fina como cuando se conoce en detalle la secuencia de nucleótidos. El método de secuenciación es el que da la resolución más fina porque permite conocer en mayor detalle la variación orgánica; tiene además el potencial de ofrecer información abundante para inferir historia filogenética debido a que el número de caracteres taxonómicos está limitado únicamente por el tamaño del genoma.

La alineación es un aspecto crucial en los análisis de secuencias, ya que se hipotetizan relaciones de homología (táxica o transformacional) entre los nucleótidos de cada posición, lo que es el fundamento de la reconstrucción filogenética misma. Para una posición, si las bases son iguales, existe una relación de homología táxica; pero si las bases son diferentes, entonces se postula una relación de homología transformacional.

Genes usados en sistemática molecular de platelmintos

Los datos moleculares en sistemática frecuentemente proveen una visión alternativa de la diversidad y pueden revelar una estructura filogenética a una escala de resolución no posible con otros caracteres (Avice, 1994). Son varios los tipos de genes que pueden proveer datos acerca de las relaciones filogenéticas dentro de los platelmintos, pero los genes nucleares que codifican para el ARN ribosomal han sido los más ampliamente utilizados con este fin (Mariaux, 1998; Mollaret *et al.*, 2000; Tkach *et al.*, 2000; León-Règagnon y Brooks, 2003; Baguna y Riutort, 2004; Chambrier *et al.*, 2004; Ding y Liao, 2004; Rosas-Valdez *et al.*, 2004; Snyder, 2004). Esto se debe tanto a su abundancia en el genoma, como a su organización y estructura. La abundancia de estos genes facilita su aislamiento lo que permite realizar comparaciones filogenéticas a distintos niveles taxonómicos. Además, el ARN ribosomal se encuentra en todos los organismos y siempre ha tenido la misma función estructural dentro de los ribosomas. Otra característica es que sus distintas regiones tienen tasas de evolución diferentes.

Hay casos de especies crípticas donde la morfología puede estar tan conservada que no pueden diferenciarse linajes independientes o en los cuales la variabilidad morfológica puede confundir la taxonomía de un grupo (Nadler, 1995; León-Règagnon y Paredes-Calderón, 2002; Macnish *et al.*, 2002; Huyse y Volckaert, 2002; Rosas-Valdez *et al.*, 2004). En particular, los análisis filogenéticos basados en ADN mitocondrial han sido usados para delimitar especies cuando esta problemática se ha presentado (Kane *et al.*, 2003; Lee *et al.*, 2004; Haukisalme *et al.*, 2004). Este tipo de estudios han sido más informativos que las taxonomías tradicionales al nivel de especie

basadas en morfología, en casos en los que el tiempo evolutivo no ha permitido que las características morfológicas diagnósticas se diferencien.

La tendencia reciente en estudios taxonómicos es el uso combinado de datos morfológicos y moleculares, especialmente los que provienen de enzimas de restricción y secuencias de genes particulares. El desarrollo de métodos analíticos basados en la teoría cladística ha provisto la formalidad y robustez para interpretar la variación de estos datos.

La incorporación de datos de distintas fuentes permitirá evaluar los caracteres que tradicionalmente se han utilizado para diferenciar a las especies y el establecer caracteres alternativos que nos permitan distinguir a las especies del género *Gorgoderina*.

Metodologías para el uso de caracteres morfométricos en sistemática.

Para una gran parte de la comunidad científica, la filogenia representa el principio organizador de todos los datos biológicos, por ello un análisis filogenético carecería de validez si se excluyeran de él los atributos intrínsecos ya sea de los individuos, de las poblaciones y/o de las especies. Uno de los atributos más obvios es la forma geométrica del cuerpo de los organismos; sin embargo, aunque los análisis filogenéticos y los análisis morfológicos están íntimamente ligados, circunstancias históricas han dado como resultado que se realicen por separado análisis filogenéticos (por ejemplo, análisis cladísticos basados en parsimonia) y análisis morfológicos cuantitativos (por ejemplo, eigenanálisis basados en morfometría geométrica). Afortunadamente, en años recientes muchos filogeneticistas han comenzado a hacer uso de aquellas variables que presentan distribución continua; al mismo tiempo, algunos morfólogos han comenzado a plantear metodologías para analizar variables morfométricas que puedan ser usadas en la construcción de hipótesis filogenéticas, así como también han comenzado a explorar métodos donde la información filogenética pueda ser incluida en estudios morfométricos. Recientemente, se ha argumentado el uso de cierto tipo de variables morfométricas como caracteres homólogos putativos en análisis cladísticos basados en parsimonia.

El primer paso de un análisis cladístico es la formulación de hipótesis de que una serie de características son comparables (hipótesis de homología); y en estudios morfométricos, el principio básico estipula que se pueden comparar formas de estructuras homólogas. Sin embargo, en el primero la homología es descubierta a través del análisis de los caracteres. En la sistemática contemporánea ha sido difícil tratar con las variables morfométricas, ya que son variables continuas y durante mucho tiempo fueron descartados por representar homologías transformacionales más que homologías táxicas (Patterson, 1982), y porque no existe una forma objetiva de dividir un continuo (Pimentel y Riggins, 1987). Recientemente, Zelditch *et al.* (1992, 1993, 1995), Fink y Zelditch

(1995), Zelditch y Fink (1995) y Swiderski *et al.* (1998) han tratado de reintroducir la morfometría en análisis filogenéticos argumentando que los métodos morfométricos son comparables con el concepto de homología táxica. En particular, estos autores defienden las variables morfométricas geométricas como las únicas variables morfométricas usadas en contextos filogenéticos.

Por otro lado, existe el problema de los caracteres polimórficos, es decir, aquellos que varían dentro de los taxones y lo que es más importante, la variación dentro de un taxón usualmente se solapa parcial o totalmente entre dos o más taxones. Campbell y Frost (1993), Wiens (1995, 1998) y Wiens y Servedio (1997, 1998) han argumentado y demostrado que los caracteres polimórficos también pueden ser informativos filogenéticamente. Los caracteres multiestado polimórficos pueden ser cualitativos y exhibir relativamente pocos estados, pero también pueden presentar un número grande de estados de carácter y ser expresados cuantitativamente. Las cantidades (caracteres merísticos) o medidas (caracteres continuos) usualmente se comportan de esta forma. Al tiempo que la codificación de estos caracteres es difícil, éstos pueden contener información potencialmente importante (Thiele, 1993; Gutberlet, 1998).

Se han propuesto numerosos métodos para codificar caracteres discretos con estados solapados: codificación simple de discontinuidades, codificación generalizada de discontinuidades, codificación de divergencias, codificación homogénea de subgrupos, pesaje de discontinuidades, etc. (Mickey y Johnson, 1976; Archie, 1985; Goldman, 1988; Thorpe, 1984; Strait *et al.*, 1996; Thiele, 1993); recientemente, Smith y Gutberlet (2001) propusieron el Código Generalizado de Frecuencias (Generalized Frequency Coding, GFC) para codificar caracteres multiestado polimórficos con base en frecuencias derivadas de una matriz original de datos de taxones-caracteres. Este método incorpora las metodologías propuestas por Thiele (1993) y Wiens (1995) de pesaje de caracteres y codificación por frecuencias, por lo que este método es aplicable tanto a caracteres cuantitativos como a cualitativos, ya sea binarios o multiestado y lo más importante, pueden incluirse polimorfismos en el análisis filogenético.

Sistemática filogenética

En la década de los 50's, el entomólogo alemán Willi Hennig desarrolló una teoría sobre la reconstrucción de la historia evolutiva. Ésta fue traducida y difundida hasta fines de la década de los sesentas (Hennig, 1966) y desde entonces ha causado grandes controversias entre los sistemáticos de todo el mundo.

A los seguidores de Hennig se los ha llamado hennigianos, filogeneticistas o cladistas por diversos autores. Este es un grupo heterogéneo que no ha seguido estrictamente los principios de Hennig, pero se caracterizan por dar una mayor importancia al patrón de ramificación de los grupos

(historia de los eventos de especiación) y dar un lugar secundario a otros componentes de la filogenia como la divergencia y la polaridad evolutivas (dirección del cambio).

La idea principal de Hennig se podría resumir como sigue: las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies, vivientes y extintas, son relaciones genealógicas; otros tipos de relación como la fenética o la genética, son fenómenos correlacionados con la descendencia genealógica con modificaciones, y por ende, son mejor entendidos en este contexto.

El presente trabajo se desarrolla en el marco de la sistemática filogenética, con la intención de situar a las especies de *Gorgoderina* en un esquema de clasificación natural.

Ecología histórica

En la década de los setentas, los investigadores fijaron su atención en los patrones macroevolutivos de diversidad. Ross (1972) sugirió que los cambios ecológicos eran consistentes con la diversificación filogenética, proponiendo que los cambios ecológicos representaban un principio incierto en la evolución. Boucot (1975, 1981 y 1983) registró que la mayoría de los cambios ecológicos encontrados en registros fósiles ocurrieron en periodos de diversificación filogenética. Más tarde, Brooks (1985) consolidó estas ideas con base en estudios de organismos parásitos dentro de una disciplina que él llamó ecología histórica. Ésta estudia los componentes macroevolutivos de asociaciones ecológicas (por ejemplo, huésped-parásito), incluyendo la especiación y la adaptación, todo ello en un marco filogenético.

OBJETIVOS

Objetivo general:

-Proponer una hipótesis filogenética de las especies de *Gorgoderina* Looss, 1902, basada en evidencia morfológica.

Objetivos particulares:

-Reevaluar los caracteres morfológicos utilizados tradicionalmente a la luz de nueva evidencia (microscopía electrónica de barrido y secuencias de ADN).

-Resolver ambigüedades taxonómicas utilizando caracteres moleculares o de microscopía electrónica de barrido.

-Analizar los patrones evolutivos de este grupo de parásitos en el marco de la hipótesis filogenética.

-Realizar una revisión de las especies del género *Gorgoderina* Looss, 1902 con base en caracteres morfológicos.

METODOLOGÍA GENERAL

Colecta y procesamiento de material biológico

Para obtener material biológico fresco de ejemplares de *Gorgoderina* se realizaron viajes de colecta de anfibios a varias localidades de México (Colima, Michoacán, Estado de México, Veracruz, San Luis Potosí, Oaxaca, Morelos, Guerrero y Chiapas) y los Estados Unidos (Nebraska). Con la colaboración de colegas en otros países, se obtuvo material de localidades de Estados Unidos, Centro y Suramérica.

Los huéspedes fueron recolectados manualmente y con ayuda de redes; cada uno de ellos se sacrificó por el método de descerebración y sus datos morfométricos (longitud hocico-cloaca), así como su sexo y los datos de colecta, fueron registrados en hojas de campo. Posteriormente, se les practicó un examen helmintológico general que consistió en la revisión de la superficie del cuerpo y cavidades por medio de un corte longitudinal en la línea lateral o ventral del cuerpo (entre las extremidades anteriores y las extremidades posteriores) para extraer los órganos internos y colocarlos en cajas de Petri con solución salina al 0.65%; revisándose también la cavidad interna bajo el microscopio de disección.

En el caso de las recolectas nacionales, se tomaron muestras de tejido muscular y hepático y se fijaron en alcohol al 100% o en nitrógeno líquido para la obtención de DNA de los huéspedes. Los cuerpos de los huéspedes se etiquetaron con los datos de colecta y se fijaron con formol bufferado al 10% por 48 hr., para luego ser enjuagados en agua corriente y después ser preservados en frascos con alcohol al 70%. Este material se depositó en la Colección de Anfibios y Reptiles del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Los pulmones, corazón, estómago e intestino, hígado, bazo y riñones de los huéspedes se revisaron desgarrándolos con agujas de disección, observándose bajo el microscopio estereoscópico. Los helmintos encontrados se contaron *in situ* y se extrajeron con la ayuda de pinceles finos, se colocaron en cajas de Petri con solución salina al 0.65% con la finalidad de mantenerlos vivos y se observaron posteriormente en preparaciones temporales bajo el microscopio óptico. Este proceso se llevó al cabo con el fin de identificar a los organismos en vivo. A partir de la identificación, parte del material biológico se destinó al análisis molecular (secuenciación), para lo cual se fijó en alcohol etílico absoluto 100%; el material restante se fijó con formol al 4% caliente, una parte de este material se fijó en glutaraldehído frío por 24 horas, posteriormente se enjuagó en una solución amortiguadora de fosfatos, se deshidrató en alcoholes graduales, se secó hasta el punto crítico con bióxido de carbono y finalmente, los ejemplares se bañaron con una mezcla de oro-paladio para ser observados bajo el microscopio electrónico de barrido Hitachi S2460N. El resto de

los ejemplares fijados con formol 4% caliente se preservaron en frascos de vidrio con alcohol al 70%. En todos los casos se anexaron etiquetas con los datos de colecta.

Para el estudio del material biológico destinado al análisis morfométrico, se usaron técnicas de tinción convencionales en helmintología, como el paracarmín de Mayer, la tricrómica de Gomori y la hematoxilina de Delafield. Los ejemplares así teñidos se aclararon en salicilato de metilo o aceite de clavo graduales y posteriormente se montaron en preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá (Lamothe, 1997). Los datos morfométricos de cada uno de los ejemplares se obtuvieron a partir de mediciones realizadas con ayuda de un microscopio óptico calibrado y un ocular micrométrico. Se midieron cada una de las estructuras consideradas como diagnósticas, así como aquellas otras observadas durante el análisis del material bajo el microscopio de luz. Asimismo, se efectuaron dibujos con ayuda de una cámara clara adaptada a un microscopio óptico. Las medidas registradas en este trabajo se presentan en milímetros (mm), las excepciones a esta situación son señaladas en el texto.

Análisis morfológico

Obtención de caracteres morfológicos

En primera instancia se solicitó el material biológico preservado¹ de cada una de las especies descritas (holotipos, paratipos, etc.) a diferentes colecciones extranjeras para su revisión. Con el mismo objetivo, se realizaron dos viajes de consulta, uno a la Colección Parasitológica del Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska (HWML) y el otro a la Colección Helmintológica del Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil (CHIOC). Paralelamente al trabajo de revisión de material biológico preservado, se reunió el material bibliográfico que contiene cada una de las descripciones originales y, en algunos casos, las redescpciones de las especies de *Gorgoderina*.

La revisión del material biológico preservado en preparaciones permanentes se realizó principalmente con microscopía óptica de luz, lo que ayudó para puntualizar las características morfológicas diagnósticas y designar aquellas otras que nos fueron auxiliares en la identificación específica. En ciertos casos, la información obtenida con esta técnica se vio complementada con observaciones de material biológico con microscopía electrónica de barrido.

La información obtenida de la consulta del material biológico (cualitativa y cuantitativa) y de la consulta de literatura fue empleada para construir las matrices de datos originales sobre las cuales se basó el análisis filogenético de las especies de *Gorgoderina* (ver Capítulo V).

¹ Los números de catálogo del material biológico preservado se citan en la sección de metodología del capítulo respectivo.

Tratamiento de datos morfológicos

La información obtenida de la observación y medición del material biológico preservado y de la consulta de la literatura de cada una de las especies, fue tratada siguiendo la metodología que Smith y Gutberlet (2001) proponen para la inclusión de datos cualitativos y cuantitativos (merísticos y morfométricos) en un análisis filogenético. En general, esta metodología divide a los caracteres multiestado polimórficos en subcaracteres con el objetivo de que cada estado observable sea tratado por sí mismo como un carácter, codificando la variación dentro de cada subcarácter usando la tabla de frecuencias de Wiens (1995) (Cuadro 6) y asignándoles peso dependiendo de su contribución dentro del análisis, de manera que su contribución total sea igual a aquella de un carácter no polimórfico. Específicamente, esta metodología comienza con la construcción de una matriz para cada carácter (llamada matriz *a*) de taxones estudiados por estados ordenados (en el caso de caracteres codificados tradicionalmente en sistemática: 0, 1, 2, etc.), en la cual se colocan las frecuencias observadas para cada uno de los estados de carácter en la muestra de organismos estudiada. Para datos merísticos cada dato es tratado como un solo estado. Los estados que cada carácter presenta son tratados en esta metodología como subcaracteres, debido a que representan las divisiones que existen dentro de un solo carácter. Usando la información de la matriz *a* se construye la matriz *b* de taxones estudiados por estados ordenados pero excluyendo el último estado de carácter y sustituyendo las frecuencias observadas por frecuencias acumuladas, las cuales se calculan a partir de la suma de derecha a izquierda de las frecuencias observadas por taxón. La columna que corresponde al último estado dentro de un carácter es eliminada porque ésta representa el término de una serie ordenada. Posteriormente, se construye otra matriz *c* de taxones estudiados por subcaracteres, reemplazando las frecuencias acumuladas de la matriz *b* por las letras de la tabla de frecuencias de Wiens (1995). Después de que cada carácter multiestado polimórfico ha sido transformado en una matriz *c*, todas las matrices *c* se unen en una sola matriz, y se procede a calcular el peso de cada subcarácter. Para calcular los pesos se registra el número de subcaracteres informativos para cada grupo de subcaracteres por carácter, ya que algunos subcaracteres pueden ser autapomórficos y por ello no ser informativos; así también, se registra el número de pasos entre la letra o símbolo más bajo y el más alto de la tabla de frecuencias de Wiens (1995), siendo 24 el máximo número de pasos que puede existir entre el valor más bajo $-a-$ y el más alto $-y-$ al cual pueda estar asignado un subcarácter de algún taxón. Dado que el valor de peso máximo permitido en PAUP es de 32 767, es por ello que este valor es inicialmente asignado a cada subcarácter; y considerando que los grupos de subcaracteres no son independientes entre sí, se aplica un peso menor a cada subcarácter. El peso de cada subcarácter (32 767) debe ser dividido entre el número total de subcaracteres informativos usados para representar un solo carácter del cual son parte (valor

entre 1 y 24). Adicionalmente, como cada subcarácter es dividido en muchos estados ordenados, los subcaracteres podrían recibir un peso mayor que aquellos caracteres codificados tradicionalmente (Wiens, 1995), por lo que el peso de cada subcarácter debe dividirse entre el número de pasos de los valores mínimo y máximo de la tabla de frecuencias de Wiens (1995) respectivo. Debido a que los subcaracteres usados para representar un solo carácter no necesariamente tienen asignado el mismo peso, los autores del método se refieren a esto como pesaje diferencial de subcaracteres (unequal subcharacter wieghting, USW). De esta manera, se debe de tratar a cada grupo de subcaracteres como ordenados para tomar en cuenta los saltos entre cada estado de carácter (Thiele, 1993). Sin embargo, pueden también usarse frecuencias no acumuladas, las cuales son obtenidas solo pasando los valores de la matriz *a* directamente a la matriz *c*.

Cuadro 6. Tabla de frecuencias para su uso en el Generalized Frequency Coding (tomado de Smith y Gutberlet, 2001).

Carácter/ Frecuencia	Rango (%)
a	0-3
b	4-7
c	8-11
d	12-15
e	16-19
f	20-23
g	24-27
h	28-31
i	32-35
j	36-39
k	40-43
l	44-47
m	48-51
n	52-55
o	56-59
p	60-63
q	64-67
r	68-71
s	72-75
t	76-79
u	80-83
v	84-87
w	88-91
x	92-95
y	96-100

Recientemente, Chang y Smith (2001) han desarrollado el programa de cómputo *FastMorphology* 1.0., el cual está diseñado para construir matrices de subcaracteres en formato NEXUS con base en matrices de datos originales, donde cualquier tipo de carácter puede ser incorporado, incluyendo caracteres multiestado polimórficos, aunque los caracteres continuos (por ejemplo, medidas) deben ser normalizados antes de su aplicación en este programa. *FastMorphology* 1.0 usa el Generalized Frequency Coding (GFC; Smith y Gutberlet, 2001) para

transformar los estados de carácter en un código “parsimoniosamente amigable”. El resultado de esta codificación es que todos los caracteres tienen el mismo peso (diferente de 1), independientemente de cuántos estados de carácter posean. Los caracteres binarios regulares (0/1) que son monomórficos para cada ejemplar revisado son codificados tradicionalmente, mientras que los caracteres binarios polimórficos pueden ser tratados con el método propuesto por Wiens (1995). Los caracteres multiestado polimórficos son tratados usando la técnica de codificación GFC, dividiendo en subcaracteres y asignando códigos y pesos específicos a cada uno, dependiendo del número de subcaracteres informativos por carácter y tomando como base el peso mayor que puede aplicarse en PAUP (32767). Básicamente, lo que este programa realiza es un análisis de los datos tanto por taxón como por carácter, para codificar los caracteres como grupos de subcaracteres pesados -incluyendo la variación intraespecífica que exista en cada taxón- y con ello construir una matriz secundaria de especies por subcaracteres pesados, que obviamente será mayor en dimensiones que la matriz original. Dado que para cada taxón *FastMorphology* construye dos bloques de subcaracteres, uno que corresponde a los subcaracteres con frecuencias no acumuladas y el otro correspondiente a las frecuencias acumuladas (Freq y CumF, respectivamente; AllFreq y AllCumF en el caso de la subdivisión total de los subcaracteres), tiene que elegirse cuál de los dos tipos de datos debe ser incluido en el análisis filogenético (Smith y Gutberlet, 2001 aconsejan utilizar el bloque de frecuencias acumuladas cuando se trate de una matriz que incluya caracteres morfométricos). El mismo programa incluye en la matriz secundaria, además de los comandos comúnmente empleados en PAUP, otros comandos específicos que deben ser seleccionados directamente en PAUP cuando ya se haya ejecutado la matriz secundaria; como: “myordering”, el cual señala el tipo de subcaracteres que se emplearán en el análisis y que se corresponde con los bloques de frecuencias (*ordenados*: bloque de subcaracteres con frecuencias acumuladas, *no ordenados*: bloque de subcaracteres con frecuencias no acumuladas); USW (unequal subcharacter weighting) y ESW (equal subcharacter weighting), los cuales indican el tipo de peso que posee cada uno de los subcaracteres. USW asume que los estados raros dentro de los caracteres (los cuales presentan frecuencias bajas) poseen información filogenética importante, por lo cual los subcaracteres que les corresponden presentan pesos diferentes; ESW asigna pesos iguales a los subcaracteres derivados de un solo carácter, asumiendo que los estados raros y los estados que ocurren a frecuencias altas presentan la misma importancia.

Análisis molecular

Del material biológico obtenido en las colectas realizadas, aquel que fue fijado en alcohol absoluto se procesó como a continuación se describe. Para obtener el DNA genómico, inicialmente cada uno

de los ejemplares fue digerido por separado en una mezcla de proteinasa K (25 mg/ml), 500 μ l de buffer STE y 75 μ l de SDS al 10%, las muestras se incubaron durante 24 horas a 55° C; posteriormente, el DNA total fue extraído usando el método de extracción fenol-cloroformo (Hillis *et al.*, 1996) y el kit de extracción DNeasy Tissue Kit de QIAGEN (Anexo I). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) fue usada para amplificar parcialmente al gen ribosomal 28S y al gen mitocondrial citocromo-C oxidasa (COI) de cada una de las muestras. Para la amplificación y secuenciación parciales del gen ribosomal 28S (incluyendo la región variable D1) se usaron los iniciadores 28S-Y 5'CTA ACC AGG ATT CCC TCA GTA ACG GCG AGT 3' y el 28S-Z 5'AGA CTC CTT GGT CCG TGT TTC AAG AC3' (Palumbi, 1996). Para la amplificación de secuencias parciales del gen 1 de la COI se utilizaron los iniciadores JB3: 5'TTT TTT GGG GAT CCT GAG GTT TAT3' y JB4.5: 5'TAA AGA AAG AAC ATA ATG AAA ATG3' (Morgan y Blair, 1998). El volumen final de la reacción de amplificación fue de 25 μ l, utilizándose los siguientes reactivos para cada una de las muestras: 2.5 μ l de Buffer PCR, 2.5 μ l de dNTP's, 1.25 μ l de MgCl₂, 2.5 μ l de cada uno de los iniciadores a una concentración de 10 pmol, 0.125 μ l de Taq polimerasa (Amplificasa de Biogénica) y 2 μ l de templado. Las condiciones de la PCR para los segmentos ribosomales y mitocondriales iniciaron con una temperatura de desnaturalización de 94° C y 95° C por 5 min., seguida por 35 ciclos de 94° C y 95° C por 30 seg., una temperatura de alineación de 55° C y 47° C por 45 seg., y una temperatura de elongación de 72° C por 1.5 min., respectivamente; para completar la elongación de las muestras, éstas se mantuvieron a 72° C por 10 min. y finalmente se mantuvieron a 4° C. Los fragmentos fueron purificados por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1% seguido por el método de purificación recomendado por los fabricantes de QIAquick PCR Purification Kit (250) de QIAGEN (Anexo I). Para conocer la concentración del fragmento purificado en el volumen final, se corrieron en un gel de agarosa al 1% 2 μ l de cada muestra más 1 μ l de Blue juice y por separado, 2 μ l de Mass Ruler DNA Ladder. La reacción de secuenciación fue realizada usando el método recomendado para el Big Dye Terminator®, empleando por cada muestra y por cada iniciador utilizado 2 μ l de Edge BioSystems 2.5X Sequencing Diluent, 2 μ l de Dye Terminator Mix, 1 μ l del iniciador a la misma concentración empleada en la amplificación (10 pmol.) y 3 o 4 μ l del templado dependiendo de la concentración calculada para cada muestra (fragmento purificado), agregándose la cantidad restante de agua bidestilada estéril para un volumen final de 10 μ l. El ciclo de reacción que se usó fue de acuerdo al protocolo recomendado para el Edge BioSystems 5X Sequencing Diluent: un paso inicial de desnaturalización a 96° C por 3 min., seguido por 25 ciclos de 96° C por 10 seg., en el paso siguiente se empleó la misma temperatura de alineación que se utilizó en la amplificación del

segmento para cada uno de los marcadores por un lapso de 5 seg., seguida por un periodo de elongación de 4 minutos a 60° C y para completar la elongación las muestras se mantuvieron a 60° C por 4 minutos, manteniéndose finalmente a 4° C. Para la obtención de las secuencias se utilizó el método de secuenciación cíclica (Craxton, 1991) y se llevó al cabo en un secuenciador automático ABI Prism 310 (Perkin Elmer). La edición de las secuencias obtenidas para cada uno de los marcadores se realizó manualmente con el programa de cómputo BioEdit 7.0.1 (Hall, 1999); la alineación fue realizada tomando como referencia la secuencia de *G. cygnoides* (número de acceso en el GenBank AF151938) para el gen 28S y la secuencia de *Paragonimus westermani* (número de acceso en el GenBank AF540958) para la COI, esta última secuencia fue eliminada del análisis filogenético.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El análisis filogenético de los datos tanto morfológicos como moleculares puede dividirse en tres fases: análisis de caracteres, búsqueda de cladogramas y evaluación de clados y cladogramas. El análisis de caracteres incluye todas las operaciones que llevan a la formación de la matriz de datos y éstas incluyen el estudio de la variación entre individuos, la elección de caracteres, el reconocimiento de estados de carácter y su distribución en las unidades de estudio; en el caso de las secuencias, su lectura y alineación. Esta última se realizó utilizando programas de cómputo como Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) y BioEdit 7.0.1. (Hall, 1999). La segunda fase incluye todas las operaciones que llevan a la elaboración de cladogramas, mediante algoritmos como el de máxima parsimonia. La tercera fase incluye todas las operaciones que se realizan para evaluar la robustez de cladogramas en conjunto respecto a otros cladogramas o la robustez relativa de clados particulares dentro de un cladograma. Estas dos fases se llevaron al cabo con la ayuda de programas de cómputo como MacClade 3.04 y (Maddison y Maddison, 1992) y PAUP 4.0b4a (Swofford, 2002). Finalmente, una vez obtenida la hipótesis filogenética, fue posible analizar la evolución de características distintas en el grupo, así como de su asociación con sus huéspedes y su distribución geográfica, situando estas características en el marco histórico obtenido (Brooks y McLennan, 1991).

LITERATURA CITADA

- Archie, J. W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomy analysis. *Systematic Zoology*, 34: 326-345.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history, and evolution. Chapman y Hall, New York. 511 p.
- Baguna, J. and M. Riutort. 2004. Molecular phylogeny of the Platyhelminthes. (Biology of neglected groups: Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology*, 82: 168-193.
- Baer, J. G. 1930. Deux helminthes nouveaux, parasites de *Uraeotyphlus oxyurus* (Gray), Gymnophione de l'Inde méridionale. *Revue Suisse de Zoologie*, 37: 43-52.
- Bensley, R. R. 1897. Two forms of *Distomum cygnoides*. *Zentralblatt fur Bakteriologie Parasitenkunde und Infections Krankheiten*, 21: 326-331.
- Bhalerao, G. D. 1937. Studies on the helminths of India. Trematoda IV. *Journal of Helminthology*, 15: 97-124.
- Boucot, A. J. 1975. Evolution and extinction rate controls. New York, Elsevier. 428 p.
- Boucot, A. J. 1981. Principles of benthic marine paleoecology. New York: Academic Press. 463 p.
- Boucot, A. J. 1983. Does evolution take place in an ecological vacuum? II. *Journal of Paleontology*, 57: 1-30.
- Bourgat, R., C. Dossou et C. Gasc. 1976. Trematodes d'amphibiens du sud Benin. Description de *Gorgoderina benninensis* n. sp. *Annales du Université Nationale du Bénin, Togo*, 2: 63-68.
- Bravo, H. M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los "ajolotes" de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, 14: 141-159.
- Bravo, H. M. 1948. Descripción de dos especies de tremátodos parásitos de *Bufo marinus* L. Procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, 19: 153-161.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 660-680.
- Brooks, D. R. and C.A. MacDonald. 1986. A new species of *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Digenea: Gorgoderidae) in a neotropical catfish, with discussion of the generic relationships of the Gorgoderidae. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1326-1330.
- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. A research program in Comparative Biology. University of Chicago Press, Chicago Illinois. 434 p.

- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1993. *Parascript. Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press. 429 p.
- Caira, J. N. and S. D. Zahner. 2001. Two new species of *Acanthobothrium* Beneden, 1899 (Tetraphylidea: Onchobothriidae) from horn sharks in the Gulf of California, Mexico. *Systematic Parasitology*, 50: 219-229.
- Campbell, J. A. and D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 216: 1-121.
- Cañeda-Guzmán, I. C., A. de Chambrier and T. Scholz. 2001. *Thaumasioscolex didelphidis* n. gen., n. sp. (Eucestoda: Proteocephalidae) from the black-eared Possum *Didelphis marsupialis* from Mexico, the first proteocephalidean tapeworm from a mammal. *Journal of Parasitology*, 87: 639-646.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec and G. Salgado-Maldonado. 2000. *Spinitectus mexicanus* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from the intestine of the freshwater fish *Heterandria bimaculata* in Mexico. *Journal of Parasitology*, 86: 83-86.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec and G. Salgado-Maldonado. 2001. Two new species of Rhabdochonids (Nematoda: Rhabdochonidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. *Journal of Parasitology*, 87: 139-143.
- Caspeta-Mandujano, J. M., R. Aguilar-Aguilar and G. Salgado-Maldonado. 2002. *Rhabdochona guerreroensis* n. sp. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the intestine of the gobiid *Sicydium multipunctatum* from freshwaters in Mexico. *Journal of Parasitology*, 88: 746-749.
- Chambrier, A. de, M. Zehnder, C. Vaucher and J. Mariaux. 2004. The evolution of the Proteocephalidea (Platyhelminthes, Eucestoda) based on an enlarged molecular phylogeny, with comments on their uterine development. *Systematic Parasitology*, 57: 159-171.
- Chang, V., and E. N. Smith. 2001. *FastMorphologyGFC* Version 1.0.
<http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>
- Chin, T. H. 1963. Three new species of trematodes of the family Gorgoderidae from Kweiyang. *Acta Zoologica Sinica*, 15: 397-402.
- Choudhury, A. and G. Pérez-Ponce de León. 2001. *Spinitectus osorioi* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) From *Chirostoma* spp. (Osteichthyes: Atherinidae) in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. *Journal of Parasitology*, 87: 648-655.
- Cort, W. W. 1912. Northamerican frog bladder flukes. *Transactions of the American Microscopical Society*, 31: 151-166.

- Craxton, M. 1991. Linear amplification sequencing: A powerful method for sequencing DNA. *Methods*, 3: 20-24.
- Cribb, T. H. 1987. Studies on gorgoderid digeneans from Australian and Asian freshwater fishes. *Journal of Natural History*, 21: 1129-1153.
- Crusz, H. and A. Santiapillai. 1982. Parasites of the relict fauna of Ceylon. VIII. Helminths from *Ichthyophis* spp. (Amphibia: Gymnophiona). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 57: 317-327.
- Dawes, B. 1946. The trematoda with special reference to British and other European forms. Cambridge University Press. 644 p.
- Díaz-Castañeda, V., A. Carabez-Trejo and R. Lamothe-Argumedo. 1995. Ultrastructure of the pseudophyllidean cestode *Bothriocephalus acheilognathi*, parasites of freshwater fish of commercial importance. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, 66: 1-16.
- Ding, X. and X. Liao. 2004. The taxonomic status of *Dactylogyrus inversus* (Monogenea, Dactylogyridae) inferred from DNA sequences. *Acta Zootaxonomica Sinica*. 29: 628-632.
- Dioni, W. 1947. *Gorgoderina chilensis* n. sp., tremátodo de la vejiga urinaria del sapito vaquero *Rhinoderma darwini* D. B. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2: 1-11.
- Dobbin, J. E. 1957. Fauna Helminológica de batráquios de Pernambuco, Brasil. I. Trematoda. *Separata dos Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco*, 15: 29-61.
- Dollfus, R. P. 1958. *Miscellanea Helminthologica Maroccana XXVIII*. Sur deux espèces de Gorgoderidae (Trematoda Digenea) de la vessie de *Rana ridibunda* Pallas, au Maroc. *Archives de l'Institut Pasteur du Maroc*, 5: 551-562.
- Dwivedi, M. P. 1967. Three new species of *Gorgoderina* Looss, 1902. *Indian Journal of Helminthology*, 19: 132-140.
- Fernandes, J. C. 1958. Notas sobre algumas espécies do genero *Gorgoderina* Looss, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 56: 1-15.
- Fischthal, J. H. 1977. Some digenetic trematodes of anurans from Central and West Africa. *Revue de Zoologie Africaine*, 91: 117-130.
- Fischthal, J. H. and R. E. Kuntz. 1965. Digenetic trematodes of Amphibians and Reptiles from North Borneo (Malaysia). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 32: 124-136.
- Fink, W. L., and M. L. Zelditch. 1995. Phylogenetic analysis of ontogenetic shape transformations: a reassessment of the piranha genus *Pygocentrus*. *Systematic Biology*, 44: 343-360.

- Fotedar, D. N. 1969. Notes on some gorgoderid trematodes of fishes and amphibians in Kashmir and other parts of India, and notes on the classification of the family Gorgoderidae Looss, 1902. *Kashmir Science*, 6: 89-100.
- Frandsen, J. C. 1957. *Phyllodistomum bufonis* sp. nov. (Trematoda: Gorgoderidae) from the urinary bladder of the western toad, *Bufo boreas* Baird y Girard, 1852. *Transactions of the American Microscopical Society*, 76: 329-332.
- Ghoshroy, S. and J. N. Caira. 2001. Four new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from the whiptail stingray *Dasyatis brevis* in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Parasitology*, 87: 354-372.
- Goldman, N. 1988. Methods for discrete coding of variable morphological features for numerical analysis. *Cladistics*, 4: 59-71.
- González, D. 1997. El uso de secuencias génicas para estudios taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 60: 137-157.
- González-Solis, D. and F. Moravec. Two new nematode species, *Orientatractis campechensis* n. sp. and *Orientatractis chiapasensis* n. sp. (Nematoda: Atractidae) from cichlid fishes in Southern Mexico and Nicaragua. *Journal of Parasitology*, 90: 1443-1449.
- González-Solis, D., N. Argáez-García and S. Guillén-Hernández. 2002a. *Dychelyne (Dychelyne) bonacii* n. sp. (Nematoda: Cucullanidae) from the grey snapper *Lutjanus griseus* and the black grouper *Myoteropectera bonaci* off the coast of Yucatán, Mexico. *Systematic Parasitology*, 53: 109-113.
- González-Solis, D., F. Moravec and V. M. Vidal-Martínez. 2002b. *Procamallanus (Spirocamallanus) chetumalensis* n. sp. (Nematoda: Camalanidae) from the Mayan sea catfish, *Ariopsis assimilis*, off the Caribbean coast of Mexico. *Journal of Parasitology*, 88: 765-768.
- Gopar-Merino, L. F., D. Osorio-Sarabia and L. García-Prieto. 2005. A new species of *Hysterothylacium* (Nematoda: Anisakidae) parasite of *Ariopsis guatemalensis* (Osteichthyes: Ariidae) from Tres Palos Lagoon, Mexico. *Journal of Parasitology*, 91: 909-914.
- Grimstone, A. V. 1981. *El microscopio electrónico en biología*. Omega, Barcelona. 62 p.
- Gutberlet, R. L. Jr. 1998. The phylogenetic position of the Mexican black-tailed pitviper (Squamata: Viperidae: Crotalinae). *Herpetologica*, 54: 184-206.
- Jiménez-Ruiz, F. A., S. L. Gardner, F. A. Cervantes and G. Lorenzo. 2004. A new species of *Pelecitus* (Filarioidea: Onchocercidae) from the endangered Tehuantepec jackrabbit *Lepus flavigularis*. *Journal of Parasitology*, 90: 803-807.

- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium, Serie 41*: 95-98.
- Haukisalmi, V., L. M. Wickstrom, H. Henttonen, J. Hantula and A. Gubanyi. 2004. Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paranoplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus voles* (Arvicolinae). *Zoologica Scripta*, 33: 277-290.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana, Illinois. 263 p.
- Hillis, D. M., B. K. Mable and C. Moritz. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. En: *Molecular Systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pag. 321-383.
- Holl, F. J. 1928. New trematodes from the newt *Triturus viridescens*. *Journal of Helminthology*, 6: 175-182.
- Huysse, T. and F. A. M. Volckaert. 2002. Identification of a host-associated species complex using molecular and morphometric analyses, with the description of *Gyrodactylus rugiensoides* n. sp. (Gyrodactylidae, Monogenea). *International Journal for Parasitology*, 32: 907-919.
- Ingles, L. G. 1936. Worm parasites of Californian amphibia. *Transactions of the American Microscopical Society*, 55: 73-92.
- Ingles, L. G. and C. I. Langston. 1933. A new species of bladder fluke from californian frogs. *Transactions of the American Microscopical Society*, 52: 243-246.
- Jahan, A. 1973. Studies on digenetic trematodes of vertebrates. Part II. A trematode, *Gorgoderina guptai* n. sp. from the urinary bladder of a toad from Lucknow. *Japanese Journal of Parasitology*, 22: 259-261.
- Jensen, K. 2001. Four new genera and five new species of Lecanicephalideans (Cestoda: Lecanicephalidea) from Elasmobranchs in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Parasitology*, 87: 845-861.
- Johnston, S. L. 1912. On some trematode parasites of Australian frogs. *Proceedings of the Linnean Society*, 37: 285-362.
- Jourdane, J. and A. Theron. 1975. Le cycle biologique de *Gorgoderina rochalimai* Pereira et Cuocolo, 1940. Digène parasite de *Bufo marinus* en Guadeloupe. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 50: 439-445.
- Joyeux, C. et J. G. Baer. 1934. Note sur une nouvelle espece de trématode *Gorgoderina capsensis* n. sp. *Revue Suisse de Zoologie*, 41:197-201.
- Kane, R. A., V. R. Southgate, D. Rollinson, D. T. J. Littlewood, A. E. Lockyer, J. R. Pages, L. A. Tchuente and J. Jourdane. 2003. A phylogeny based on three mitochondrial genes supports

- the division of *Schistosoma intercalatum* into two separate species. *Parasitology*, 127: 131-137.
- Kaw, B. L. 1950. Studies in helminthology: helminth parasites of Kashmir. Part I. Trematoda. *Indian Journal of Helminthology*, 2: 67-126.
- Kim, K. H., K. H. Joo and H. J. Rim. 1995. Gorgoderid trematodes (Digenea: Gorgoderidae) from the urinary bladder of frogs in Korea. *Korean Journal of Parasitology*, 33: 75-83.
- Koga, M., H. Akahane, K. Ogata, R. Lamothe-Argumedo, D. Osorio-Sarabia, L. García-Prieto and J. M. Martínez-Cruz. 1999. Adult *Gnathostoma* cf. *binucleatum* obtained from dogs experimentally infected with larvae as an etiological agent in Mexican gnathostomiasis: external morphology. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 66: 41-46.
- Lamothe, A. R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT Editor. 43 p.
- Lee, S. U., S. Huh and W. M. Sohn. 2004. Molecular phylogenetic location of the *Plagiorchis muris* (Digenea, Plagiorchiidae) based on sequences of partial 28S D1 rDNA and mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I. *Korean Journal of Parasitology*, 42: 71-75.
- Lees, E. and J. B. Mitchell. 1966. *Gorgoderina alobata* sp. nov. (Trematoda: Gorgoderidae) from the toad *Bombina variegata*. *Parasitology*, 56: 123-126.
- León-Règagnon, V. and L. E. Paredes-Calderón. 2002. *Haematoloechus danbrooksi* n. sp. (Digenea: Plagiorchioidea), from *Rana vaillanti* of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*, 88: 1215-1221.
- León-Règagnon, V. and D. R. Brooks. 2003. Molecular phylogeny of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiidae), with emphasis on North American species. *Journal of Parasitology*, 89: 1206-1211.
- Lewis, F. J. 1935. The trematode genus *Phyllodistomum* Braun. *Transactions of the American Microscopical Society*, 54: 103-117.
- Looss, A. 1899. Weitere Beiträge zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. pag. 521-784. En: Spengel, J. W. 1899. *Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*. 784 p.
- Looss, A. 1902. Die distomen unterfamilie der Haploporinae. *Archives di Parasitologie*, 6: 129-143.
- Looss, A. 1905. Ueber neue und bekannte Trematoden aus Seehildtröten. *Zoologische Jahrbücher Abtheilung für Systematik*, 16: 411-894.

- Lutz, A. 1926. Trématodes et oligochètes observés dans les ganax excréteurs du rein des batraciens de l'Amérique Méridionale. Comptes Rendus des Sciences de la Société de Biologie et des ses Filiales, 95: 1503-1508.
- Lutz, A. 1928. Estudios sobre trematodes observados en Venezuela. Estudios de Zoología y Parasitología Venezolanas. 129 p.
- Lynch, J. E. 1936. *Phyllodistomum singulare* n. sp., a trematode from the urinary bladder of *Dicamptodon ensatus* (Eschscholtz), with notes on related species. Journal of Parasitology, 22: 42-47.
- MacCallum, G. A. 1913. Notes on four trematodes parasites of marine fishes. Zentralblatt fuer Bakteriologie Abt 1, 70: 407-416.
- Macnish, M. G., U. M. Morgan-Ryan, P. T. Monis, J. M. Behnke and R. C. A. Thompson. 2002. A molecular phylogeny of nuclear and mitochondrial sequences in *Hymenolepis nana* (Cestoda) supports the existence of a cryptic species. Parasitology, 125: 567-575.
- Maddison, W. P. and D. R. Maddison. 2000. MacClade, Version 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachussets. 492 p.
- Mañé-Garzón, F. y L. E González. 1978a. Dos especies del género *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) de la vejiga urinaria de *Leptodactyllus ocellatus* (L.) del Uruguay. Revista de Biología del Uruguay, 6: 45-50.
- Mañé-Garzón, F. y L. E González. 1978b. *Gorgoderina darwini* n. sp. digenea parásito de la vejiga urinaria del sapito de Darwin *Melanophryniscus stelzneri* (Weyenbergh). Revista de Biología del Uruguay, 6: 39-43.
- Mariaux, J. 1998. A molecular phylogeny of the Eucestoda. Journal of Parasitology, 84: 114-124.
- Mata-López, R. and V. León-Règagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from México. Systematic Parasitology (en prensa).
- Mata-López, R., V. León-Règagnon and D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. Journal of Parasitology, 91: 403-410.
- Mejía-Madrid, H. H. and G. Pérez-Ponce de León. 2003. *Rhabdochona ahuehuellensis* n. sp. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the Balsas goodeid, *Ilyodon whitei* (Osteichthyes: Goodeidae), in Mexico. Journal of Parasitology, 89: 356-362.
- Metcalf, M. M. 1923. The origin and distribution of the Anura. American Naturalist, 57: 385-411.
- Meskal, F. H. 1970. Trematodes of anurans from Ethiopia. Arbok for Universitetet i Bergen. Matematisk- Naturvitenskapelig Serie I. 73 pp.

- Mickevich, M. F. and M. S. Johnson. 1976. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. *Systematic Zoology*, 25: 260-270.
- Mitchell, J. B. 1973. *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda: Gorgoderidae) in its definitive host, *Rana temporaria*. *International Journal for Parasitology*, 3: 539-544.
- Møllaret, I., B. G. M. Jaimeson and J. L. Justine. 2000. Phylogeny of the Monopisthocotylea and Polyopisthocotylea (Platyhelminthes) inferred from 28s rDNA sequences. *International Journal for Parasitology*, 30: 171-185.
- Moravec, F. and P. Nie. 2002. Observations on two species of phyllodistomes (Trematoda: Gorgoderidae) from fishes of the Hubei Province, central China, with an erection of *Neophyllodistomum* gen. n. *Helminthologia Bratislava*, 39: 221-225.
- Morgan, J. A. T. and D. Blair. 1998. Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species (Trematoda). *Parasitology*, 116: 289-297.
- Nadler, S. A. 1995. Advantages and disadvantages of molecular phylogenetics: A case study of ascaridoid nematodes. *Journal of Nematology*, 27: 423-432.
- Nagaty, H. F. 1930. A new anaporrhutine trematode genus and species *Nagmia yorkei*, with a review of the classification of the subfamily. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 24: 97-108.
- Nussbaum, R. A. and O. Gans. 1980. On the *Ichthyophis* (Amphibia: Gymnophiona) of Sri Lanka. *Spolia Zsylvanica* (Colombo Museum Centenary Commemorative Volume), 35: 137-154.
- Nybelin, O. 1926. Zür helminthenfauna der süßwasserfische schwedens. 1. Phyllodistomen. Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitter Hets-Samhälles Handlingar Sjätte Följden Series B, 31: 1-29.
- Olsen, O. W. 1937. A new species of bladder fluke, *Gorgoderina tanneri* (Gorgoderidae: Trematoda), from *Rana pretiosa*. *Scientific Journal Series of the Minnesota Experiment Station*, 23: 499-503.
- Olson, P. D. and J. N. Cairns. 2001. Two new species of *Litobothrium* Dailey, 1969 (Cestoda: Litobothriidea) from thresher sharks in the Gulf of California, Mexico, with descriptions of two species of the genus. *Systematic Parasitology*, 48: 159-177.
- Osborn, H. L. 1903. On *Phyllodistomum americanum* n. sp.: a new bladder distome from *Amblystoma punctatum*. *Biological Bulletin*, 4: 252-258.
- Ozaki, Y. 1926. On the new genera of frog trematodes, *Cryptotrema* and *Microlecithus*, and a new species of *Pleurogenes*. *Journal of the Faculty of Science Imperial University of Tokio*, 1: 33-44.

- Ozaki, Y. 1935. Trematode parasites of Indian porpoise, *Neophocaena phocaenoides* Gray. Journal of Sciences of the Hiroshima University Serie B, 3: 115-138.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II. The polymerase chain reaction. En: Hillis, D., C. Moritz y B. K. Mable (Eds). Molecular Systematics. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, pp. 205-247.
- Pandē, B. P. 1937. On some digenetic trematodes from *Rana cyanophlyctis* of Kumaon Hills. Proceedings of the Indian Academy of Science, 6: 109-120.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. En: Problems of phylogenetic reconstruction, Joysey, K. A. y A. E. Friday (eds). Academic Press. 442 p.
- Pereira, C. e R. Cuocolo. 1940. Trematoides vesicais de anfibios do nordeste brasileiro. Arquivos do Instituto de Biologia, 2: 413-420.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1902. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. En: Skrjabin K. I. (Ed) Trematodes of animals and man, 8: 251-618.
- Pimentel, R. A. and R. Riggins. 1987. The nature of cladistic data. Cladistics, 3: 201-209.
- Prudhoe, S. y R. Bray. 1982. Plathelminth parasites of the Amphibia. British Museum (Natural History) Oxford, University Press. New York. 135 p.
- Puga, R. S. 1979. *Gorgoderina valdiviensis* sp. nov., un nuevo trematodo digenico (Gorgoderidae) parasito de la rana chilena (*Caudiverbera caudiverbera*). Studies on Neotropical Fauna y Environment, 14: 227-232.
- Puga, S. 1982. Two platyhelminths from *Caudiverbera caudiverbera* (Anura; Leptodactylidae) in southern Chile. Herpetological Review, 13: 13-14.
- Rankin, J. S. 1937. New helminths from North Carolina salamanders. Journal of Parasitology, 23: 29-42.
- Rankin, J. S. 1939. The life cycle of the frog bladder fluke, *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (Trematoda: Gorgoderidae). American Midland Natural History, 21: 476-488.
- Razo-Mendivil, U. J. and V. León-Régagnon. 2001. *Glyphelmins poncedeleoni* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) of amphibians from the Neotropical Region of Mexico. Journal of Parasitology, 87: 686-691.
- Richard, J., A. G. Chabaud and E. R. Brygoo. 1968. Notes sur la morphologie et la biologie des trematodes digenes parasites des grenouilles du jardin de l'Institut Pasteur a Tananarive. Archives de l'Institut Pasteur, Madagascar, 37: 31-52.
- Rosas-Valdez, R., A. Choudhury and G. Perez-Ponce de Leon. 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from North American ictalurid

- fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology*, 90: 1123-1127.
- Ross, H. H. 1972. The origin of species diversity in ecological communities. *Taxon*, 21: 253-259.
- Sánchez-Álvarez, A., L. García-Prieto and G. Pérez-Ponce de León. 1998. A new species of *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Nematoda: Rhabdochonidae) from endemic goodeids (Cyprinodontiformes) from two Mexican lakes. *Journal of Parasitology*, 84: 840-845.
- Scholz, T., A. de Chambrier and G. Salgado-Maldonado. 2001. *Monticellia ophisterni* n. sp. (Cestoda: Monticelliidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Synbranchiformes) from Mexico. *Journal of Parasitology*, 87: 1328-1333.
- Smith, E. N. and R. L. Gutberlet. 2001. Generalized Frequency Coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 50: 156-169.
- Snyder, S. D. 2004. Phylogeny and paraphyly among tetrapod blood flukes (Digenea: Schistosomatidae and Spirorchiidae). *International Journal for Parasitology*, 34: 1385-1392.
- Sokoloff, D. y E. Caballero y C. 1933. Primera contribución al conocimiento de los parásitos de *Rana montezumae*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, 4: 15-21.
- Stafford, J. 1902. The american representatives of *Distomum cygnoides*. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik*, 13: 411-424.
- Stafford, J. 1905. Trematodes from Canadian Vertebrates. *Zoologischer Anzeiger*, 28: 681-694.
- Steelman, G. M. 1938. A description of *Gorgoderina schistorchis* n. sp. *Transactions of the American Microscopical Society*, 57: 383-386.
- Sthröm, Z. K. 1940. On the fauna of trematode worms from wild animal of Kirghizia. *Parazitologicheskii Sbornik Zoologische fuer Institute Nauk SSSR*, 8: 176-188.
- Ssinitzin, D. T. 1905. Beiträge zur Naturgeschichte der Trematoden. Die Fisch- und Froschdistomen der Warschauer Umgebung. 210 p.
- Strait, D. S., M. A. Moniz and P. T. Strait. 1996. Finite mixture coding: A new approach to coding continuous characters. *Systematic Biology*, 45: 67-78.
- Swiderski, D. L., M. L. Zelditch, and W. L. Fink. 1998. Why morphometrics is not special: coding quantitative data for phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 47: 508-519.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9: 295-304.

- Thompson, J. D., D. G. Higgins and T. J. Gibson. 1994. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673-4680.
- Thorpe, R. S. 1984. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. *Evolution*, 38: 244-355.
- Tiekotter, K. L. and J. R. Coggins. 1982. Redescription of *Phyllodistomum americanum* Osborn, 1903 with a discussion of the taxonomic status of *Phyllodistomum coatneyi* Meserve, 1943 and *Phyllodistomum bufonis* Frandsen, 1957 (Trematoda: Gorgoderidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 89: 189-195.
- Tkach, V., J. Pawlowski and J. Mariaux. 2000. Phylogenetic analysis of the suborder Plagiorchiata (Platyhelminthes, Digenea) based on partial 1srDNA sequences. *International Journal for Parasitology*, 30: 83-93.
- Travassos, L. 1922. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira XVII. Gorgoderidae brasileiras. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 15: 220-234.
- Travassos, L. 1923. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. Especies brasileiras da Familia Gorgoderidae Looss, 1902. *Brazil Médico*, 1: 17-20.
- Travassos, L. 1924. Contribuições para o conhecimento dos helmintos dos batracios do Brasil. *Sciencia Medica*, 12: 746-747.
- Travassos, L. 1928. Contribuições para o conhecimento das espécies brasileiras do genero *Gorgoderina*. *Boletim do Museum National do Rio de Janeiro*, 4: 69-71.
- Tyler, G. A. 2001. Diphyllidean cestodes of the Gulf of California, Mexico with descriptions of two new species of *Echinobothrium* (Cestoda: Diphyllidea). *Journal of Parasitology*, 87: 173-184.
- Uchida, A. and H. Itagaki. 1974. Studies on the amphibian helminths in Japan. I. A new trematode, *Gorgoderina tanigawaensis* n. sp., from the toad, *Bufo japonicus* (Schlegel, 1838). *Japanese Journal of Parasitology*, 23: 232-235.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, 44: 482-500.
- Wiens, J. J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology*, 47: 411-428.
- Wiens, J. J. and M. R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology*, 46: 332-345.

- Wiens, J. J. and M. R. Servedio. 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: performance of parsimony, distance, and likelihood methods. *Systematic Biology*, 47: 228-253.
- Wongsawad, C., O. Sey, A. Rojanapaibul, P. Wongsawad, T. Marayong, J. Rojtinnakorn, S. Suwattanacupt and A. Pachawan. 1999. Description of *Gorgoderina gracilis* sp. n. (Trematoda, Gorgoderidae) from *Ichthyophis supachaii* Taylor, 1960 (Amphibia, Ichthyophiidae) of Thailand. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 45: 293-297.
- Yamaguti, S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. I. Trematodes of fishes. *Japanese Journal of Parasitology*, 5: 249-251.
- Yamaguti, S. 1958. *Systema Helmintum*. Vol. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. Interscience. New York. 1575 p.
- Yamaguti, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Keigaku Publishing. Co. Tokyo. 1074 p.
- Zelditch, M. L., F. L. Bookstein, and B. L. Lundrigan. 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, 46: 1164-1180.
- Zelditch, M. L., F. L. Bookstein, and B. L. Lundrigan. 1993. The ontogenetic complexity of developmental constrains. *Journal of Evolutionary Biology*, 62: 121-141.
- Zelditch, M. L. and W. L. Fink. 1995. Allometry and developmental integration of body growth in a piranha *Pygocentrus nattereri* (Teleosti: Ostariophysi). *Journal of Morphology*, 223: 341-355.
- Zelditch, M. L., W. L. Fink and D. L. Swiderski. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology*, 44: 179-189.

CAPÍTULO I

ANEXO I-I

Extracción del DNA genómico con formol/cloroformo

Nota: Por cada ejemplar digerido, preparar 3 tubos eppendorf limpios de 1.5 mL rotulados con la clave de la muestra.

1. Agregar 600 μ l de fenol (refrigerado a 4° C) a cada tubo que contiene el tejido digerido de cada ejemplar. Mezclar suavemente e incubar durante 5 min. a temperatura ambiente. Mezclar cada vez que las fases se separen.
2. Centrifugar a 13,000 rpm por 5 min.
3. Con una micropipeta remover cuidadosamente la fase acuosa y transferirla a un tubo eppendorf limpio rotulado con la clave de la muestra, teniendo cuidado de no alterar la interfase.
4. Repetir los pasos 1-3.
5. Agregar 600 μ l de CI y mezclar suavemente. Incubar a temperatura ambiente durante 2 min. Mezclar cada vez que las fases se separen.
6. Centrifugar a 13,000 rpm por 3 min.
7. Remover la fase acuosa y transferir a un tubo limpio rotulado cuidando de no alterar la interfase.
8. Agregar 1/10 del volumen de la muestra (aproximadamente 45 μ l) de 2 M NaCl y 2.5 volúmenes de etanol al 96% frío (refrigerado a -20° C).
9. Precipitar el DNA a -20° C durante 24 hrs.
10. Centrifugar el precipitado a 13,000 rpm durante 10 min.
11. Desechar el sobrenadante y lavar el botón de DNA dos veces con etanol al 70%.
12. Secar en una centrifuga con vacío.
13. Resuspender el DNA en 50 μ l de agua bidestilada estéril. Conservarlo a -20° C.

Purificación de productos de PCR con el kit QUIAQUICK gel extraction (QUIAGEN)

1. Cortar el fragmento deseado de DNA del gel de agarosa con una navaja limpia. Colocar el fragmento en un tubo eppendorf limpio rotulado con la clave de la muestra.
2. Pesar el fragmento de gel en un tubo eppendorf. Multiplicar el peso del gel por 3,000. Adicionar la cantidad resultante de Buffer QG al tubo eppendorf con el fragmento de gel.
3. Incubar a 50° C por 10 minutos (mezclar con vortex cada 2 ó 3 min.).
4. Una vez disuelto el gel, confirmar que el color de la mezcla sea amarillo. Si el color vira a anaranjado o morado adicionar 10 μ l de 3 M Acetato de Sodio.
5. Multiplicar el peso del gel por 1,000. Adicionar al tubo con la muestra la cantidad resultante de isopropanol. Mezclar con vortex.

6. Colocar una columna de purificación en un tubo colector (previamente rotulada con la clave de la muestra).
7. Colocar la muestra en la columna (con ayuda de una micropipeta) y centrifugar 1 min. a 13,000 rpm. Desechar el líquido del tubo colector.
8. Adicionar 500 µl de Buffer QG. Centrifugar 1 min. y desechar el líquido del tubo colector.
9. Adicionar 750 µl de buffer PE en el centro de la columna. Esperar 5 min. y después centrifugar 1 min. Desechar el líquido del tubo colector y centrifugar nuevamente 1 min.
10. Transferir la columna a un tubo eppendorf limpio rotulado.
11. Para resuspender el DNA, adicionar 50 µl de agua bidestilada estéril en el centro de la membrana y centrifugar un minuto a 13,000 rpm. Alternativamente, para incrementar la concentración de DNA, adicionar 30 µl de agua bidestilada estéril, esperar un minuto y posteriormente, centrifugar un minuto.
12. Para concentrar la muestra, someterla por 15 min. a una centrífuga con vacío. Conservar a -20° C.

Purificación de productos de PCR con el QUIAQUICK PCR Purification Kit (QUIGEN)

1. Adicionar 5 volúmenes de buffer PB por cada volumen del producto de PCR. Aproximadamente 125 µl de buffer PB ya que el volumen final de PCR por muestra son 25 µl. Mezclar con vortex.
2. Colocar una columna QIAquick previamente rotulada con la clave de la muestra dentro de un tubo colector de 2 ml.
3. Colocar la mezcla de buffer y muestra de PCR en el centro de la columna con ayuda de una micropipeta.
4. Centrifugar a 13,000 rpm por 1 min.
5. Desechar el líquido del tubo colector.
6. Colocar de nuevo la columna sobre el tubo colector.
7. Adicionar 750 µl de buffer PE en el centro de la columna.
8. Centrifugar a 13,000 rpm por 1 min.
9. Desechar el líquido del tubo colector.
10. Colocar de nuevo la columna sobre el tubo colector
11. Centrifugar un minuto más a 13,000 rpm para eliminar el exceso de buffer PE.
12. Colocar la columna sobre un tubo eppendorf limpio rotulado de 1.5 ml.
13. Adicionar 50 µl de agua bidestilada estéril.
14. Centrifugar a 13,000 rpm durante 1 min.
15. Mantener los productos de PCR purificados a -20° C.

CAPÍTULO II

Resumen

Este capítulo incluye las descripciones de tres especies nuevas de *Gorgoderina*; las dos primeras se encuentran ya publicadas en revistas especializadas, por lo que se presentan sobretiros. La tercera descripción ha sido enviada recientemente, por lo que se presenta la versión final del manuscrito con el formato requerido. Debido a que los tres trabajos se escribieron en el idioma inglés, a continuación se presentan los títulos y los resúmenes en español:

Rosario Mata-López, Virginia León-Règagnon y Daniel R. Brooks. 2005. Especies de *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) en *Rana vaillanti* y *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) de Guanacaste, Costa Rica, incluyendo la descripción de una especie nueva [Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species]. *Journal of Parasitology*, 91: 403-410.

RESUMEN: Se registran *Gorgoderina parvicava*, *G. diaster*, y *G. megacetabularis* n. sp. son registradas habitando la vejiga urinaria de *Rana vaillanti* y *R. cf. forreri* del noroeste de Costa Rica. *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. difiere de todas las demás especies del género por la combinación de los siguientes caracteres: longitud del cuerpo 2.78–3.17 (promedio 2.92 mm), relación entre las ventosas (1:3.1–3.7), y por la presencia de 2 glándulas vitelógenas no lobuladas, compactas y ovales. La redescrición de *G. diaster* incluye detalles no descritos previamente sobre el aparato reproductor, así como datos morfométricos. Este es el primer registro de las tres especies de *Gorgoderina* en Costa Rica y es el primer registro de *G. diaster* en *R. vaillanti* y *R. cf. forreri*.

Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) en anuros (Amphibia) de México [*Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from Mexico]. *Systematic Parasitology* (en prensa).

RESUMEN: *Gorgoderina festoni* n. sp. se describe como parásita de la vejiga urinaria de *Gastrophryne usta*, *Leptodactylus labialis*, *L. melanonotus* y *Bufo marinus* de localidades con baja altitud en los estados de Veracruz, Oaxaca, Guerrero y Colima, México. Esta especie difiere de la mayoría de las demás especies del género por una combinación de los siguientes caracteres: glándulas vitelógenas lobuladas, longitud del cuerpo 3.45–4.26 (promedio 3.75) mm y relación entre ambas ventosas 1:1.3–1.52 (promedio 1:1.44). La nueva especie comparte estas tres características con *G. bilobata* Rankin, 1937, *G. schistorchis* Steelman, 1938, *G. tenua* Rankin,

1937, *G. vitelliloba* (Olsson, 1876) y *G. cryptorchis* Travassos, 1924, pero difiere de las primeras cuatro porque poseen gónadas con bordes lisos. *Gorgoderina festoni* es muy semejante a *G. cryptorchis*, pero difiere de esta especie en el ancho del cuerpo al nivel de la ventosa ventral y en la ausencia de glándulas esofágicas. La autapomorfia que distingue a *G. festoni* de los otros miembros del género es la presencia de una extensión del tegumento (festón) en el borde externo de la ventosa ventral.

Rosario Mata-López. Una especie nueva de gorgoderido de la vejiga urinaria de *Rana zweifeli* de Michoacán, México [A new gorgoderid species from urinary bladder of *Rana zweifeli* from Michoacán, Mexico]. Revista Mexicana de Biodiversidad (en revision).

RESUMEN: *Gorgoderina tarascae* n. sp. se describe como parásita de la vejiga urinaria de *Rana zweifeli*, de Cutzaróndiro, Michoacán, México (19° 10' 59" N, 101° 30' 31" W). *Gorgoderina tarascae* posee 2 glándulas vitelógenas foliculares, característica que comparte con *G. carioca*, *G. diaster*, *G. multilobata*, *G. pigulevskyi*, *G. rochalimai*, y *G. skrjabini*. Una comparación de *G. tarascae* con las demás especies de *Gorgoderina* indica que comparte muchos rasgos con *G. multilobata* y *G. bilobata* como lo son el tamaño y la forma del cuerpo, el ancho del cuerpo y la ventosa ventral son similares, la cercanía entre la ventosa oral y la ventosa ventral, la presencia de glándulas esofágicas y la forma de los órganos reproductivos, siendo más similar a *G. bilobata*; sin embargo, la combinación de varios rasgos morfológicos presentes en otras especies de *Gorgoderina* observados juntos en *Gorgoderina tarascae* n. sp. la hacen diferente.

SPECIES OF *GORGODERINA* (DIGENEA: GORGODERIDAE) IN *RANA VAILLANTI* AND *RANA* CF. *FORRERI* (ANURA: RANIDAE) FROM GUANACASTE, COSTA RICA, INCLUDING A DESCRIPTION OF A NEW SPECIES

Rosario Mata-López, Virginia León-Régagnon*, and Daniel R. Brooks†

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, Apdo Postal 70-153, C.P. 04510, México, D. F. México. e-mail: vleon@ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: *Gorgoderina parvicava*, *G. diaster*, and *G. megacetabularis* n. sp. are reported inhabiting the urinary bladders of *Rana vaillanti* and *R. cf. forreri* from northwestern Costa Rica. *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. differs from all other species of the genus by the combination of the following characters: small body size (2.78–3.17, mean 2.92 mm), sucker ratio (1.3:1–3.7), and by the presence of 2 compact, oval, unlobed vitelline masses. Redescription of *G. diaster* including previously undescribed details on the reproductive apparatus and morphometric data is provided. This is the first record of the 3 species of *Gorgoderina* in Costa Rica and is the first record of *G. diaster* in *R. vaillanti* and *R. cf. forreri*.

The digenean *Gorgoderina* comprises 51 described species, all of which are parasites in the urinary bladder of anurans and caudates (Amphibia) throughout the world. Approximately half of them are distributed in North and South America. As part of an inventory of eukaryotic parasites of vertebrates in the Área de Conservación de Guanacaste (ACG) in Costa Rica, specimens of 3 species of *Gorgoderina* were collected including an undescribed species, inhabiting *Rana vaillanti* or *R. cf. forreri* (or both).

Rana vaillanti Brocchi, 1877 is distributed in low and moderate elevations from southern México (Veracruz, Oaxaca, and Chiapas states) (Meyer and Wilson, 1971) through the Pacific slope down to Colombia and Ecuador (Hillis and de Sá, 1988). Few helminthological studies of this amphibian species have been conducted, most of them in México (Razo-Mendivil et al., 1999; Guillén-Hernández et al., 2000; Pérez-Ponce de León et al., 2000; Goldberg et al., 2002; Paredes-Calderón et al., 2004) and 2 records in Costa Rica (Zelmer and Brooks, 2000; León-Régagnon et al., 2001; Rodríguez-Ortiz et al., 2003). These studies have reported 25 helminth species parasitizing *R. vaillanti*.

Rana forreri Boulenger, 1883 was previously considered to occur along the Pacific coastal plain and adjacent lowlands of México and Central America (Flores-Villela et al., 1995), although molecular evidence indicates (Hillis et al., 1983; Zaldivar-Riverón et al., 2004) it is a composite taxon. Specimens in Costa Rica previously considered to be *R. forreri* presumably constitute an undescribed species of this group of frogs. Only 4 parasitological studies of this amphibian species complex have been conducted; 3 in México (Pérez-Ponce de León et al., 2000; Goldberg and Bursey, 2002; Cabrera-Guzmán et al., 2004) and 1 in Costa Rica (Desser, 2001; Rodríguez-Ortiz et al., 2003). These studies have reported 23 parasite taxa. Most of them dealt with nematodes having direct life cycles that reflect the more terrestrial character of this amphibian species complex.

MATERIALS AND METHODS

Between 1998 and 1999, specimens of *R. vaillanti* and *R. cf. forreri* were collected in various parts of the ACG, Costa Rica. Hosts were

examined for helminth parasites. Specimens of *Gorgoderina* spp. were removed from the urinary bladder and placed in saline solution (0.6%), fixed in hot 4% formaldehyde, and preserved in 70% ethanol. Some specimens were stained in Mayer's paracarmine or Gomori's trichrome, dehydrated, cleared in methyl salicylate, and whole mounted in Canada balsam. Figures were drawn with the aid of a drawing tube. Measurements are presented as range with mean in parentheses and expressed in micrometers (μm). Specimens for scanning electron microscopy were dehydrated with a graded series of ethanol and critical-point dried with CO_2 , then covered with gold-palladium mixture. They were examined using a Hitachi S2460N electron microscope. The following abbreviations are used: CHCR, Colección Helmintológica de Costa Rica; CNHE, Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; CHIOC, Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brazil; HWML, Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, Lincoln, Nebraska, NHM, Natural History Museum, London, U.K., NBM, New Brunswick Museum, New Brunswick, Canada; USNPC, United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland(). The following specimens were examined for comparison: *G. alabaia* NHM, 1965.6.25.1–2; *G. attenuata* CNHE, 1178–1180, 1182, 1446, 1544–1548, 2416, 3401–3405, 3412, 3413, 3793; HWML, 740, 17079, 20121–20126, 20888, 20955, 21344, 21949, 24898, 31259, 33206; USNPC, 051644.00, 075452.00, 081464.00; NBM, 3542 and 10 not cataloged slides; *G. diaster* CHIOC, 17426, 25255, 25256; HWML, 20250; NHM, 1980.11.12.7–8 and 1 slide from the reference collection of D. R. Brooks; *G. intermedia* USNPC, 067996.00; *G. parvicava* CNHE, 1177, 2415; CHIOC, 19076, 21076, 21509–21511, 21871–21877, 25261, 25262, 25264, 25269, 25271–25279, 25284, 25288, 25290, 29043, 34171; NHM, 1988.9.15.9; *G. tenua* USNPC, 008976.00; *G. vitelliloba* NHM, 1933.7.19.22, 1937.6.8.151, 1946.5.8.182, 1975. 8.16.113–114, 1976.4.9.18–22, 1983.6.9.3, 1984.10.9.16; HWML, 34301. Prevalence and intensity are used following Margolis et al. (1982).

DESCRIPTION

Gorgoderina megacetabularis n. sp. (Figs. 1–4)

Description (based on 46 specimens): Measurements based on 13 mature specimens. Body spindle shaped, blunt anterior end, pointed posterior end; body length (BL) 2,780–3,170 (2,920) (n = 7). Forebody 340–680 (520) long (12.2–21.4% [17.8%] of BL) (n = 7), 160–220 (190) (n = 7) wide at level of cecal bifurcation. Hindbody 1,110–1,770 (1,580) long (39.9–55.8% [51.1%] of BL) (n = 7), 240–290 (270) (n = 7) wide at level of anterior testis (Fig. 1). Tegumental surface aspinose, with numerous regular ridges surrounding body, covered with knoblike protuberances. Numerous large papillae present on tegument, concentrating on oral sucker and on the region between both suckers (Figs. 2, 3A, B).

Received 13 January 2004; revised 7 April 2004; 24 June 2004; accepted 9 July 2004.

* To whom correspondence should be addressed.

† Department of Zoology, University of Toronto, Canada, 25 Harbord Street, Toronto, Ontario, Canada M5S 3G5.

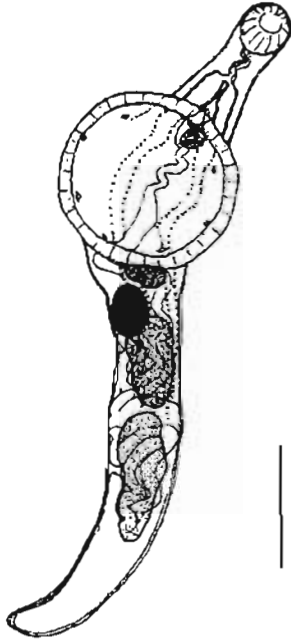


FIGURE 1. *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. ventral view. Bar = 50 μ m.

Oral sucker subterminal, spherical (Fig. 2), 180–250 (210) long, 170–220 (200) wide ($n = 9$); 5 pairs of papillae surrounding oral opening (Fig. 2a–e). Four additional pairs of papillae flanking the stylet pit on apical region of body (Fig. 3C); 1 pair of papillae on dorsal border of oral opening (Figs. 2f, 3A), and 1 pair on lateral borders of oral aperture (Fig. 2g); 2 extra pairs are located on the oral cavity (Fig. 2h, i). Small papillae on the oral sucker surface, arrangement varying among examined specimens (Fig. 3A). Pharynx absent. Esophagus curved, thick walled, 140–230 (190) long (5–7.25% [6.5%] of BL) ($n = 10$). Intestinal bifurcation 250–360 (330) (8.99–11.35% [11.3%] of BL) ($n = 10$) from anterior end of body. Ceca simple, initial portion wider and lobed; ceca ending at 170–400 (260) (6.1–12.6% [8.9%] of BL) ($n = 8$) from posterior extremity (Fig. 1).

Ventral sucker in anterior third of body; 380–740 (560) long, 510–730 (600) wide ($n = 6$). Eight papillae on internal surface of acetabulum (Fig. 1); 2 pairs lateral to longitudinal axis, covered with flattened scales (Fig. 3D); 1 pair of simple papillae located on middle line of longitudinal axis of sucker and 1 additional pair on transversal axis (Fig. 3E). Sucker ratio 1:3.1–3.7 (3.43).

Testes 2, elongate, borders irregular, sometimes bilobed, in tandem, intercecal, postequatorial, at 84–570 (215) (3–18% [7.36%] of BL) ($n = 10$) from posterior margin of ventral sucker. Anterior testis smaller than posterior testis, sometimes partially overlapping one another. Anterior end of anterior testis overlapping posterior end of ovary; 200–430 (340) long, 90–250 (170) wide, 150–220 (180) deep ($n = 12$). Posterior testis 330–730 (530) long, 140–270 (180) wide, 130–220 (170) deep ($n = 11$). Vas deferens runs anteriorly. Seminal vesicle oval or spherical, dorsal to the anterior edge of acetabulum; 57–210 (130) long, 70–140 (110) wide, 90–210 (140) deep ($n = 10$). Distal end of seminal vesicle surrounded by prostatic cells;

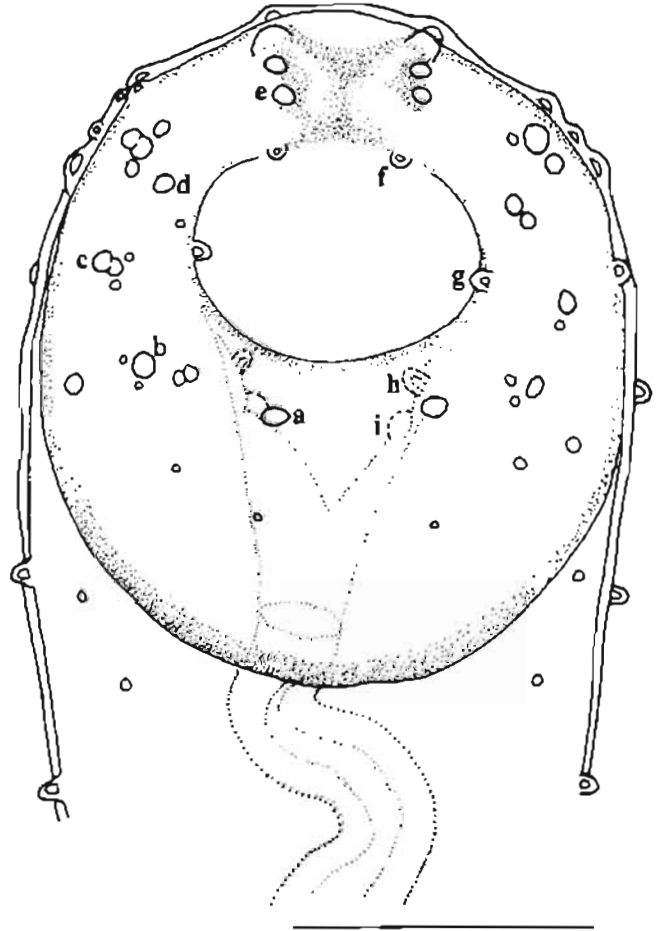


FIGURE 2. *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. Oral sucker. (a–e) 5 pairs of papillae surrounding oral opening; (f–l) 4 pairs of papillae in the oral opening. Bar = 20 μ m.

opening into genital atrium. Genital pore anterior to ventral sucker, medially, at 400–520 (570) (14.4–16.4% [19.5%] of BL) ($n = 5$) from anterior extremity of body (Fig. 1). Ovary oval, dextral (in 39 of the 46 specimens), posterior to vitellaria, at 50–160 (100) (1.8–5.0% [3.42%] of BL) ($n = 3$) from posterior end of acetabulum, 180–250 (220) long, 130–170 (140) wide, 130–160 (140) deep ($n = 11$). Vitellaria 2, compact oval masses, immediately posterior to acetabulum on middle line of body (Fig. 4A). Dextral vitelline gland 81–130 (110) long, 79–120 (90) wide, 80–130 (110) deep ($n = 12$); left vitelline gland 80–140 (110) long, 70–130 (100) wide, 60–120 (90) deep ($n = 12$). Mehlis' gland and Laurer's canal not observed. Uterine loops filling postacetabular region and overlapping dorsally and ventrally with testes, partially overlapping ovary and vitelline glands, opening to genital atrium (Fig. 4B). Eggs thin shelled, embryonated, 25–32 (28) long, 15–20 (17) wide. Excretory vesicle could not be observed. Excretory pore terminal (Fig. 3F).

Taxonomic summary

Type host: *Rana vaillanti* Brocchi, 1877 (Anura: Ranidae).

Site of infection: Urinary bladder.

Prevalence, intensity: See Table II.

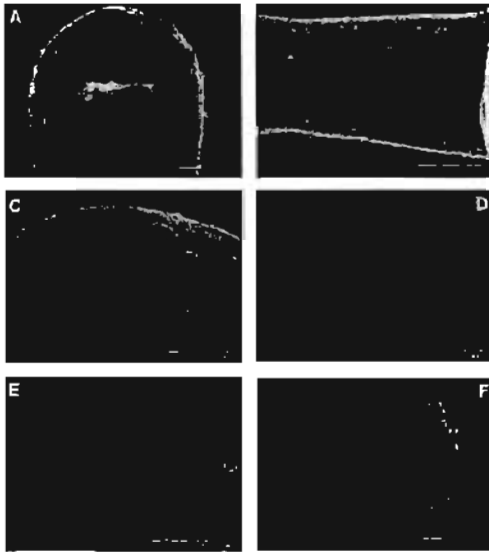


FIGURE 3. SEM photomicrographs of *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. A. Oral sucker. B. Preacetabular region. C. Stylet pit. D. Acetabular papilla covered with flattened scales. E. Acetabular simple papilla. F. Body posterior extremity.

Co-occurrence: *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. co-occurred with *G. parvicava* in 2 hosts and with *G. dlaster* in 2 hosts.

Type locality: Rio Pizote between Brasilia and Dos Rios, sector San Gerardo (San Cristóbal), ACG, Costa Rica.

Other localities: Rio Pizote, sector Santa Rosa and Sector Caribe, ACG, Costa Rica.

Type specimens: Holotype, CNHE 5000; paratypes, CNHE 5001, USNPC 94751, 94752, CHCR 115; vouchers, CNHE 5002, USNPC 94793, 94754.

Etymology: The specific epithet refers to the size of the ventral sucker, which is relatively much larger than that for any other known species in the genus.

Remarks

The new species differs from all the described species of *Gorgoderina* in having a sucker ratio of 1:3.1–3.7; *G. insularis* Richard, Chabaud and Brygoo, 1968, which occurs in *Ptychadena mascareniensis* in Madagascar has a sucker ratio averaging 1:2.4 and is most similar in this regard (Table 1).

Fully ovigerous specimens of *G. megacetabularis* n. sp. are small, thus resembling *G. alobata* Lees and Mitchell, 1966, *G. attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905, *G. carli* Baer, 1930, *G. chilensis* Dionis, 1947, *G. darwini* Mañé-Garzón and González, 1978, *G. intermedia* Holl, 1928, *G. insularis*, *G. gracilis* Wongsawad et al., 1999, *G. tenua* Rankin, 1937, *G. symmetriorchis* Dwivedi, 1968, and *G. vitelliloba* Olsson, 1876. In addition to the sucker ratio, the new species differs from *G. attenuata*, *G. chilensis*, *G. darwini*, *G. intermedia*, *G. insularis*, *G. tenua*, and *G. vitelliloba* by having vitelline glands arranged in 2 compact, unlobed oval masses, whereas the vitellaria are lobed in all other small species of *Gorgoderina*.

The new species most closely resembles *G. alobata*, which occurs in *Bombina variegata* in Europe, by having small body

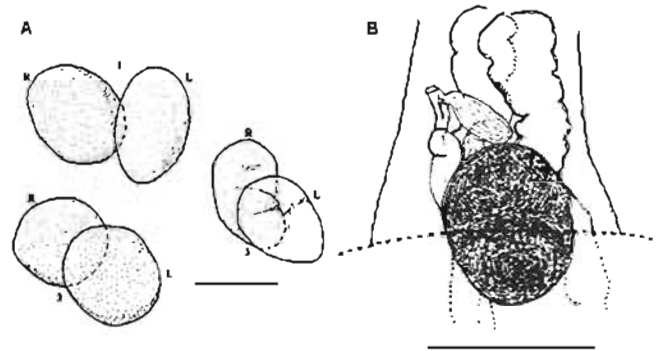


FIGURE 4. *Gorgoderina megacetabularis* n. sp. A. Vitellaria from 3 specimens; 1 and 2 ventral view, 3 lateral view (L left vitellaria, R right vitellaria). B. Ventral view of seminal vesicle and genital atrium. Bar = 100 µm.

size and unlobed vitellaria. However, *G. alobata* has a sucker ratio of 1:1 and intestinal ceca extending only to the level of the posterior end of the posterior testis, whereas in the new species they reach two thirds the way between the posterior testis and the posterior end of the body.

REDESCRIPTION

Gorgoderina dlaster Lutz, 1926

(Fig. 5)

Six specimens were collected in 2 hosts. Measurements are based on 3 mature specimens. Body length 7,820–7,910 (7,860), maximum wide at level of posterior testis 930 (11.8% of BL). Forebody 810–1,020 (915) long (10.35–12.89% [11.64%] of BL), 750 wide at level of cecal bifurcation; hind-body 6,311 long (80.3% of BL), 930 maximum wide. Oral sucker subterminal, spherical, 480 in diameter. Pharynx absent. Esophagus long and curved. Intestinal bifurcation 740 (9.35–9.5% of BL) from anterior end of body. Ceca simple and lobed; right cecum ending at 350–850 (620) (4.5–10.7% [7.9%] of BL) from posterior extremity; left cecum at 350–550 (460) (4.5–6.95% [5.85%] of BL) (Fig. 5A). Four penetration glands on each side of the oral sucker, opening dorsally, anterior to this structure. Ventral sucker at 3,200 (41% of BL) from anterior end, 700–780 (730) long, 740–750 wide. Sucker ratio 1: 1.25–1.59 (1.49). Testes 2, oval, in tandem. Anterior testis at 800 (10.2% of BL) to posterior margin of ventral sucker, 640–730 long, 450–570 wide; posterior testis 710–750 long, 410–500 wide. Seminal vesicle bipartite, anterior to acetabulum; proximal portion 130–250 long, 150–160 wide, distal portion 170 long, 190 wide. Genital pore at 890 (11.32% of BL) from anterior end of body. Ovary pretesticular, sinistral, at 450 (5.72% of BL) to posterior margin of ventral sucker, 450–520 (470) long, 300–390 (350) wide. Vitellaria 2 clusters of preovarian follicles, at 100–370 (1.3–4.7% of BL) to posterior margin of ventral sucker, right vitellarium with 12 follicles, left vitellarium with 7–8 follicles (Fig. 5B). Mehlis' gland dorsal at junction of vitelline duct. Laurer's canal opening dorsally between vitellarium, ovary, and anterior testis (Fig. 5C). Uterine loops filling postacetabular region. Eggs 27–32 (29) long, 17 wide. Excretory vesicle Y-shaped, bifurcation at level of vitellaria. Excretory pore terminal.

TABLE 1. Species of *Gorgoderina* Looss, 1902. BL = body length (mm); OS = oral sucker; Ac = acetabulum.

Species	Distribution	Host	Vitelline glands	BL	OS/Ac
<i>G. africana</i> Meskal, 1970	Africa	<i>Rana angolensis</i>	Unlobed	4.02–5.85	1:1.59–2
<i>G. alobata</i> Lees & Mitchell, 1966	Austria; Yugoslavia; Czech Republic; Greece; Poland	<i>Bombina variegata</i>	Unlobed	2.24–3.2	1:1
<i>G. astenota</i> (Stafford, 1902) Stafford, 1905	Canada; United States; México; Guatemala	<i>R. catesbeiana</i> <i>R. virescens</i> <i>Bufo</i> sp. <i>Triturus viridescens</i> <i>Ambystoma lemaensis</i> <i>A. dumerili</i> <i>R. dunni</i> <i>R. montezumae</i> <i>R. megapoda</i> <i>R. vaillanti</i> <i>R. pipiens</i> <i>R. blairi</i> <i>Leptodactylus melanonotus</i>	Lobed	3.3–7.2	1:2.1
<i>G. aurora</i> Ingles, 1936	United States	<i>R. aurora</i> <i>B. boreas</i>	Lobed	5–8	1:2–2.4
<i>G. beninensis</i> Bourgat, Dossou & Gasc, 1976	Africa	<i>Dicroglossus occipitalis</i>	Unlobed	7.5	1:1.76
<i>G. bilobata</i> Rankin, 1937	United States	<i>A. opacum</i> <i>Desmognathus fuscus</i> <i>Pseudotriton montanus</i> <i>P. ruber</i> <i>T. viridescens</i>	Lobed	3.49–8.16	1:1.26
<i>G. bombinae</i> Yu & Lee, 1983	Korea	<i>Bombina orientalis</i>	Unlobed	1.79–4.84	1:1.2–1.5
<i>G. bufonis</i> (Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971	United States	<i>B. boreas</i>	Lobed	7.5–9	1:1.2
<i>G. capsensis</i> Joyeux & Baer, 1934	Tunisia	<i>R. esculenta ridibunda</i>	Lobed	6.0	1:2
<i>G. carangis</i> (MacCallum, 1913) Yamaguti, 1971	United States	<i>Caranx crysos</i>	Unlobed	13	1:0.6
<i>G. carioca</i> Fernandes, 1958	Brazil	<i>L. ocellatus</i>	Clusters of follicles	6–11.95	1:1.5
<i>G. carli</i> Baer, 1930	India	<i>Uraeotyphlus oxyurus</i> <i>Ichthyophis orthoplicatus</i>	Unlobed	3	1:0.65–1.66
<i>G. cedroi</i> Travassos, 1924	Brazil	<i>Elosia nasus</i>	Unlobed	4.3–6	1:1.6
<i>G. chauhani</i> Prasad & Prasad, 1990*					
<i>G. chilensis</i> Dioni, 1947	Uruguay; Chile	<i>Rhinoderma darwini</i>	Lobed	2.76–3.63	1:2.1
<i>G. cryptorchis</i> Travassos, 1924	Ecuador; Brazil; Para- guay	<i>B. crucifer</i> <i>L. ocellatus</i> <i>B. d'orbigny</i>	Lobed	4–4.7	1:1.35
<i>G. darwini</i> Mañe-Garzón & González, 1978	Chile	<i>Melanophryniscus stielzneri</i>	Lobed	2.85–3.99	1:0.73
<i>G. diaster</i> Lutz, 1926	Venezuela; Colombia; Costa Rica	<i>Pseudis paradoxus</i> <i>R. palmipes</i> <i>Hyla goughi</i> <i>Rana</i> sp. <i>B. marinus</i> <i>R. cf. forreri</i> <i>R. vaillanti</i>	Clusters of follicles	5.39	1:1.3
<i>G. ellipticum</i> Dwivedi, 1968	India	<i>R. cyanophlyctis</i> <i>Haplohamrachus tigerinus</i> <i>Euphyctis cyanophlyctis</i>	Unlobed	4.69–5.72	1:1.5
<i>G. gracilis</i> Wongsawad et al., 1999	Thailand	<i>Ichthyophis supachaii</i>	Unlobed	2.25–2.4	1:0.75–1
<i>G. guptai</i> Jahan, 1973	India	<i>Bufo</i> sp.	Lobed	3.58	1:0.7
<i>G. Indica</i> Gupta & Jehan, 1971	India	<i>Bufo</i> sp.	Lobed	3.58	1:0.7
<i>G. infundibulata</i> Dwivedi, 1968	India	<i>B. melanostictus</i>	Unlobed	5.58–6.01	1:1.6–1.8
<i>G. insularis</i> Richard, Chabeud & Brygoo, 1968	Madagascar	<i>Ptychadaena mascareniensis</i>	Lobed	1.99–2.2	1:2.3–2.4

TABLE I. Continued.

Species	Distribution	Host	Vitelline glands	BL	OS/Ac
<i>G. inermis</i> Holl, 1928	United States	<i>T. viridescens</i>	Lobed	1.44–2.76	1:1.56 1:1.87
<i>G. kajika</i> (Ozaki, 1926) Ozaki, 1935	Japan	<i>Polypedates buergeri</i>	Unlobed	4.55	1:1.42
<i>G. malaysiensis</i> Fichtal & Kuntz, 1965	Borneo	<i>R. kuhli</i>	Lobed	3.574	1:1.02–1.14
<i>G. megacysta</i> Mañé-Garzón & González, 1978	Uruguay	<i>L. ocellatus</i>	Unlobed	3.97–4.84	1:0.6
<i>G. megalorchis</i> Bravo, 1949	México; Costa Rica	<i>B. marmoratus</i>	Lobed	6.33–8.88	1:1.6
<i>G. multilobata</i> Ingles & Langston, 1933	United States	<i>R. boylii</i> <i>R. pretiosa</i> <i>R. aurora</i>	Clusters of follicles	7.1–11.7	1:1.69
<i>G. opaca</i> (Stafford, 1902) Stafford, 1905	Canada	<i>B. lentiginosus</i>	Lobed	6.58–7.59	1:1.5
<i>G. orientalis</i> Strom, 1940	Kirghizia	<i>R. esculenta</i>	Lobed	5.54–8.0	1:1.92
<i>G. parvicava</i> Travassos, 1922	México; Guatemala; Brazil; Uruguay; Costa Rica	<i>L. ocellatus</i> <i>L. pentadactylus</i> <i>R. vaillanti</i> <i>Pseudis</i> sp. <i>Rana</i> sp.	Unlobed	11–14	1:0.9
<i>G. permagna</i> Lutz, 1926	Venezuela	<i>L. pentadactylus</i>	Lobed	8.4–21.1	1:0.82–1.42
<i>G. pigulevskyi</i> Fernandes, 1958	Brazil	<i>L. ocellatus</i>	Clusters of follicles	10.5–14.7	1:1.2
<i>G. rhyacosiredonis</i> (Bravo, 1943)	México	<i>Rhyacosiredon altamirani</i>	Lobed	3.22–3.94	1:2.1
<i>G. rochalimai</i> Pereira & Cuocolo, 1940	Brazil	<i>B. paracnemis</i>	Clusters of follicles	10.3–16.6	1:1.6
<i>G. schistorchis</i> Steelman, 1938	United States	<i>Necturus maculosus</i>	Lobed	1.58–3.28	1:1.27
<i>G. simplex</i> Looss, 1902	Canada; United States	<i>R. catesbeiana</i> <i>R. clamitans</i> <i>R. pipiens</i> <i>B. americanus</i>	Lobed	7–12	1:1.3 1:1.5
<i>G. starvillovitschi</i> Pigulevsky, 1953	México	<i>R. montezumae</i>	Lobed	3–10	1:2–2.3
<i>G. sphincterostoma</i> Fischthal, 1977	Africa	<i>Phrynobatrachus</i> sp.	Unlobed	2.96–3.02	1:1.46–2.13
<i>G. skryabini</i> Pigulevsky, 1953	Russia	<i>R. temporaria</i>	Clusters of follicles	9–10	1:1.5–2.3
<i>G. stricta</i> (Osturnin, 1965) Yamaguti, 1975*	Russia	<i>Formio niger</i>		2.8–5.35	
<i>G. symmetricorchtis</i> Dwivedi, 1968	India	<i>R. limnocharis</i>	Unlobed	2.81–3.39	1:1.6
<i>G. tanagawaensis</i> Uchida & Itagaki, 1974	Japan	<i>B. japonicus</i>	Lobed	6.5–8.5	1:1.28–1.33
<i>G. tanneri</i> Olsen, 1937	United States	<i>R. pretiosa</i>	Lobed	2.07–7.67	1:2.25
<i>G. tenua</i> Rankin, 1937	United States	<i>Eurycea guttolineata</i>	Lobed	3.06–3.32	1:1.3
<i>G. translucida</i> (Stafford, 1902) Stafford, 1905	Canada; United States	<i>T. americanus</i> <i>Rana</i> <i>Bufo</i>	Lobed	8.06–9.45	1:1.5
<i>G. valdiviensis</i> Puga, 1979	Chile	<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	Unlobed	4.63–9.86	1:1.6
<i>G. vitelliloba</i> (Olsson, 1876) Ssinizin, 1905	Spain; Turkey; Russia	<i>R. temporaria</i> <i>R. ridibunda</i> <i>R. arvalis</i> <i>R. macronemmis</i> <i>B. vulgaris</i> <i>B. bisfo</i> <i>Bombinator igneus</i>	Lobed	3–3.45	1:1.09
<i>G. zigzagorchis</i> Chin, 1963	China	<i>R. boulengeri</i> <i>R. adenopleura</i>	Lobed	5.6–6.2	1:1.45
<i>G. megacetabularis</i> n. sp.	Costa Rica	<i>R. vaillanti</i>	Unlobed	2.78–3.17	1:3.1–3.7

* Cited in reviewed literature; original descriptions were unavailable.

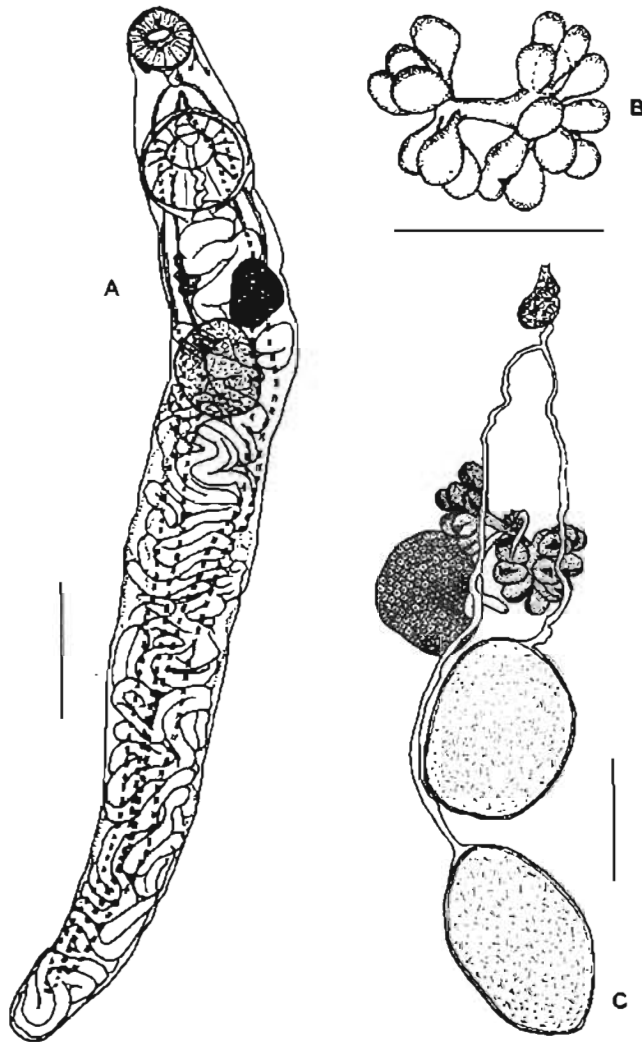


FIGURE 5. *Gorgoderina diaster*. A. Ventral view. Bar = 1,000 μ m. B. Vitelline glands. Bar = 300 μ m. C. Mehlis' gland, Laurer's canal, ovary, and testes. Bar = 500 μ m.

Taxonomic summary

Host: *Rana vaillanti* Brocchi, 1877; *R. cf. forreri* Boulenger, 1883 (Anura: Ranidae), new host, new record.

Site of infection: Urinary bladder.

Prevalence, intensity: See Table II.

Co-occurrence: With *G. megacetabularis* n. sp. in 2 specimens of *R. vaillanti*.

Locality: Rio Pizote between Brasilia and Dos Rios, sector San Gerardo, ACG, Costa Rica (*R. vaillanti*).

Other localities: Laguna Los Jicaros, sector Santa Elena; Camino a Playa Naranjo, sector Santa Rosa, ACG, Costa Rica (*R. cf. forreri*).

Vouchers: CNHE 4984

Previous records: *Rana palmipes* and *Pseudis paradoxa* from Maracay, Venezuela (Lutz, 1928; Fernandes, 1958); *Bufo marinus* from 15 km west of Neiva, Huila, Colombia (Brooks, 1976), and from King Rhom, Jamaica (voucher NHM-1980.11.12.7-8); new record.

Remarks

The original description of *G. diaster* (Lutz, 1926) is inadequate. Fernandes (1958) redescribed this species adding some morphometric information, but he based his observations on 1 single specimen. In this study, previously undescribed details about the male and female reproductive apparatus, penetration glands, and additional morphometric data are provided, based on the study of the material collected by Lutz—CHIOC17426, 25255, 25256—and on the material collected in Guanacaste.

ADDITIONAL OBSERVATIONS

Gorgoderina parvicava Travassos, 1922

Taxonomic summary

Host: *Rana vaillanti* Brocchi, 1877 (Anura: Ranidae).

Site of infection: Urinary bladder.

Prevalence, intensity: See Table II.

Co-occurrence: With *G. megacetabularis* n. sp. in 2 specimens of *R. vaillanti*.

Locality: Rio Pizote between Dos Rios and Brasilia, sector San Cristobal, ACG, Costa Rica, new locality.

Vouchers: CNHE 4985, 4986.

Previous records: *Leptodactylus ocellatus* from Provincia do Manguinhos, Angra dos Reis, São Paulo, Brazil (Travassos, 1922), Recife (Chacon, Cordeiro, Engenho do Meio, Tejipiá,

TABLE II. Prevalence (P) and intensity (I) of *Gorgoderina diaster*, *G. parvicava*, and *G. megacetabularis* n. sp. in *Rana vaillanti* (Rv) and *R. cf. forreri* (Rf) of Guanacaste, Costa Rica.

		1998		1999	
		Rv	Rf	Rv	Rf
Number of Examined specimens		44	26	13	13
<i>Gorgoderina diaster</i>	P	1/44 (2.3%)	0	0	1/13 (7.69%)
	I	2/1	0	0	4/1
<i>Gorgoderina parvicava</i>	P	0	0	3/13 (23.1%)	0
	I	0	0	16/3	0
<i>Gorgoderina megacetabularis</i> n. sp.	P	23/44 (52.3%)	0	3/13 (23.1%)	0
	I	163/23	0	19/3	0

Torre) and Cavaleiro (Município de Jaboatão), Estado de Pernambuco, Brazil (Dobbin, 1957); Volta Redonda, Rio de Janeiro, Brazil (Vicente and dos Santos, 1976; Faria, 1978) and Lake Diarío, Maldonado, Uruguay (Mañe-Garzón and González, 1978); *L. pentadactylus labyrinthicus* from Recife (Chacon, Cordeiro, Engenho do Meio, Tejipló, Torre) and Cavaleiro (Município de Jaboatão), Estado de Pernambuco, Brazil (Dobbin, 1957), Belo Horizonte, and Minas Gerais, Brazil (Fernandes, 1958); *Rana* sp. from La Guardiania de Macá, Município de Santa Bárbara, Suchitepéquez, Guatemala (Caballero, 1946); *R. vaillanti* from Los Tuxtlas, Veracruz, México (Guillén-Hernández et al., 2000; Paredes-Calderón et al., 2004).

DISCUSSION

Pereira and Cuocolo (1940), Pigulevsky (1953), and Fernandes (1958) separately proposed subgeneric divisions within *Gorgoderina*, mainly based on the structure and position of vitelline glands. However, the characters they used are variable among the genera in the Gorgoderidae. Therefore, we do not consider any subgeneric divisions in this study.

This is the second report of *Gorgoderina* in Costa Rica. Caballero et al. (1957) reported *G. megalorchis* Bravo-Hollis, 1948 in *Rana* sp. from Piedades de Santa Ana, Provincia de San José (Rodríguez-Ortiz et al., 2003). This study expands our knowledge of the distribution of some trematodes of *Rana* hosts through new parts of its range. These new records of *Gorgoderina* spp. in Costa Rica suggest historical affinities with the host groups.

Gorgoderina diaster has been reported previously in Venezuela in *R. palmipes*, *Pseudis paradoxus*, and *Hyla goughi* and in Colombia in *B. marinus*. In a phylogenetic study of the *R. palmipes* complex based on morphological and molecular characters, Hillis and de Sá (1988) suggest that *R. vaillanti* and *R. palmipes* are sister species. According to their proposal, the Andes of South America are the primary geographical barrier between these 2 species. *Rana vaillanti* is distributed in the lowland tropical forests west of the Andes and north into Central America, whereas *R. palmipes* is restricted to the lowland tropical forests east of the Andes. The presence of this digenean species in both host species may suggest an ancestral association between the parasite and the ancestor of *R. vaillanti* and *R. palmipes*. It also suggests that both host species share similar environmental conditions and feeding habits.

Gorgoderina parvicava occurs in México in *R. vaillanti*, in Guatemala in *Rana* sp., and in Brazil in *Leptodactylus* spp. and *Bufo* spp. These records indicate an extensive neotropical distribution, probably reflecting the distribution of their preferred hosts.

Whether *G. megacetabularis* n. sp. originated with the speciation of *R. vaillanti* or as a host-switching event from other amphibians in the region can only be tested with a phylogenetic hypothesis for species of *Gorgoderina*. *Rana vaillanti* has also been recorded as host of *G. attenuata* and *G. parvicava* in Los Tuxtlas, Veracruz, México, with a total of 4 species of *Gorgoderina* recorded in this host species. *Rana vaillanti* has predominantly aquatic habits that favor the completion of the life cycle of *Gorgoderina* and many other digeneans. This characteristic, together with its wide geographic range probably also favors speciation events by host switching of parasites that typ-

ically infect other amphibians. A similar case occurs with *G. attenuata*, known in green frogs (*R. clamitans*), bull frogs (*R. catesbeiana*), and leopard frogs (of which *R. forreri* is a member) in North America.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the scientific and technical staff of the ACG for support of this study, in particular: Elda Araya, Roger Blanco, Carolina Cano, Maria Marta Chavarría, Felipe Chavarría, Roberto Espinoza, Dunia García, Guillermo Jiménez, Elba López, Sigifredo Martín, Alejandro Masis, Calixto Moraga, Freddy Quesada, and Petrona Rios. Thanks also to Dan Janzen and Winnie Hallwachs, scientific advisers to the ACG, for their support. We are grateful to Luis García Prieto (CNHE), Dely Noronha de Bragaça and Luis Muñiz (CHIOC), Scott Gardner (HWML), Donald McAlpine (NBM), Eileen Harris (NHM), and Pat Piliit (USNPC) for the loan of specimens. Special thanks to Berenit Mendoza Garfias for her help in scanning electron microscopy (SEM), and Gerardo Pérez-Ponce de León and Adrián Nieto Montes de Oca for revising a preliminary version of the manuscript. This study was funded by a research grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada to D.R.B.

LITERATURE CITED

- BROOKS, D. R. 1976. Five species of platyhelminths from *Bufo marinus* L. (Anura: Bufonidae) in Colombia with descriptions of *Cretotrema lynchi* sp. n. (Digenea: Allocreadidae) and *Glyptelminis robustus* sp. n. (Digenea: Macroderoididae). *Journal of Parasitology* 62: 429–433.
- CABALLERO, C. E. 1946. Estudios helmintológicos de la región Onco-cercosa de México y de la República de Guatemala. Trematoda. II. Presencia de *Paragonimus* en reservorios naturales y descripción de un nuevo género. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 17: 137–165.
- , R. R. BRENES, AND O. JIMÉNEZ-QUIRÓS. 1957. Helminths of the República de Costa Rica. Algunos trematodos de animales domésticos y silvestres. *Revista de Biología Tropical* 5: 135–155.
- CABRERA-GUZMÁN, E., V. LEÓN-RÉGAGNON, AND L. GARCÍA-PRÍETO. 2005. Helminth infracommunities of leopard frog *Rana forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco municipality in Guerrero, Mexico. *Comparative Parasitology*. [In press.]
- DESSER, S. S. 2001. The blood parasites of anurans from Costa Rica with reflections on the taxonomy of their trypanosomes. *Journal of Parasitology* 87: 152–160.
- DOBGIN, J. E. 1957. Fauna Helmintológica de batráquios de Pernambuco, Brasil. I. Trematoda. *Separata dos Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco* 15: 29–61.
- FARIA, M. J. DE. 1978. Prevalência de trematódeos parasitas de anfíbios anuros. II. estado do Rio de Janeiro. *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro* 19: 55–57.
- FERNANDES, J. C. 1958. Notas sobre algumas espécies do genero *Gorgoderina* Looss, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). *Memoorias do Instituto Oswaldo Cruz* 56: 1–15.
- FLORES-VILLELA, O., F. MENDOZA-QUIJANO, G. P. GONZÁLEZ, AND E. PÉREZ-RAMOS. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, 10. Universidad Nacional Autónoma de México, México City, D.F., México*, 285 p.
- GOLDBERG, S. R., AND C. R. BURSEY. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist* 62: 160–169.
- , G. SALGADO-MALDONADO, R. BÁEZ, AND C. CAÑEDA. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *Southwestern Naturalist* 47: 293–299.
- QUILLÉN-HERNÁNDEZ, S., G. SALGADO-MALDONADO, AND R. LAMOTHE-ARGUMEDO. 2000. Digeneans (Platyhelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Studies of the Neotropical Fauna and Environment* 35: 10–13.
- HILLIS, D., AND R. DE SÁ. 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). *Herpetological Monographs* 2: 1–26.

- , J. S. FROST, AND D. A. WRIGHT. 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Systematic Zoology* 32: 132–143.
- LEÓN-REGAGNON, V., D. R. BROOKS, AND D. A. ZELMER. 2001. Morphological and molecular description of *Haematoloechus meridionalis* n. sp. (Digenea: Plagiorchiodea: Haematoloechidae) from *Rana vaillanti* Brocchi of Guanacaste, Costa Rica. *Journal of Parasitology* 87: 1423–1427.
- LUTZ, A. 1928. Estudios sobre trematodes observados en Venezuela. In *Estudios de zoología y parasitología Venezolanas* (1st Ed.), p. 101–105.
- MAÑE-GARZÓN, F., AND L. R. GONZÁLEZ. 1978. Dos especies del genero *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) de la vejiga urinaria de *Leptodactylus ocellatus* (L.) del Uruguay. *Revista de Biología del Uruguay* 6: 45–50.
- MARGOLIS, L., G. W. ESCH, J. C. HOLMES, A. M. KURIS, AND G. A. SCHAD. 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131–133.
- MEYER, J. R., AND L. D. WILSON. 1971. A distributional checklist of the amphibians of Honduras. *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County* 218: 1–47.
- PAREDES-CALDERÓN, C. E. L., V. LEÓN-REGAGNON, AND L. GARCÍA-PRÍETO. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Parasitology* 90: 692–696.
- PEREIRA, C., AND R. CUOCOLO. 1940. Trematoides vesicais de anfibios do nordeste brasileiro. *Arquivos do Instituto de Biologia* 11: 413–420.
- PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G., V. LEÓN-REGAGNON, L. GARCÍA-PRÍETO, U. RAZO-MENDIVIL, AND A. SÁNCHEZ-ÁLVAREZ. 2000. Digenean fauna of amphibians from Central México: nearctic and neotropical influences. *Comparative Parasitology* 67: 92–106.
- PIGULEVSKY, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. In *Trematodes of animals and man*, vol. VIII, K. I. Skryabin (ed.). *Akademiya Nauk, Moscow, Russia*, p. 251–618.
- RAZO-MENDIVIL, U., J. P. LACLETTE, AND G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 1999. New host and locality records of three species of *Glyptelminis* (Digenea: Macrideroididae) in anurans of México. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 66: 197–201.
- RODRÍGUEZ-ORTÍZ, B., L. GARCÍA-PRÍETO, AND G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 2003. Checklist of the helminth parasites of vertebrates in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 51: 1–41.
- TRAVASSOS, L. 1922. Contribuições para o conhecimento da fauna helminológica brasileira. *Especies brasileiras da Família Gorgoderidae* Looss, 1901. *Brazil Médico* 1: 17–20.
- VICENTE, J. J., AND E. DOS SANTOS. 1976. Fauna Helminológica de *Leptodactylus ocellatus* (L., 1758) de Volta Redonda, Estado do Rio de Janeiro. *Atas da Sociedade de Biologia de Rio de Janeiro* 18: 27–42.
- ZALDIVAR-RIVERÓN, A., V. LEÓN-REGAGNON, AND A. NIETO-MONTES DE OCA. 2004. Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 38–49.
- ZELMER, D. A., AND D. R. BROOKS. 2000. *Halipectus eschi* n. sp. (Digenea: Hemiuridae) in *Rana vaillanti* from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of Parasitology* 86: 1114–1117.

2 *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) 3 from Mexico

4 Rosario Mata-López* & Virginia León-Règagnon

6 Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, Apdo. Postal 70-153 CP 04510, Mexico City, DF,
7 Mexico

8 Accepted for publication 20th February, 2005

9 Abstract

10 *Gorgoderina festoni* n. sp. is described from the urinary bladder of *Gastrophryne usta*, *Leptodactylus labialis*,
11 *L. melanotus* and *Bufo marinus* from localities at low altitude in the states of Veracruz, Oaxaca, Guerrero
12 and Colima, Mexico. This species differs from most other species of the genus by a combination of the
13 following characters: lobed vitelline masses, body size 3.45–4.26 (mean 3.75) mm and sucker-ratio 1:1.3–
14 1.52 (mean 1:1.44). The new species shares these three features with *G. bilobata* Rankin, 1937, *G.*
15 *schistorchis* Steelman, 1938, *G. tenua* Rankin, 1937, *G. vitelliloba* (Olsson, 1876) and *G. cryptorchis* Trav-
16 assos, 1924, but it differs from the first four in having gonads with entire margins. *G. festoni* most closely
17 resembles *G. cryptorchis*, but differs from this species in body width at the level of the ventral sucker and in
18 the absence of oesophageal glands. The autapomorphy that distinguishes *G. festoni* from all other members
19 of the genus is the presence of a tegumental extension (festoon) on the external margin of the ventral sucker.
20

21 Introduction

23 *Gorgoderina* Looss, 1902 occurs worldwide and
24 comprises 52 species which are parasitic in
25 amphibians (Mata-López et al., 2005). Among
26 recently collected material from amphibians in
27 Mexico, and during a revision of material of
28 *Gorgoderina* deposited in the Colección Nacional
29 de Helmintos (CNHE) in Mexico, specimens of an
30 undescribed gorgoderid were discovered parasitising
31 four anuran species, *Gastrophryne usta* Cope,
32 *Leptodactylus labialis* Cope, *L. melanotus* Hallowell
33 and *Bufo marinus* Linnaeus. The aim of this
34 paper is to describe this new species.

35 Materials and methods

36 In March 2000, April 2001, November 2003 and
37 June 2004, specimens of *Leptodactylus* spp. and
38 *Bufo marinus* were collected from various localities

of Mexico (Table 1). Hosts were killed and exam- 39
ined for helminth parasites. Worms were removed 40
and placed in 0.6% saline solution, then fixed in hot 41
4% formaldehyde and preserved in 70% ethanol. 42
Some specimens were stained in Mayer's paracarmine 43
and haematoxylin, dehydrated, cleared in 44
graded solutions of methyl salicylate and mounted 45
in Canada balsam. 46

Two additional specimens (accession numbers 47
3426 and 3427) of this new species were found 48
during a revision of the of *Gorgoderina* spp. 49
deposited in the Colección Nacional de Helmintos 50
(CNHE) in Mexico City. 51

Figures of mounted specimens were drawn with 52
the aid of a drawing tube. The description is based 53
on eight specimens. Measurements are given as the 54
range with mean in parentheses and are expressed 55
on micrometres, unless otherwise indicated; for 56
two-dimensional measurements, length is given 57
before breadth. The number of measured speci- 58
mens (n) is also given in parentheses. 59

Some of the specimens collected were retained 60
for scanning electron microscopy (SEM). They 61

*Author for correspondence (E-mail: vlcon@ibiologia.unam.mx)

Table 1. Prevalence and mean intensity of *Gorgoderina festoni* n. sp. in Mexico (n = hosts examined).

Locality	Host (n)	Collecting dates	Prevalence (%)	Mean intensity
Laguna El Zacatal, Veracruz	<i>Gastrophryne usta</i> (1)	May, 1997	-	1
Laguna El Zacatal, Veracruz	<i>Leptodactylus labialis</i> (2)	May, 1997	-	1
Paso Canoas, Oaxaca	<i>Bufo marinus</i> (17)	March, 2000	6	1
Arcelia, Guerrero	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (10)	April, 2001	10	8
Coquimatlán, Colima	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (12)	April, 2001	8	7
Río Armeria (tributary), Colima	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (45)	November, 2003	2	1
San Vicente, Guerrero	<i>Leptodactylus labialis</i> (1)	June, 2004	-	1

62 were fixed as above, dehydrated in ascending
63 concentrations of ethanol, critical point dried with
64 CO₂ and coated with a gold-palladium mixture.
65 They were examined using a Hitachi S2460N
66 scanning electron microscope.

67 Specimens used for both, light and scanning
68 electron microscopy, were deposited in the CNHE.

69 *Gorgoderina festoni* n. sp.

70 *Type-host*: *Gastrophryne usta* (Cope) (Anura:
71 Microhylidae).

72 *Other hosts*: *Leptodactylus labialis* (Cope) (Anura:
73 Leptodactylidae) (Veracruz; Guerrero); *L. melano-*
74 *notus* (Hallowell) (Anura: Leptodactylidae)
75 (Guerrero; Colima); *Bufo marinus* (Linnaeus)
76 (Anura: Bufonidae) (Oaxaca).

77 *Site*: Urinary bladder.

78 *Type-locality*: Laguna El Zacatal, Los Tuxtlas,
79 Veracruz, Mexico, 18°35'N, 95°5'W.

80 *Other localities*: Arcelia, Guerrero, 18°38'N,
81 100°3'W; San Vicente, Guerrero, 17°17'4"N,
82 100°16'27"W; Coquimatlán, Colima, 19°9'6"N,
83 103°48'30"W; Río Armeria tributary, Colima
84 19°11'31"N, 103°43'37"W; Paso Canoas, Oaxaca,
85 18°0'32"N, 96°14'24"W.

86 *Type-specimens*: Holotype No. 3426 (ex *G. usta*);
87 paratypes No. 3427 (ex *L. labialis*), 5100, 5101 and
88 5102 (ex *L. melanonotus*).

89 *Prevalence and intensity*: See Table 1.

90 *Etymology*: The specific epithet refers to the
91 festoon observed on the ventral sucker.

92 *Description* (Figures 1-3)

93 [Based on 6 whole-mounted specimens and 2 SEM
94 mounts.] Body spindle-shaped, with blunt anterior
95 end and pointed posterior end; body length (BL)

3.45-4.26 (3.75) mm (n = 3). Forebody 0.39-1.12
(0.635) mm (n = 5) long [15.11-26.22 (19.99)% of
BL (n = 3)], 180-410 (280) (n = 5) wide at level
of intestinal bifurcation. Hindbody 2.01-2.72
(2.39) mm (n = 4) long [63.91-72.11 (67.43)% of
BL (n = 3)], with maximum width 260-510 (400)
(n = 6) (Figures 1, 2A). Tegumental surface aspi-
nose, with regular ridges surrounding body
(Figure 2C). Numerous large papillae present on
tegument, concentrated in region between suckers
(Figures 2B, 3). Two pairs of papillae flank stylet pit
in apical region of body. 1 dorsal (Figure 3 - SP I)
and 1 ventral (Figure 3 - SP II). Four lateral pairs
of papillae present between stylet pit and oral
sucker (Figures 3 - SP III-SP VI, 2D). Penetration
gland openings situated around the stylet pit
(Figure 2E). Oral sucker subterminal, spherical,
300-370 (340) (n = 3) × 340-370 (360) (n = 2)
(Figure 2C); 8 papillae surround oral aperture;
third and sixth papillae with adjacent additional
papilla close by on external side of sucker
(Figure 3 - OS I-VIII); single additional pair of
papillae on anterior and another pair on lateral
borders (Figure 3 - OS IX, OS X). Ventral sucker
located at 240-400 (320) (n = 5) [6.73-9.36 (8.14)
% of BL (n = 3)] from oral sucker, 270-520 (430)
(n = 5) × 250-480 (360) (n = 4); tegumental fes-
toon on external surface of sucker, 15 (n = 1)
wide (Figures 1, 2F); 4 papillae on internal surface
of sucker arranged in 2 pairs lateral to longitudinal
axis (Figures 1B, 2G, 3 - VS I-IV). Sucker-length
ratio 1:1.3-1.52 (1.44) (n = 3).

Pharynx absent. Oesophagus thick walled, 75-
220 (150) (n = 5) [2.12-5.22 (3.76)% of BL
(n = 3)] × 61-70 (65) (n = 3). Intestinal bifurca-
tion at 80-490 (290) (n = 5) [2.31-12.7 (6.12)% of
BL (n = 3)] from anterior end of body. Caeca
simple, smooth walled; right caecum ends at
17-330 (280) (n = 3) [7.89% of BL (n = 1)] and

	Journal: <i>SYPA</i>	Dispatch: 18-5-2008	Pages: 6
	CMS No.: D000018481	<input type="checkbox"/> LE	<input type="checkbox"/> TYPESET
	MS Code: <i>SYPA 1380</i>	<input type="checkbox"/> CP	<input checked="" type="checkbox"/> DISK

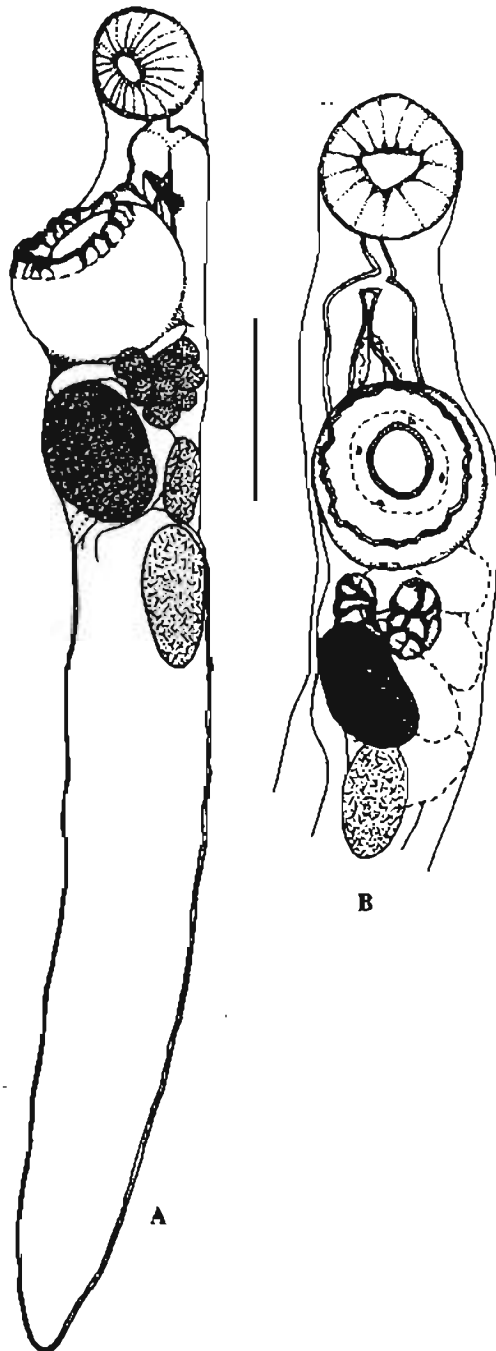


Figure 1. *Gorgoderina festoni* n. sp., ventral view. A. Whole worm; B. Forebody. Scale-bar: 0.5 mm.

left caecum at 170–520 (310) (n = 3) [5.7% of BL (n = 1)] from posterior extremity. 135

Testes 2, oval, compact, entire, in tandem, 137
intercaecal, in second third of body; anterior testis 138
totally overlaps ovary, 180–490 (330) (n = 5) 139
[5.79–14.29 (9.26)% of BL (n = 3)] from posterior 140
margin of ventral sucker, smaller than posterior 141
testis, 120–300 (240) (n = 6) [6.06–7.98 (7.02)% of 142
BL (n = 2)] × 90–290 (160) (n = 6); posterior 143
testis 320–680 (540) (n = 4) [14.33–19.84 (16.54) 144
% of BL (n = 3)] from posterior margin of ventral 145
sucker, 200–450 (330) (n = 6) [4.64–10.46 (7.5)% 146
of BL (n = 3)] × 110–350 (190) (n = 6). Seminal 147
vesicle oval, antero-dorsal to ventral sucker; 148
230–270 (0.25) (n = 2) [6.38% of BL 149
(n = 1)] × 70–100 (80) (n = 2). Distal end of 150
seminal vesicle surrounded by prostatic cells; male 151
duct opens into genital atrium. Genital pore 152
medial, between intestinal bifurcation and ventral 153
sucker, 350–680 (550) (n = 3) [14.05% of BL 154
(n = 1)] from anterior extremity of body. 155

Ovary oval, compact, entire, dextral, posterior 156
to vitellarium, 50–250 (130) (n = 5) [1.54–7.29 157
(3.9)% of BL (n = 3)] from posterior margin of 158
ventral sucker, 200–400 (300) (n = 6) [6.26–11.51 159
(8.89)% of BL (n = 3)] × 120–290 (190) (n = 6). 160
Vitellarium comprises 2 lobed masses with 5–7 161
lobes, immediately posterior to ventral sucker in 162
mid-line of body; dextral vitelline mass 100–240 163
(180) (n = 5) × 75–140 (110) (n = 5); sinistral 164
vitelline mass 120–200 (160) (n = 5) × 60–160 165
(110) (n = 5). Mehlis' gland and Laurer's canal 166
not observed. Uterine loops fill much of hindbody, 167
overlap testes dorsally and ventrally, partly overlap 168
ovary and form 3 broad loops at level of vitelline 169
masses; uterus opens into genital atrium. Eggs thin- 170
shelled, embryonated, 17–27 (23) × 10–17 (14). 171

Excretory vesicle not observed. Excretory pore 172
terminal (Figure 2H). 173

Discussion 174

Gorgoderina festoni n. sp. can be differentiated 175
from the majority of species of the genus by the 176
lobed nature of the vitelline masses, together with 177
body size and sucker-ratio (see table 1, in Mata- 178
López et al., 2005). The new species shares these 179
three features with *G. bilobata* Rankin, 1937, 180
G. schistorchis Steelman, 1938, *G. tenua* Rankin, 181
1937, *G. vitelliloba* (Olsson, 1876) and *G. cryptorchis* 182

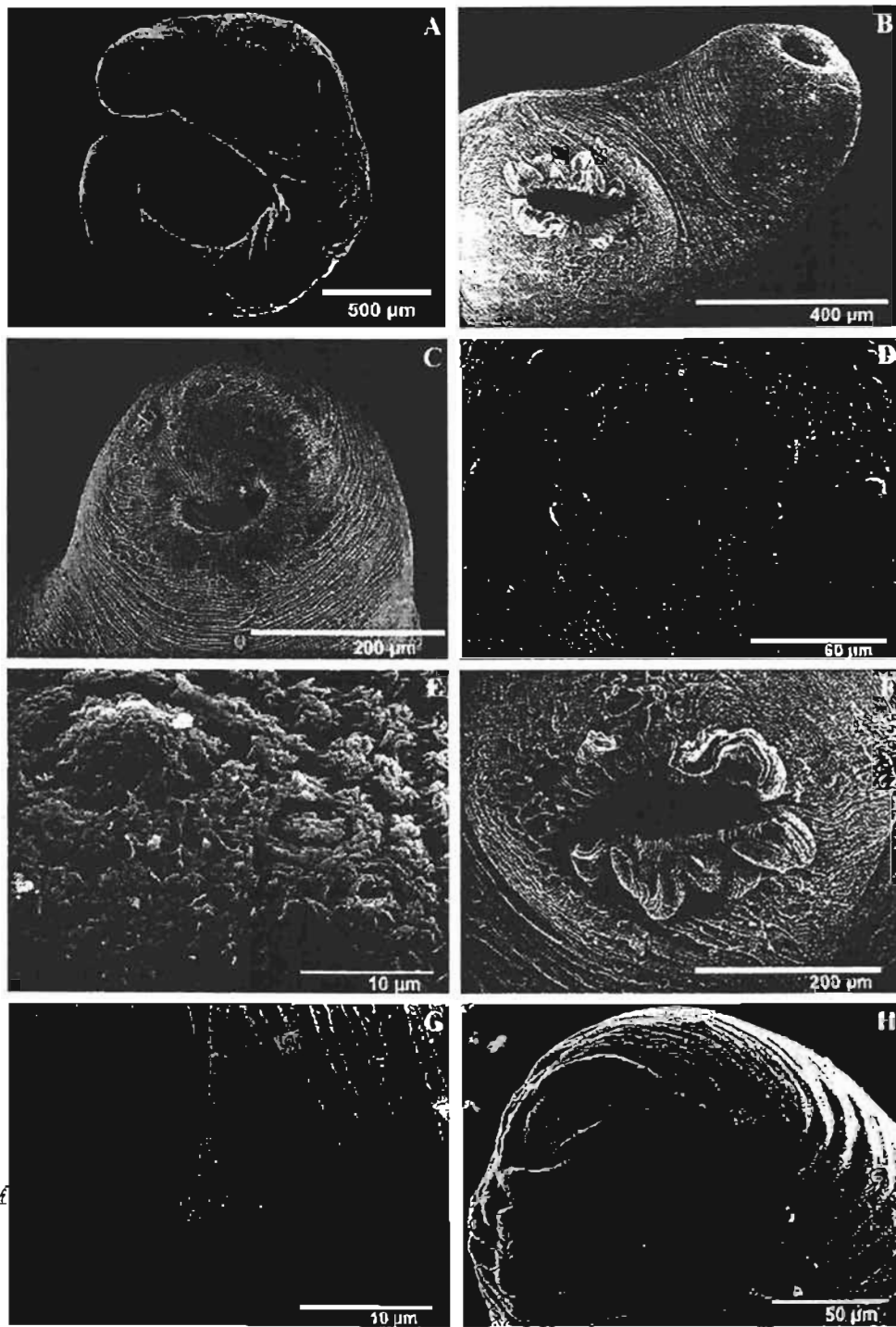


Figure 2. SEM photomicrographs of *Gorgoderina festoni* n. sp. A. Whole worm; B. Forebody, ventral view; C. Oral sucker; D. Stylet pit; E. Penetration gland openings; F. Ventral sucker; G. Papilla on the internal surface of the ventral sucker; H. Excretory pore.

	Journal : SYPA	Dispatch : 18-5-2005	Pages : 6
	CMS No. : DO00016491	<input type="checkbox"/> LE	<input type="checkbox"/> TYPESET
	MS Code : SYPA 1350	<input type="checkbox"/> CP	<input checked="" type="checkbox"/> DISK

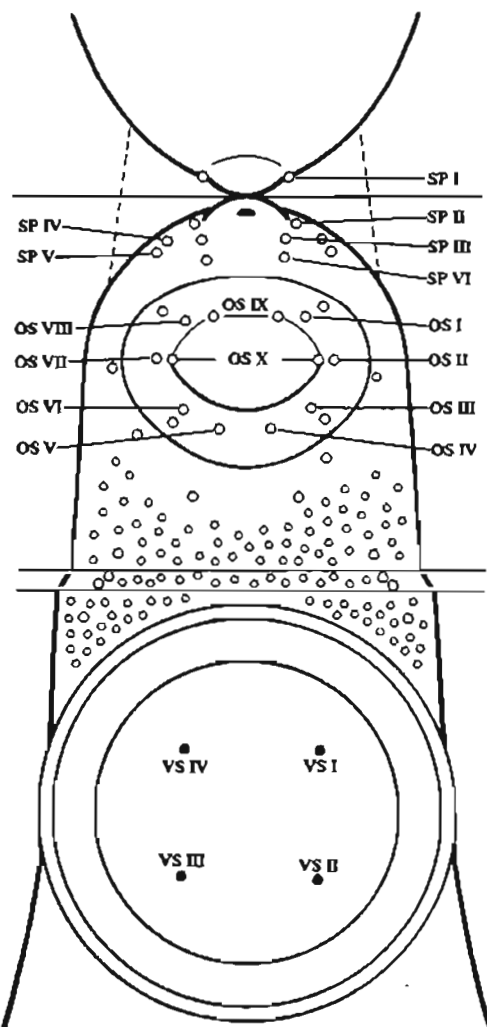


Figure 3. Papillary pattern on the ventral surface of *Gorgoderina festoni* n. sp. (modified from Bakke & Hoole, 1988).

183 Travassos, 1924, but differs from the first four of
 184 these in having gonads with entire margins.
 185 *G. festoni* most closely resembles *G. cryptorchis* in
 186 having a similar body size and sucker-ratio, lobed
 187 vitelline masses and compact, entire gonads. How-
 188 ever, *G. cryptorchis* differs from the new species in
 189 the body width at the level of the ventral sucker,
 190 which is greater than the diameter of this sucker,
 191 and in the presence of oesophageal glands. Also,
 192 *G. cryptorchis* lacks the festoon surrounding the
 193 ventral sucker, which is the autapomorphy that
 194 distinguishes *G. festoni* all of its congeners.


Only five species have been reported from 195
 Mexico: *G. attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 196
 1905 from a large variety of amphibians (*Rana* 197
 spp., *Ambystoma* spp. and *Leptodactylus melanon-* 198
otus) (see Lamothe-Argumedo et al., 1997; Pérez- 199
 Ponce de León et al., 2000; Goldberg et al., 2002; 200
 Goldberg & Bursey, 2002; Mata-López et al., 201
 2002); *G. parvicava* Travassos, 1922 from *Rana* 202
vallanti and *R. berlandieri* (see Guillén-Hernández 203
 et al., 2000; Paredes et al., 2004); *G. megalorchis* 204
 Bravo-Hollis, 1948 from *Bufo marinus* and *Hyla* 205
miotympanum (see Bravo-Hollis, 1948; Lamothe 206
 et al., 1997); *G. rhyacosiredonis* (Bravo-Hollis, 207
 1943) Prudhoe & Bray, 1982 from *Rhyacosiredon* 208
altamirani (see Bravo-Hollis, 1943); and *G. skar-* 209
vilovitschi Pigulevský, 1953 from *Rana montezu-* 210
mae (see Pigulevsky, 1953). The new species differs 211
 from *G. attenuata* and *G. skarvilovitschi* in its 212
 sucker-ratio, as in the latter two species the ventral 213
 sucker is two or more times larger than the oral 214
 sucker versus a ratio of only 1:1.3–1.5 in *G. festoni*. 215
G. parvicava is much larger than the new species 216
 and the ventral sucker is smaller than the oral 217
 sucker (ratio 1:0.5); furthermore, the distance 218
 between the ventral sucker and vitelline masses is 219
 greater. *G. megalorchis* and *G. rhyacosiredonis* 220
 differ from *G. festoni* by having lobed testes larger 221
 than the ovary, as opposed to entire testes smaller 222
 than the ovary. 223

Based on the prevalence and intensity values 224
 (Table 1), *G. festoni* shows no clear specificity 225
 towards its definitive host, although the sample 226
 size was very small in some cases. On the other 227
 hand, *G. festoni* was only found in localities at low 228
 altitudes, ranging from 29 to 329 m, although 229
 intensive collecting effort for the same host species 230
 was made at higher altitudes, where these amphib- 231
 ians have also been reported in Mexico (Frost, 232
 1985; Villa et al., 1988; Flores-Villela & McCoy, 233
 1993). It is possible that the distribution of the 234
 intermediate host, rather than that of the definitive 235
 host, limits the geographical distribution of the 236
 new species. 237

Acknowledgements

We are grateful to María Antonieta Arizmendi, 239
 Sergio Basan, Florencia Bertoni, Elisa Cabrera, 240
 Luis Jorge García Márquez, Elizabeth Martínez, 241
 Ricardo Mendoza, Sergio Murillo, Alejandro 242

- 243 Ocegüera, Laura Paredes, Ulises Razo and
 244 Alejandro Zaldivar for their help both in the
 245 field and in the laboratory. We also thank Luis
 246 Garcia Prieto (CNHE) for the loan of specimens.
 247 Special thanks go to Sara Fuentes Soriano and
 248 Berenit Mendoza Garfias, for their help with our
 249 SEM studies, and Gerardo Pérez-Ponce de León,
 250 Adrián Nieto Montes de Oca, and Victor Hugo
 251 Reynoso Rosales for revising a preliminary draft
 252 of the manuscript. This study was funded in the
 253 form of a scholarship to RML by the Consejo
 254 Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT),
 255 the Dirección General de Estudios Profesionales
 256 (DGEPE) UNAM and by a research grant from
 257 the National Science Foundation (NSF) DEB-
 258 0102383 to J.A. Campbell and VLR.
- 259 **References**
- 260 Bakke, T.A. & Hoole, D. (1988) The microtopography and
 261 papillar arrangement on adult *Gorgoderina vitelliloba*
 262 (Olsson) (Digenea, Gorgoderidae) from amphibians in relation
 263 to fish gorgoderids. *Zoologica Scripta*, 17, 223-230.
- 264 Bravo-Hollis, M. (1943) Estudio sistemático de los trematodos
 265 parásitos de los "ajolotes" de México. *Anales del Instituto de*
 266 *Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie*
 267 *Zoología*, 14, 141-159.
- 268 Bravo-Hollis, M. (1948) Descripción de dos especies de trematodos
 269 parásitos de *Bufo marinus* L. procedentes de Tuxtepec,
 270 Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad*
 271 *Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 19, 153-161.
- 272 Flores-Villela, O. & McCoy, C.J. (1993) Herpetofauna Mexicana:
 273 Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México,
 274 cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. *Special*
 275 *Publications. Carnegie Museum of Natural History*, 17, 73 pp.
- 276 Frost, D.R. (1985) *Amphibian species of the world, a taxonomic and geographical reference*. Lawrence, Kansas: Association of Systematic Collections, 732 pp.
- 277 Goldberg, S.R. & Burscy, C.R. (2002) Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist*, 62, 160-169.
- 278 Goldberg, S.R., Burscy, C.R., Salgado-Maldonado, G., Báez, R. & Cañeda, C. (2002) Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Caltepec Lake, Veracruz, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 47, 293-299.
- 279 Guillén-Hernández, S., Salgado-Maldonado, G. & Lamothe-Argumedo, R. (2000) Digeneans (Platyhelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35, 10-13.
- 280 Lamothe-Argumedo, R., Garcia-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. & Pérez-Ponce de León, G. (1997) *Catálogo de la Colección Nacional de Helminths*. Mexico City: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 211 pp.
- 281 Mata-López, R., Garcia-Prieto, L. & León-Régagnon, V. (2002) Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lemaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. *Revista de Biología Tropical*, 50, 303-307.
- 282 Mata-López, R., León-Régagnon, V. & Brooks, D.R. (2005) Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology*, 91, in press.
- 283 Paredes, C.E.L., León-Régagnon, V. & Garcia-Prieto, L. (2004) Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*, 90, 692-696.
- 284 Pérez-Ponce de León, G., León-Régagnon, V., Garcia-Prieto, L., Razo-Méndivil, U. & Álvarez-Sánchez, A. (2000) Digenean fauna of amphibians from central Mexico: Neartic and Neotropical influences. *Comparative Parasitology*, 67, 92-106.
- 285 Pigulevsky, S.W. (1953) Family Gorgoderidae Looss, 1901. *Otroy Trematodologii*, 8, 251-618. (In Russian).
- 286 Villa, J., Wilson, L.D. & Johnson, J.D. (1988) *Middle American herpetology*. Columbia: University of Missouri Press, 131 pp.

	Journal : SYPA	Dispatch : 18-5-2005	Pages : 6
	CMS No. : 0000015481	<input type="checkbox"/> LE	<input type="checkbox"/> TYPESET
	MS Code : SYPA 1350	<input type="checkbox"/> CP	<input checked="" type="checkbox"/> DISK

A new *Gorgoderina* (Digena: Gorgoderidae) parasite of the urinary bladder of *Rana zweifeli* from Michoacán, Mexico.

Una nueva especie de gorgodérido parásita de la vejiga urinaria de *Rana zweifeli* de Michoacán, México.

Rosario Mata-López

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Apdo. Postal 70-153. C. P. 04510, México, D. F. México. Correspondent: rmata@ibiologia.unam.mx

Abstract. *Gorgoderina tarascae* n. sp. is described from the urinary bladder of *Rana zweifeli*, from Cutzaróndiro, Michoacán, Mexico (19° 10' 59" N, 101° 30' 31" W). *Gorgoderina tarascae* possess follicular vitelline glands, sharing this characteristic with *G. carioca*, *G. diaster*, *G. multilobata*, *G. pigulevskyi*, *G. rochalimai*, and *G. skrjabini*. A comparison of *G. tarascae* with other species of *Gorgoderina* indicates that it shares many traits with *G. multilobata* and *G. bilobata* as form and size of the body, ventral sucker wide, a short distance between the oral and ventral suckers, presence of esophageal glands, and the form of the reproductive organs, being more similar to *G. bilobata*; however, a combination of several morphological traits observed in other American species of *Gorgoderina* in *Gorgoderina tarascae* n. sp. make it different.

Key words: *Gorgoderina*, *Gorgoderina tarascae* n. sp., Cutzaróndiro, Mexico, Michoacán.

Resumen. *Gorgoderina tarascae* n. sp. se describe como parásita de la vejiga urinaria de *Rana zweifeli*, de Cutzaróndiro, Michoacán, México (19° 10' 59" N, 101° 30' 31" W). *Gorgoderina tarascae* posee 2 glándulas vitelógenas foliculares, característica que comparte con *G. carioca*, *G. diaster*, *G. multilobata*, *G. pigulevskyi*, *G. rochalimai*, y *G. skrjabini*. Una comparación de *G. tarascae* con las demás especies de *Gorgoderina* indica que comparte muchos rasgos con *G. multilobata* y *G. bilobata* como lo son el tamaño y la forma del cuerpo, el ancho del cuerpo y la ventosa ventral son similares, la cercanía entre la ventosa oral y la ventosa ventral, la presencia de glándulas esofágicas y la forma de los órganos reproductivos, siendo más similar a *G. bilobata*; sin embargo, la combinación de varios rasgos morfológicos presentes en otras especies de *Gorgoderina* observados juntos en *Gorgoderina tarascae* n. sp. la hacen diferente.

Palabras clave: *Gorgoderina*, *Gorgoderina tarascae* n. sp., Cutzaróndiro.

Introduction

The gorgoderid genus *Gorgoderina* Looss, 1902 (Digenea) is widely distributed in the world, although its species have been described from many species of amphibians since 105 years ago, new species have been recorded from recent amphibian collections in localities in North and Central America (Mata-López *et al.*, 2005; Mata-López and León-Règagnon, 2005). Six species of this genus have been reported in Mexico: *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (Sokoloff and Caballero, 1932; Lamothe *et al.*, 1997; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000; Goldberg *et al.*, 2002; Goldberg and Bursey, 2002; Mata-López *et al.*, 2005), *G. parvicava* Travassos, 1922 (Guillén-Hernández *et al.*, 2000; Paredes-Calderón *et al.*, 2004), *G. megalorchis* Bravo, 1948 (Bravo, 1948; Lamothe *et al.*, 1997), *G. rhyacosiredonis* (Bravo, 1943) Prudhoe and Bray, 1982 (Bravo, 1943), *G. skarvilovitschi* Pigulevsky, 1953 (Pigulevsky, 1953), and *G. festoni* Mata-López and León-Règagnon, 2005 (Mata-López and León-Règagnon, 2005).

Rana zweifeli Hillis, Frost and Webb is a native Mexican amphibian. This species inhabits tropical seasonal forest at low elevations, in the Pacific coast of Mexico, Balsas basin and Central Depression of Chiapas, but it has been recorded in localities of the Transvolcanic Belt, Sierra Madre del Sur, and highlands of northern Oaxaca by Flores-Villela and McCoy (1993). It is highly associated with water systems such as streams, rivers, and permanent and temporary ponds where it also breeds; it is an abundant species throughout most of its range, and is a permanent resident in the localities where it has been registered (InfoNatura, 2005).

As part of an inventory of helminths of amphibians in Mexico, a new gorgoderid species was collected from the urinary bladder of *Rana zweifeli* in Cutzaróndiro, Michoacán. The goal of this paper is to describe the new gorgoderid species based on morphological data.

Materials and Methods

Four specimens of *Rana zweifeli* were collected on September 2003 in Cutzaróndiro, Michoacán, Mexico. Hosts were killed and examined for helminth parasites. Worms were removed and placed in 0.6% saline solution; some of them were fixed in hot 4% buffered formaldehyde and preserved in 70% ethanol for light microscopy. Specimens for optical studies were stained in Mayer's paracarmine, dehydrated in gradually more concentrated ascending solutions of ethanol, cleared in methyl salicylate, and whole mounted in Canada balsam; figures from these specimens were drawn with the aid of a drawing tube. Three of the collected specimens were saved for scanning electron microscopy (SEM). They were fixed as described above, dehydrated in gradual ascending concentrations of ethanol until critical point with CO₂, covered with a gold-palladium mixture, and examined with a Hitachi S2460N scanning electron microscope. The morphological

description is based on three mounted specimens, and scanning electron microscopy observations also are based on three specimens. Measurements of mounted specimens are given in millimeters as range and mean in parentheses; scale and magnifications are indicated in Figs. 1-3. Specimens used for both light and scanning electron microscopy were deposited in the Colección Nacional de Helminthos (CNHE) in Mexico; accession numbers follow the description. The following abbreviations are used: CNHE, Colección Nacional de Helminthos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; CHIOC, Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brazil; HWML, Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, Lincoln, Nebraska; NBM, New Brunswick Museum, New Brunswick, Canada; USNPC, United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland, USA; PCDRB: particular collection of Daniel R. Brooks. The following specimens were examined for comparison: *Gorgoderina attenuata*: CNHE: 1178-1180, 1182, 1446, 1544-1548, 2416, 3401-3405, 3412, 3413, 3793, NBM: 3542, 10 not catalogued, HWML: 740, 17079, 20121-20126, 20888, 20955, 21344, 21949, 24898, 31259, 33206, USNPC: 542-14/18, M1288-16, M1546-17, CHIOC: 10563, PCDRB: 1 specimen; *G. bilobata*: USNPC: M182-14/16 (type), HWLM: 15239; *G. bufonis*: HWML: 21309-21315; *G. carioca*: CHIOC: 22017, 22018a-d; *G. diaster*: NHM: 1980. 11. 12. 7-8 (type), HWLM: 20250, CHIOC: 17426, 25255, 25256, PCDRB: 1 specimen; *G. festoni*: CNHE: 3426, 3427, 5100-5102; *G. megalorchis*: CNHE: 810 (type), 1447; *G. multilobata*: USNPC: 350-12 (type), HWLM: 23427 (paratype), 23428; *G. rochalimai*: CHIOC: 22019a-m, 22020, 22021; *G. simplex*: USNPC: M1288-17, NBM: 784, 788, 789, 790, 2 not catalogued, HWLM: 20112-20120, PCDRB: 1 specimen; *G. tanagawaensis*: MPM: 19090; *G. translucida*: HWLM: 20111, PCDRB: 1 specimen.

Description

Gorgoderina tarascae n. sp. (Figs. 1-3)

Body slender, spindle-shaped, anterior end blunt, posterior end pointed; body length (BL) 8.66-9.6 (9.23) (n = 3). Forebody length 0.97-1.19 (1.06) [10.3-12.41% (11.52%) of BL], width 0.52 at level of cecal bifurcation. Hindbody length 7.38-8.41 (7.84) [81.71-87.59% (84.86%) of BL], maximum width 0.88 at level of vitelline glands; width at level of acetabulum 0.71 (Fig. 1A). Tegumental surface aspinose. Oral sucker surface with papillae, two pairs of papillae flanking the stylet pit on apical region of body, one dorsal (figs. 2B and 3, SP I) and one on the ventral base of stylet pit (Figs. 2B and 3, SP II). Three lateral pairs of papillae between stylet pit and oral sucker (Figs. 2B and 3, SP III-SP V). Penetration gland openings situated around the stylet pit (Fig. 2C). Oral sucker subterminal, spherical, 0.37-0.44 (0.40) long, 0.42 wide; oral opening ventral (Figs. 1A and 2A); 10

papillae surrounding oral opening, fourth and seventh double (Figs. 2A and 3, OS I-X). One additional pair of papillae on anterior lip and one pair on lateral borders of the oral opening (Figs. 2A and 3, OS XI, OS XII). Pharynx absent. Esophagus thick-walled, length 0.24-0.28 (0.26) [2.59-2.97% (2.84%) of BL], width 0.04-0.06 (0.05); esophageal glands present. Intestinal bifurcation at 0.54-0.65 (0.61) [6.33-6.97% (6.57%) of BL] from anterior end of body. Ceca simple, smooth-walled; right ceca ending at 0.31-0.51 (0.44) [3.57-5.37% (4.74%) of BL] and left ceca ending at 0.12-0.86 (0.58) [1.45-8.98% (6.14%) of BL] from posterior end of body. Ventral sucker located at 0.53-0.78 (0.67) [5.66-8.13% (7.23%) of BL] from oral sucker, longitudinal axis 0.7-0.72 (0.72), transversal axis 0.7. Six papillae on external border of acetabulum (figs. 2F and 3, VS I-VI). Sucker ratio 1: 1.65-1.96 (1.79).

Testes two, oval, compact, with smooth borders, situated in tandem, intercecal at the end of the second third of the body; anterior testis larger than posterior testis, almost dextral dorsal to right cecum, at 3.15-3.79 (3.43) [33.38-39.51% (37.11%) of BL] from posterior margin of ventral sucker; length 0.44-0.57 (0.50) [4.64-5.99% (5.44%) of BL], width 0.33; posterior testis medial at 4.38-4.94 (4.59) [46.44-51.5% (49.79%) of BL] from posterior margin of ventral sucker; length 0.42-0.6 (0.53) [4.50-6.33% (5.70%) of BL], width 0.22. Sperm ducts junction at 1.49-2.16 (1.90) from posterior border of acetabulum. Seminal vesicle oval, partially overlapping anterior region of acetabulum; length 0.15-0.34 (0.27) [1.62-3.92% (2.93%) of BL], width 0.11 (fig. 1D). Distal end of seminal vesicle surrounded by prostatic cells, opening into genital atrium; ejaculatory duct 0.18-0.21 (0.20) long, 0.11 wide. Genital pore anterior-medial to ventral sucker, at 0.72-0.83 (0.77) [7.98-8.38% (8.35%) of BL] from anterior end of body.

Ovary oval, compact, with smooth borders, on mid line of the body, overlapping vitellaria ventrally, at 2.16-2.87 (2.49) (22.93-29.96% [27.02%] of BL) from posterior end of acetabulum, 0.26-0.33 (0.29) long (2.93-3.56% [3.16%] of BL), 0.25 wide. Vitellaria two clusters of 4-7 follicles, at 1.89-2.57 (2.18) (20.03-26.82% [23.58%] of BL) from posterior border of acetabulum on middle line of body; dextral vitelline gland with 4-7 follicles; left vitelline gland with 4 follicles; 0.03 between both clusters of follicles. Meblis's gland at level of vitelline glands; Laurer's canal opening dorsally at level of ovary. Uterine loops filling postacetabular region and overlapping dorsally and ventrally with testes, partially overlapping ovary and forming intercecal loops between vitelline glands and acetabulum, opening to genital atrium. Eggs thin-shelled, embryonated, 0.025-0.029 (0.027) long, 0.017-0.022 (0.019) wide. Bifurcation of excretory vesicle at 3.26-3.83 (3.64) (37.65-40.64% [39.41%] of BL) from posterior end of body. Excretory pore terminal (fig. 2H).

Taxonomic summary

Type-host: Rana zweifeli Hillis, Frost and Webb, 1984 (Ranidae).

Site of infection: Urinary bladder.

Type-locality: Cutzaróndiro, Michoacán, Mexico (19° 10' 59" N, 101° 30' 31" W).

Prevalence and intensity: 17 digenean specimens in 4 examined host.

Type-specimens: Holotype: CNHE 5334; two paratypes: CNHE 5335.

Etymology: The specific epithet refers to the Tarasca autochthonous culture, distributed in Michoacán and neighboring regions in Mexico.

Remarks

Comparison of the new species with the other species of *Gorgoderina* recorded in Mexico shows that *G. tarascae* n. sp. is very different from those species, only sharing the vitelline glands arranged in follicles with *G. festoni*.

The new species belongs to the group of species of *Gorgoderina* with large body size: *G. bilobata* Rankin, 1937 (BL 3.49-8.16), *G. bufonis* (Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971 (BL 7.5-9), *G. carioca* Fernandes, 1958 (BL 6-11.9), *G. diaster* Lutz, 1926 (BL 5.39-7.9), *G. megalorchis* Bravo, 1948 (BL 6.32-8.88), *G. multilobata* Ingles and Langston, 1933 (BL 7.1-11.7), *G. orientalis* Sthrom, 1940 (BL 5.54-8), *G. pigulevskyi* Fernandes, 1958 (BL 10.5-14.7), *G. rochalimai* Pereira and Cuocolo, 1940 (BL 10.3-16.6), *G. simplex* Looss, 1902 (BL 7-12), *G. skrajbini* Pigulevsky, 1953 (BL 9-10), *G. tanagawaensis* Uchida and Itagaki, 1974 (BL 6.5-8.5), *G. translucida* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (BL 8.06-9.45), and *G. valdiviensis* Puga, 1979 (BL 4.63-9.86). Of these, *G. bilobata*, *G. bufonis*, *G. megalorchis*, *G. orientalis*, *G. simplex*, *G. tanagawaensis*, and *G. translucida* show lobed vitelline glands, contrasting with *G. tarascae* n. sp., which has two clusters of follicles. The new species resembles *G. bilobata* in many characteristics: body form, presence of esophageal glands, body width and diameter of the ventral sucker, and compact, smooth reproductive organs situated in tandem. Additionally, based on SEM observations, the new species shows double papillae on the oral sucker surface in the same position as *G. bilobata*. However, this species is different from the new species in having slightly lobed vitelline glands and ovary posterior to these organs. *Gorgoderina valdiviensis* differs from the new species in showing compact and smooth vitelline glands.

Gorgoderina tarascae n. sp. shares the characteristic of having vitelline glands arranged in clusters of follicles with *G. carioca* Fernandes, 1958 (right and left clusters = 7 and 12-13, respectively), *G. diaster* Lutz, 1926 (12 and 7-8), *G. multilobata* Ingles and Langstone, 1933 (7-9 and 7-9), *G. pigulevskyi* Fernandes, 1958 (5-6 and 5-6), *G. rochalimai* (7-9 and 12), and *G. skrajbini* Pigulevsky, 1953 (3 and 3), being more similar in the number of follicles to *G. pigulevskyi* and *G. skrajbini*. These species differ from the new species in having a body wider than the diameter of the acetabulum and in showing the vitelline glands immediately posterior to this sucker,

while in the new species the body and ventral sucker width are similar, and the vitelline glands are situated far from the acetabulum. Also, *G. carioaca* and *G. diaster* differ from the new species in having testes immediately posterior to the vitelline glands, while in *G. tarascae* testes are located far posterior from vitelline glands and ovary. *Gorgoderina tarascae* differs additionally from *G. multilobata* in having the seminal vesicle dorsal to the acetabulum, in having the ovary overlapping dorsally to the vitelline glands, and in having testes in tandem, while *G. multilobata* has the seminal vesicle anterior to the acetabulum, the ovary is far posterior to the vitelline glands, and the testes are situated in diagonal. The most obvious characteristic that differentiates them is the number of vitelline follicles per cluster, *G. multilobata* has 7-9 follicles per cluster, while *G. tarascae* has 4-7 in the right cluster and only 4 in the left cluster.

Finally, the combination of characters that distinguish *G. tarascae* n. sp. from the other species of *Gorgoderina* is: body slender, spindle-shaped with anterior end blunt and posterior end pointed, length of forebody and hindbody (0.97-1.19 (1.06) [10.3-12.41% (11.52%) of BL] and 7.38-8.41 (7.84) [81.71-87.59% (84.86%) of BL, respectively), vitelline glands arranged in two clusters of 4-7 follicles, each situated dorsally to the ovary and distant from the acetabulum; compact and smooth reproductive organs situated far from each other, and suckers close to each other.

Discussion

Members of the genus *Rana* in Mexico belong to three groups: “*pipiens*”, “*palmipes*” and “*tarahumare*” (sensu Hillis and Wilcox, 2005). Species of *Gorgoderina* have been recorded in Mexico only in the two first groups: *G. attenuata* in the “*pipiens*” group (*R. dumni* Zweifel [García *et al.*, 1993; Pulido, 1994]; *R. megapoda* Taylor [Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000], *R. montezumae* Baird [Caballero, 1942; Lamothe *et al.*, 1997], *R. neovolcanica* Hillis and Frost [Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000], and *R. forreri* Boulenger [Mata-López *et al.*, 2005]) and *G. attenuata* and *G. parvicava* in the “*palmipes*” group (*R. vaillanti* Brocchi [Guillén-Hernández *et al.*, 2000; Goldberg *et al.*, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004]). The other two species *G. megalorchis* and *G. festoni* recorded in Mexico have been found as parasites of other amphibian groups (Mata-López *et al.*, 2005; Mata-López and León-Règagnon, 2005). *Gorgoderina attenuata* is the most widely distributed species of this genus in Mexico, since there are also records of this species in *Ambystoma* and *Leptodactylus* (Lamothe *et al.*, 1997; Goldberg and Bursey, 2002).

Although the “*tarahumare*” group is represented by four species in Mexico, namely *R. zweifeli*, *R. psilonota* Webb, *R. pustulosa* Boulenger and *R. tarahumare* Boulenger, there are no records of *Gorgoderina* parasitizing them. According to Hillis and Wilcox (2005), *R. zweifeli* and *R.*

pustulosa may be the only remaining species of this group with relatively widespread and healthy populations in Mexico. However, *Gorgoderina tarascae* n. sp. has not been found in other localities in Mexico where *R. zweifeli* has been registered, despite our collecting efforts. It is possible that the distribution of *G. tarascae* n. sp. is limited by the combination of historical geographic events in the region and the distribution of intermediate host(s), rather than the distribution of its definitive host species. Additionally, we observed that the morphology of *G. tarascae* is a mixture of features characterizing some North American species of this genus. This might indicate a closer relationship with those species distributed in north America than with those distributed in southern Mexico. However, future amphibian collections in the area of Michoacán and northern Mexico, particularly of those species belonging to *R. tarahumare* group, are needed to give support to these ideas.

Acknowledgments

I am grateful to María Antonieta Arizmendi, Lorena Garrido, María de la Luz Romero, Hugo Mejía, Gerardo Pérez-Ponce de León, Rodolfo Pérez and Omar Domínguez for their help both in the field and in the laboratory. I express special thanks to Virginia León-Régagnon, Adrián Nieto Montes de Oca, Gerardo Pérez Ponce de León and Victor Hugo Reynoso Rosales for revising a preliminary draft of the manuscript. I also thank Luis García-Prieto (CNHE), Dely Noronha de Bragança and Luis C. Muñiz (CHIOC), Scott Gardner (HWML), Donald McAlpine (NBM), and Eric Hoberg and Pat Pilitt (USNPC) for the loan of specimens and Berenit Mendoza Garfias for her help in SEM. This study was funded in the form of a scholarship to RML by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) and Dirección General de Estudios Profesionales (DGEP) Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico, and by Projects CONACyT (27996N) and PAPIIT-UNAM (IN205501) to GPPL.

Literature cited

- Bakke, T. A. and D. Hoole. 1988. The microtopography and papillar arrangement on adult *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson) (Digenea, Gorgoderidae) from amphibians in relation to fish gorgoderids. *Zoologica Scripta* 17: 223-230.
- Bravo, M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los "ajolotes" de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 14: 141-159.

- Bravo, M. 1948. Descripción de dos especies de tremátodos parásitos de *Bufo marinus* L. Procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 19: 153-161.
- Caballero y C., E. 1942. Tremátodos de las ranas de la Ciénaga de Lerma, Estado de México. IV. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología 13: 635-640.
- Flores-Villela, O. and C. J. McCoy. 1993. Annotated list of the species de amphibians and reptiles of Mexico, recent taxonomic changes, and new species. Special Publication No. 17. Carnegie Museum of Natural History. 73 p.
- García-Altamirano, I., G. Pérez-Ponce de León, y L. García-Prieto. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilii*. Cuadernos Mexicanos de Zoología 1: 73-80.
- Goldberg, S. R. and C. R. Bursey. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. Western North American Naturalist 62: 160-169.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Báez and C. Cañeda. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, Mexico. Southwestern Naturalist 47: 293-229.
- Guillén-Hernández, S., G. Salgado-Maldonado and R. Lamothe-Argumedo. 2000. Digeneans (Plathelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Studies on Neotropical Fauna and Environment 35: 10-13.
- Hillis, D. M. and T. P. Wilcox. 2005. Phylogeny of the New World true frogs (*Rana*). Molecular Phylogenetics and Evolution 34: 299-314.
- InfoNatura: Birds, mammals, and amphibians of Latin America [web application]. 2004. Version 4.1 . Arlington, Virginia (USA): Nature Serve. Available: <http://www.natureserve.org/infonatura>. (Accessed: July 22, 2005).
- Lamothe, A. R., L. García P., D. Osorio S. y G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos del IBUNAM. Instituto de Biología-CONABIO.
- Mata-López, R., L. García-Prieto and V. León-Régagnon. 2002. Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lermaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. Revista de Biología Tropical 50: 303-307.
- Mata-López, R. and V. León-Régagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from México. Systematic Parasitology (in press).

- Mata-López, R., V. León-Règagnon and D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology* 91: 403-410.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Règagnon and L. García-Prieto. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 692-696.
- Pérez-Ponce de León, G., V. León-Règagnon, L. García-Prieto, U. Razo-Mendivil and A. Sánchez-Álvarez, A. 2000. Digenean fauna of amphibians from central Mexico: nearctic and neotropical influences. *Comparative Parasitology* 67: 92-106.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. In: Skrjabin K. I. (Ed) *Trematodes of animals and man* 8: 251-618.
- Pulido, F. G. 1994. Helminths of *Rana dunni* especie endémica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 65: 205-207.
- Sokoloff, D. y E. C. y Caballero. 1933. Primera contribución al conocimiento de los parásitos de *Rana montezumae*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 4: 15-21.

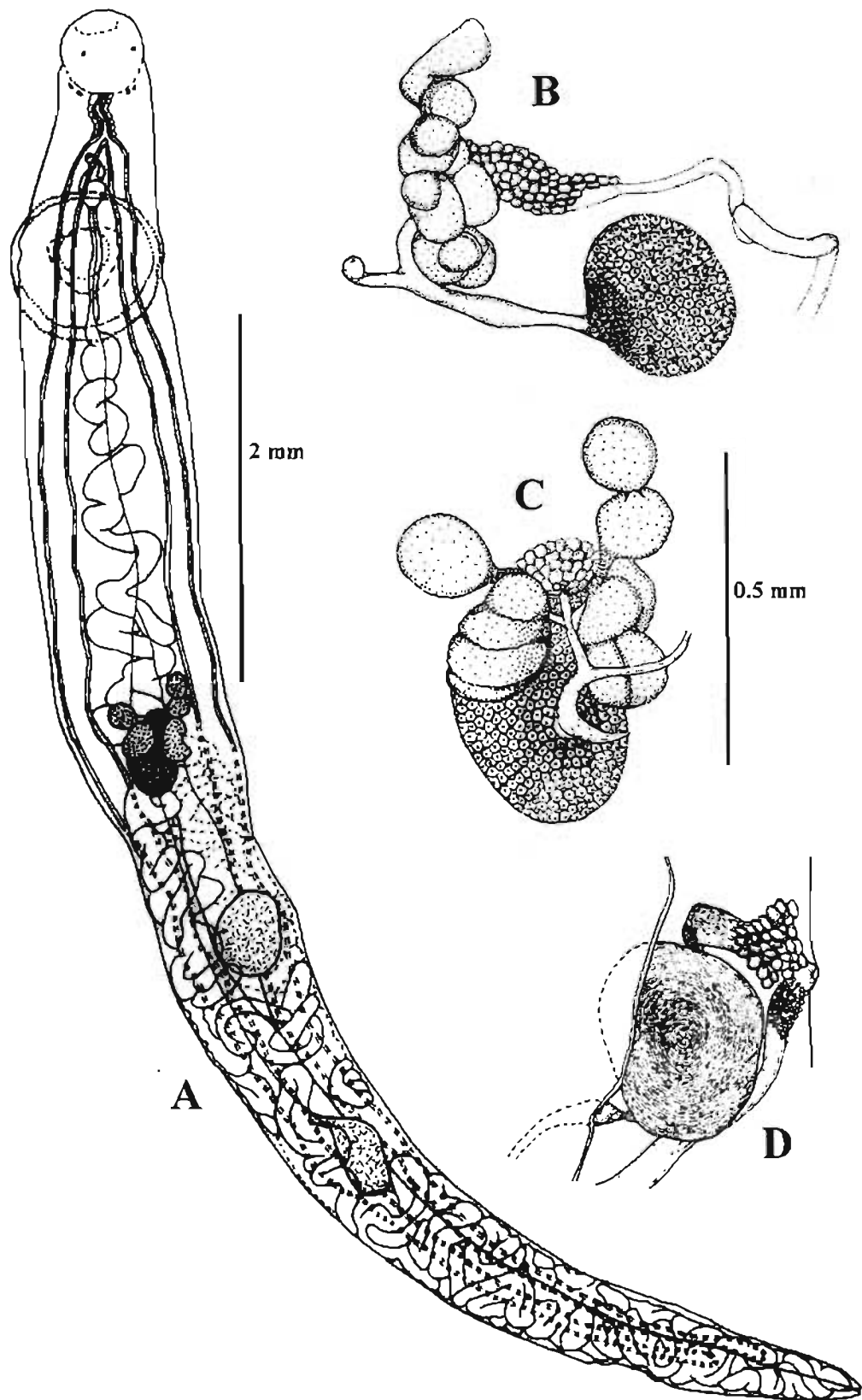


Figure 1. *Gorgoderina tarascae* n. sp. A. Dorsal view, vitelline glands, ovary and Mehlis' gland, B. Lateral view, and C. Dorsal view. D. Seminal vesicle, ejaculatory duct, metraterm and genital pore.

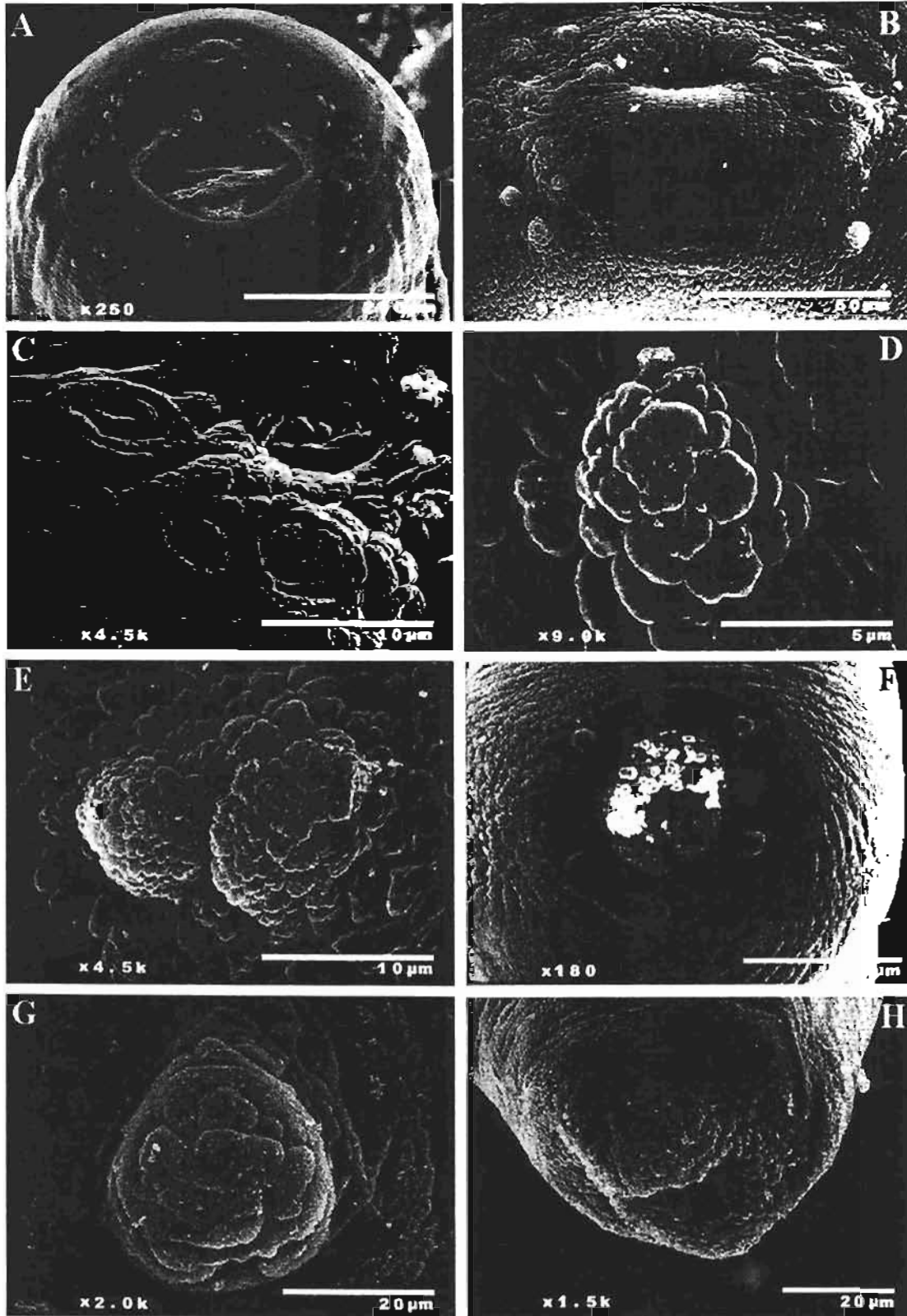


Figure 2. SEM photomicrographs of *Gorgoderina tarascae* n. sp. A. Oral sucker. B. Stylet pit. C. Penetration gland openings. D. Single papilla on oral sucker surface. E. Double papilla on oral sucker surface. F. Ventral sucker. G. Papilla on external border of ventral sucker. H. Excretory pore.

CAPÍTULO III

Estudio comparativo de la superficie del tegumento de varias especies de *Gorgoderina* Looss, 1902 (Digenea: Gorgoderidae) evidenciada por Microscopia Electrónica de Barrido

Este capítulo trata sobre el estudio comparativo de la superficie del tegumento de ejemplares de seis especies de *Gorgoderina* con base en observaciones realizadas en SEM, el cual ha sido aceptado para su publicación en la revista *Comparative Parasitology*. A continuación se presenta el resumen en español de dicho estudio:

Siete especies de la familia Gorgoderidae Looss, 1899 han sido estudiados con SEM. Este estudio describe el patrón papilar de la superficie del cuerpo de 6 especies más: *Gorgoderina attenuata*, *G. bilobata*, *G. diaster*, *G. megalorchis*, *G. parvicava* y *G. megacetabularis* provenientes de localidades diferentes de los Estados Unidos, México y Costa Rica. Cuatro tipos de papilas pudieron distinguirse sobre la superficie del cuerpo de estas especies: en botón, ciliadas, en roseta y en domo; sin embargo, la forma y posición de estas papilas fueron diferentes entre las especies estudiadas. El patrón papilar de la superficie de la región ventral del cuerpo, de la ventosa oral y del acetábulo de cada una de las especies fue reconocido. Se observaron 3 pares de papilas de botón alrededor de la cicatriz del estilete en todas las especies. El patrón papilar sobre la ventosa oral consistió de 10 papilas que dispuestas alrededor de la abertura oral, uno de estos 5 pares estuvo estructurado por papilas dobles solo en *G. bilobata* y *G. diaster*; así también, un número variable de papilas arregladas en grupos se hallaron presentes en la mayoría de las especies. Cinco pares de papilas en botón estuvieron siempre presentes lateralmente sobre la superficie ventral del cuerpo entre ambas ventosas. Se observaron seis papilas en roseta sobre el borde externo de la ventosa ventral o acetábulo, excepto en *G. megacetabularis*; 4 pares adicionales de papilas en roseta y 2 pares de papilas en domo fueron observados sobre la superficie interna de esta ventosa, los cuales no pudieron ser observados en *G. bilobata* y *G. parvicava*. Las diferencias observadas en el patrón papilar entre las especies estudiadas se debieron principalmente a la posición que los cuatro tipos de papilas.

Comparative Study of the Tegumental Surface of Several Species of *Gorgoderina* Looss, 1902 (Digenea: Gorgoderidae) Revealed by Scanning Electron Microscopy (SEM)^ψ

Rosario Mata-López and Virginia León-Règagnon¹

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153. C. P. 04510, México, Distrito Federal, México.

Telephone number: (01) 56 22 91 33

Fax number: (01) 55 50 01 64

e-mail: vleon@ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: Seven species of the Gorgoderidae Looss, 1899 have been studied by scanning electron microscopy. This study describes the papillar pattern on the body surface of 6 additional species: *Gorgoderina attenuata*, *Gorgoderina bilobata*, *Gorgoderina diaster*, *Gorgoderina megalorchis*, *Gorgoderina parvicava*, and *Gorgoderina megacetabularis* from different localities in the United States, México, and Costa Rica. Four types of papillae could be distinguished on the body surface of these species: button, ciliated, rosette and domed papillae; however, the form and position of these papillae among the studied species were different. A papillar pattern on ventral forebody region and oral and ventral suckers could be recognized among species. There were 3 constant pairs of button papillae around the stylet cavity. The pattern on the oral sucker consisted of 10 papillae around the oral aperture, one of these pairs was double papillae only in *G. bilobata* and *G. diaster*; in addition, a variable number of papillae arranged in groups were usually present. Five pairs of button papillae were always present in a lateral position on the ventral surface of the forebody between both suckers. Six rosette papillae were observed on the ring of the ventral sucker, except in *G. megacetabularis*; 4 additional pairs of rosette papillae and 2 pairs of domed papillae were observed on internal surface of this sucker. These papillae were not observed in *G. bilobata* and *G. parvicava*. Differences in the papillae pattern among species consisted in the position of the different types of papillae.

Key words: Digenea, Gorgoderidae, *Gorgoderina attenuata*, *Gorgoderina bilobata*, *Gorgoderina diaster*, *Gorgoderina megalorchis*, *Gorgoderina parvicava*, *Gorgoderina megacetabularis*, México, Costa Rica, United States, scanning electron microscopy.

^ψ Enviado al Comparative Parasitology, aceptado.

¹ Corresponding author.

Scanning electron microscopy (SEM) has become increasingly useful in describing the surface topography of helminth parasites, and many species of digenetic trematodes have been examined using this method. Recent ultrastructural studies of the body surface of adults, miracidia, and cercariae of digenetic trematodes have revealed a variety of sensory receptors (Thulin, 1980; Fried and Fujino, 1984; Sobhon *et al.*, 1986; Tandon and Maitra, 1987; Zdarska *et al.*, 1988; Cifrian and García-Corrales, 1988; Busta and Nasincova, 1988; Ferrer *et al.*, 1996). More detailed studies on the presence, microtopography, and distribution of the tegumental papillae also have been performed (Nadakavukaren and Nollen, 1975; Edwards *et al.*, 1977; Bakke and Lien, 1978; Fujino *et al.*, 1979; Hoole and Mitchell, 1981; Cribb, 1987; Bakke and Hoole, 1988; Abdul-Salam *et al.*, 2000; Moravec, 2002). However, within the Family Gorgoderidae Looss, 1899, only *Gorgoderina* sp., *G. attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905, *G. vitelliloba* (Olsson, 1876) Ssinitzin, 1905, *Phyllodistomum conostomum* Olsson, 1876, *P. folium* (Olfers, 1816) Braun, 1899, and *P. umblae* Fabricius 1780 have been subjects of scanning electron microscopy studies of tegumental surface microtopography (Nadakavukaren and Nollen, 1975; Bakke and Lien, 1978; Hoole and Mitchell, 1981; Hoole *et al.*, 1983; Bakke and Zdarska, 1985; Bakke and Bailey, 1987; Bakke and Hoole, 1988). The papillar pattern seems to remain constant during development (Goodchild, 1943; Thomas, 1958), but it has been described in detail in only 4 gorgoderid species: *Phyllodistomum simile* Nybelin, 1926 and *Gorgoderina amplicava* Looss, 1899 using light microscopy, and *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876) Ssinitzin, 1905 and *G. megacetabularis* Mata-López, León-Régagnon and Brooks, 2005 using SEM (Goodchild, 1943; Thomas, 1958; Bakke and Hoole, 1988; Mata-López *et al.*, 2005). This study describes the types of papillae and the distinct papillar pattern observed on the ventral forebody region and oral and ventral suckers in 6 species of *Gorgoderina* Looss, 1902.

MATERIALS AND METHODS

Adults of *Gorgoderina attenuata*, *G. bilobata* Rankin, 1937, *G. diaster* Lutz, 1926, *G. parvicava* Travassos, 1922, *G. megalorchis* Bravo, 1948, and *G. megacetabularis* were collected from the urinary bladder of naturally infected amphibians from several localities (Table 1). Several specimens of each species were examined under a compound light microscope for identification and corroboration of papillar pattern. Gravid specimens were rinsed in 0.65% NaCl solution, killed and fixed in hot 4% buffered formalin. Flukes were dehydrated gradually with ethanol and dried at critical point using carbon dioxide. Dried specimens were mounted on aluminum specimen stubs, coated with a gold-palladium mixture with aid of a sputter coater Emitech K550, and examined with a scanning electron microscope Hitachi S2460N operated at 15 KV.

Table 1. Gorgoderid species examined in this study. Number of studied specimens in parentheses (using light microscopy/SEM).

Species	Locality	Host
<i>Gorgoderina attenuata</i> (6/6)	Pawnee Lake, Lancaster, Nebraska, United States;	<i>Rana catesbeiana</i> Shaw, 1802
	Santiago Tamazola, Oaxaca, México.	<i>Rana zweifeli</i> Hillis, Frost and Webb, 1984
<i>Gorgoderina bilobata</i> (5/2)	Glacier National Park, Montana, United States.	<i>Bufo boreas</i> Baird and Girard, 1852
<i>Gorgoderina diaster</i> (2/1)	Río Pizote, Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.	<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877
<i>Gorgoderina megalorchis</i> (3/1)	Paso Canoá, Oaxaca, México.	<i>Bufo marinus</i> Linnaeus, 1758
<i>Gorgoderina parvicava</i> (8/5)	Laguna Escondida, Veracruz, México; Río Pizote, Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.	<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877
	Río Pizote, Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.	<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877

RESULTS

Following Hoole and Mitchell's (1981) and Bakke and Hoole's (1988) classification of papillae in digeneans, 4 types were observed: button, ciliated, rosette and domed-shaped (Fig. 2).

Button papillae. Hoole & Mitchell (1981) observed that this kind of papillae lack a cilium and are constructed from a series of tegumental protuberances; these authors proposed that they function as contact receptors. In the present study this was the predominant type on the body surface. Button papillae were arranged in 2 rings around the mouth, laterally to the frontal pit and they were present on the lateral margins of the body and the dorsal and ventral surfaces of the preacetabular region of the flukes (Fig. 2, A and B).

Ciliated papillae. Hoole & Mitchell (1981) characterized this kind of papilla with smooth-sided outgrowths, with flat tops, and with a central knob-like structure (Fig. 2, C and D). According to these authors ciliated papillae might be sensitive to changes on the concentration of amphibian urine. In this study they were observed only on the oral sucker of *G. parvicava* and on the ventral surface between both suckers in *G. megacetabularis*.

Rosette papillae. This kind of papillae consists of leaf-like tegumental outgrowths and is the largest type of papillae; they may be stretch or contact receptors (Hoole & Mitchell, 1981). They were present on the external border and on the internal surface of the ventral sucker (Fig. 2, E- G).

Domed papillae. Bakke and Lien (1978) described the domed papillae as single papillae that occur on the internal surface on the ventral sucker covered by tightly packed tegumental

protuberances. Bakke and Hoole (1988) cited that occasionally they appear in a pair close to each other, but based on our observations, each of the domed papillae was structured by 2 papillae: a single papilla with characteristics described for domed papillae and beneath, there was a flattened rosette papilla. Apparently, the flattened rosette papilla was protected by the domed papilla (Fig. 2, H). According to Hoole & Mitchell (1981), they may function as tangoreceptors.

General characteristics

Body oval and elongate, blunt anteriorly, tapering slightly posteriorly (Fig. 1). Tegument aspinose. Forebody cylindrical and narrow; hindbody conical and tapered at posterior end. Tegument surface constricted, forming numerous ridges around the body. Areas between indentations filled with knob-like protuberances, giving the tegumental surface a beaded appearance. Width of ridges and size of protuberances vary. Stylet cavity dorsal to the oral sucker on the anterior end of the body in all species, except for *G. diaster* and *G. parvicava* (Fig. 3, C and D) in which the oral sucker opening is ventral and subterminal. Oral sucker markedly smaller than the ventral sucker, except for *G. parvicava*. In the 5 species in which the acetabulum is larger than the oral sucker, the ventral sucker is protruded ventrally, giving to the body a typical dorsally flexed posture. Both the oral and ventral suckers show surface corrugations arranged radially, being more evident when the suckers are contracted. Genital pore located between both suckers on the middle line of the body. No differential tegumental ornamentation around the genital pore. Excretory pore at the posterior end of body. Papillae covering entire body surface, and were more numerous on the forebody, particularly around the oral sucker. Papillae more abundant ventrally, with a tendency to a bilaterally symmetrical arrangement (Fig. 7).

Particular characteristics

For comparison of papillar pattern of each species, 4 regions of the body were considered.

Apical region. Stylet cavity present varying in shape and size among species. Large stylet cavity dorsal to the oral sucker in *G. attenuata*, *G. bilobata*, *G. megalorchis*, and *G. megacetabularis*. *Gorgoderina diaster* and *G. parvicava* have only a vestigial stylet cavity situated more ventrally in *G. parvicava*, near the oral opening (Figs. 3D; 4D). Three button papillae flanking the stylet pit present in all species (I, II, III in Fig. 7). However, the first pair in *G. megacetabularis* is situated on the border of the stylet pit and is larger than other pairs (Fig. 3, F). In the other species, pair I outside and lateral to stylet cavity. First pair of button papillae (I) present or absent in *G. attenuata*. When present, these papillae smaller than those of *G. megacetabularis* (Fig. 3, A and F). Smaller ciliated papillae present between 3 pairs of button papillae in *G. diaster* and *G. megacetabularis* (Fig. 3, C and F). Button papillae absent on the apical region of the other species. Two additional pairs of button papillae on each side of the stylet cavity of *G. diaster* (IV, Fig. 7, C).

One additional papilla on each side of the stylet cavity of other species (Fig. 7, A, B, D and E), being more ventrally situated in *G. parvicava* and *G. megalorchis*. Additionally, a group of three papillae situated more externally in *G. megacetabularis*.

Oral sucker (Fig. 4). Papillae consistent among 6 species. Ten papillae constant around the oral aperture, but in *G. bilobata* and *G. diaster*, 2 of these are double papillae although located in a different position (Fig. 4, B and C). Additionally, 1 pair of papillae occur on border of dorsal lip and 1 papilla on each side of the oral opening. These papillae were button papillae in all species except in *G. parvicava*, where they were rosette papillae. In contrast with the other 5 species, *G. megacetabularis* has 2 groups of 3 papillae on the tegumental surface of the oral sucker. Presence and position of small button papillae on the surface of the oral sucker variable in *G. attenuata*. It was difficult to establish the papillar pattern on the oral sucker of *G. megalorchis* because of the small size of the papillae.

Ventral forebody region (Fig. 5). Ten large button papillae (5 on right lateral side and 5 on left lateral side) and a variable number of smaller button papillae arranged in 2 longitudinal rows on ventral surface between oral and ventral sucker; additionally, ciliated papillae in same area on *G. megacetabularis* and *G. parvicava*. This pattern could not be clearly observed in *G. megacetabularis* because of the large number of button papillae present in this area (Fig. 5, F). Presence and position of small button papillae were variable in *G. attenuata* (Fig. 5, A).

Ventral sucker (Fig. 6). Eighteen papillae arranged in a bilaterally symmetrical pattern clearly visible in *G. attenuata*, *G. bilobata*, *G. megalorchis* and *G. megacetabularis*. Six rosette papillae present on external ring of acetabulum, absent in *G. megacetabularis* (Fig. 6, F). Four domed papillae on internal surface of ventral sucker; 1 pair on each lateral side, and 8 flattened rosette papillae, 4 of them arranged in 2 pairs: 1 pair on the longitudinal line and 1 pair on the transverse line of the sucker. Remaining 4 flattened rosette papillae situated beneath a domed papilla. It was not possible to observe the papillar pattern on the internal surface of the ventral sucker of *G. diaster* (Fig. 6, C) and *G. parvicava* (Fig. 6, D) because of the classical contracted condition of this structure in these species. However, in *G. parvicava* we could observed one papilla on its internal surface, which suggests that another papillae may be present.

DISCUSSION

Original descriptions of the species studied herein do not mention any tegumental structures, except for *G. megacetabularis* (Mata-López *et al.*, 2005). The presence of papillae on the oral sucker surface of *G. attenuata* was described by Nadakavukaren and Nollen (1975).

SEM studies have revealed a papillar system on the body surface of species of *Phyllodistomum* that may be of taxonomic interest (Bakke, 1984, 1985; Bakke and Zdarska, 1985;

Bakke and Bailey, 1987). We think that this is also the case in species of *Gorgoderina*. The papillar pattern observed on the ventral forebody surface (2 longitudinal lines of 5 button papillae on each side of the body) appears to be homogeneous among all species examined. However, it could not be distinguished in *G. megacetabularis* because of the large number of papillae on this region .

Ultrastructural observations by Hoole and Mitchell (1981) and Hoole *et al.* (1983) revealed the presence of a frontal stylet cavity associated with penetration gland pores in *G. vitelliloba*. Hoole *et al.* (1983) suggested that the stylet cavity or frontal pit has no apparent function in juveniles or adults, and it may be a vestigial structure. Similar structures can be observed only in *G. diaster*, *G. parvicava*, and *G. megacetabularis*, whose penetration glands were confirmed with observations by light microscopy. However, the function of these structures on gravid specimens is still uncertain. Ontological and physiological studies are needed to clarify their activity.

In this study we confirmed the observations of Nadakavukaren and Nollen (1975), Hoole and Mitchell (1981), and Bakke and Hoole (1988) who observed 4 types of sensory papillae. However, we found that the form of these papillae among the 6 studied species was different. The button and ciliated papillae in *G. attenuata*, *G. megalorchis*, *G. diaster*, *G. bilobata*, and *G. megacetabularis* were similar to those described in *G. attenuata*, *P. conostomum*, and *G. vitelliloba* by Nadakavukaren and Nollen (1975), Bakke and Lien (1978), and Bakke and Hoole (1988). However, the button and rosette papillae present in *G. parvicava* differ in size and form from the other species studied. The arrangement of the tubercles on the button papillae is more regular than in the other species, and they were flattened in contrast with the rounded button papillae observed in the remaining species. The presence of rosette papillae on the ring and internal surface of the ventral sucker has been mentioned by these authors, but they did not mention differences among them. The rosette papillae on the lip of the ventral sucker are rounded and well developed, whereas the rosette papillae within this structure are larger in diameter and more flattened. These authors described the domed papillae as a single papilla, but based on our observations, each of these comprises 2 papillae: 1 papilla with the characteristics described by these authors for domed papillae and the other papilla beneath the first one, resembling the rosette flattened papillae on the internal surface of the ventral sucker. It seems that 1 papilla is protecting the other.

Detailed studies on the ultrastructural characteristics of digeneans can provide useful information in the taxonomic study of the groups. Particularly, the differentiation of species of gorgoderids, as well as the delimitation of genera in this family of digeneans has been very difficult using the traditional morphological characters. The information provided herein helps to clarify the complex taxonomic history of the group.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Florencia Bertoni, Mathew Bolek, Elisa Cabrera, Agustín Jiménez, Elizabeth Martínez, Rogelio Rosas, Alejandro Ocegüera and Alejandro Zaldivar for their help in the field. Thanks also to Daniel R. Brooks and Anindo Choudhury for the donation of specimens. Special thanks to Sara Fuentes Soriano and Berenit Mendoza Garfías (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México) for their help with the SEM and Gerardo Pérez-Ponce de León, Adrián Nieto Montes de Oca, and Victor Hugo Reynoso Rosales for revising a preliminary version of the manuscript. This study was funded in form of scholarship to RML by Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP), Universidad Nacional Autónoma de México and by a research grant from the National Science Foundation (NSF) DEB-0102383 to J. A. Campbell and VLR.

LITERATURE CITED

- Abdul-Salam, A., S. B. Nair, and H. Ashkanani.** 2000. Surface ultrastructure of *Stictodora fuscatum* (Trematoda: Heterophyidae) from Kuwait Bay. *Parasitología al Día* 24: 1-8.
- Bakke, T. A.** 1984. A redescription of adult *Phyllodistomum umblae* (Fabricius) (Digenea: Gorgoderidae) from *Salvelinus alpinus* (L.) in Norway. *Zoologica Scripta* 13: 89-99.
- Bakke, T. A.** 1985. *Phyllodistomum conostomum* (Olsson, 1876) (Digenea: Gorgoderidae): a junior subjective synonym for *P. umblae* (Fabricius, 1870). *Zoologica Scripta* 14: 161-168.
- Bakke, T. A., and R. E. Bailey.** 1987. *Phyllodistomum umblae* (Fabricius) (Digenea: Gorgoderidae) from British Columbia salmonids: a description based on light and scanning electron microscopy. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1703-1712.
- Bakke, T. A., and D. Hoole.** 1988. The microtopography and papillar arrangement on adult *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson) (Digenea, Gorgoderidae) from amphibians in relation to fish gorgoderids. *Zoologica Scripta* 17: 223-230.
- Bakke, T. A., and L. Lien.** 1978. The tegumental surface of *Phyllodistomum conostomum* (Olsson, 1876) (Digenea), revealed by scanning electron microscopy. *International Journal for Parasitology* 8: 155-161.
- Bakke, T. A., and Z. Zdarska.** 1985. Tegumental microtopography and papillae arrangement of adult *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816) (Digenea: Gorgoderidae) from pikes *Esox lucius* L. *Folia Parasitologica* 32: 43-49.
- Busta, J., and V. Nasincova.** 1988. Scanning electron microscopy of the egg, sporocyst, cercaria, metacercariae, and adult of *Opisthioglyphe ranae* (Frolich, 1791) (Trematoda: Plagiiorchiidae). *Folia Parasitologica* 35: 97-103.

- Cifrian, B., and P. García-Corrales.** 1988. Scanning electron microscopy of adult *Dicrocoelium dendriticum*. Parasitology Research 74: 235-242.
- Cribb, T. H.** 1987. A new species of *Phyllodistomum* (Digenea: Gorgoderidae) from Australian and New Zealand freshwater fishes with notes on the taxonomy of *Phyllodistomum* Braun, 1899. Journal of Natural History 21: 1525-1538.
- Edwards, H. H., P. M. Nollen, and M. J. Nadakavukaren.** 1977. Scanning and transmission electron microscopy of oral sucker papillae of *Philophthalmus megalurus*. International Journal for Parasitology 7: 429-437.
- Ferrer, J. R., M. Gracenea, M. Trullols, and O. Gonzalez-Moreno.** 1996. Ultrastructural observations of the tegument of *Postorchigenes gymnesicus* (Digenea: Lecithodendriidae). Journal of Helminthology 70: 13-19.
- Fried, B., and T. Fujino.** 1984. Scanning electron microscopy of *Echinostoma revolutum* (Trematoda) during development in the chick embryo and the domestic chick. International Journal for Parasitology 14: 75-81.
- Fujino, T., Y. Ishii, and D. W. Choi.** 1979. Surface ultrastructure of the tegument of *Clonorchis sinensis* newly excysted juveniles and adult worms. Journal of Parasitology 65: 579-590.
- Goodchild, C. G.** 1943. The life-history of *Phyllodistomum solidum* Rankin, 1937, with observations on the morphology, development and taxonomy of the Gorgoderinae (Trematoda). Biological Bulletin 84: 59-86.
- Hoole, D., and J. B. Mitchell.** 1981. Ultrastructural observations on the sensory papillae of juvenile and adult *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda: Gorgoderidae). International Journal for Parasitology 11: 411-417.
- Hoole, D., J. B. Mitchell, and R. Mason.** 1983. Ultrastructural observations on the penetration glands of *Gorgoderina vitelliloba* (Digenea: Gorgoderidae). International Journal for Parasitology 13: 83-89.
- Mata-López, R., V. León-Règagnon, and D. R. Brooks.** 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. Journal of Parasitology 91: 403-410.
- Moravec, F.** 2002. External morphological differences between *Crepidostomum farionis* and *Crepidostomum metoecus* (Trematoda: Allocreadidae), parasites of salmonids, as revealed by SEM. Folia Parasitologica 49: 211-217.
- Nadakavukaren, M. J., and P. M. Nollen.** 1975. A scanning electron microscopic investigation of the outer surfaces of *Gorgoderina attenuata*. International Journal for Parasitology 5: 591-595.

- Sobhon, P., T. Koonchornboon, H. C. Yuan, E. S. Upatham, P. Saitongdee, M. Krautrachue, P. Bubphaniroj, and P. Vongpayabal.** 1986. Comparison of the surface morphology of adult *Schistosoma japonicum* (Chinese, Philippine, and Indonesian strains) by scanning electron microscopy. *International Journal for Parasitology* 16: 205-216.
- Tandon, V., and S. C. Maitra.** 1987. Scanning electron microscopy of the tegumental surfaces of some *Orthocoelium* species (Trematoda: Paramphistomata). *Helminthologia* 24: 171-181.
- Thomas, J. D.** 1958. Studies on the structure, life history and ecology of the trematode *Phyllodistomum simile* Nybelin, 1926 (Gorgoderidae: Gorgoderinae) from the urinary bladder of Brown Trout, *Salmo trutta* L. *Proceedings of the Zoological Society of London* 130: 397-435.
- Thulin, J.** 1980. Scanning electron microscopic observations of *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (Digenea: Sanguinicolidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 63: 27-32.
- Zdarska, Z., T. A. Bakke, and T. N. Soboleva.** 1988. Scanning electron microscopy of the trematode *Brachylaimus aequans* (Looss, 1899). *Folia Parasitologica* 35: 277-279.

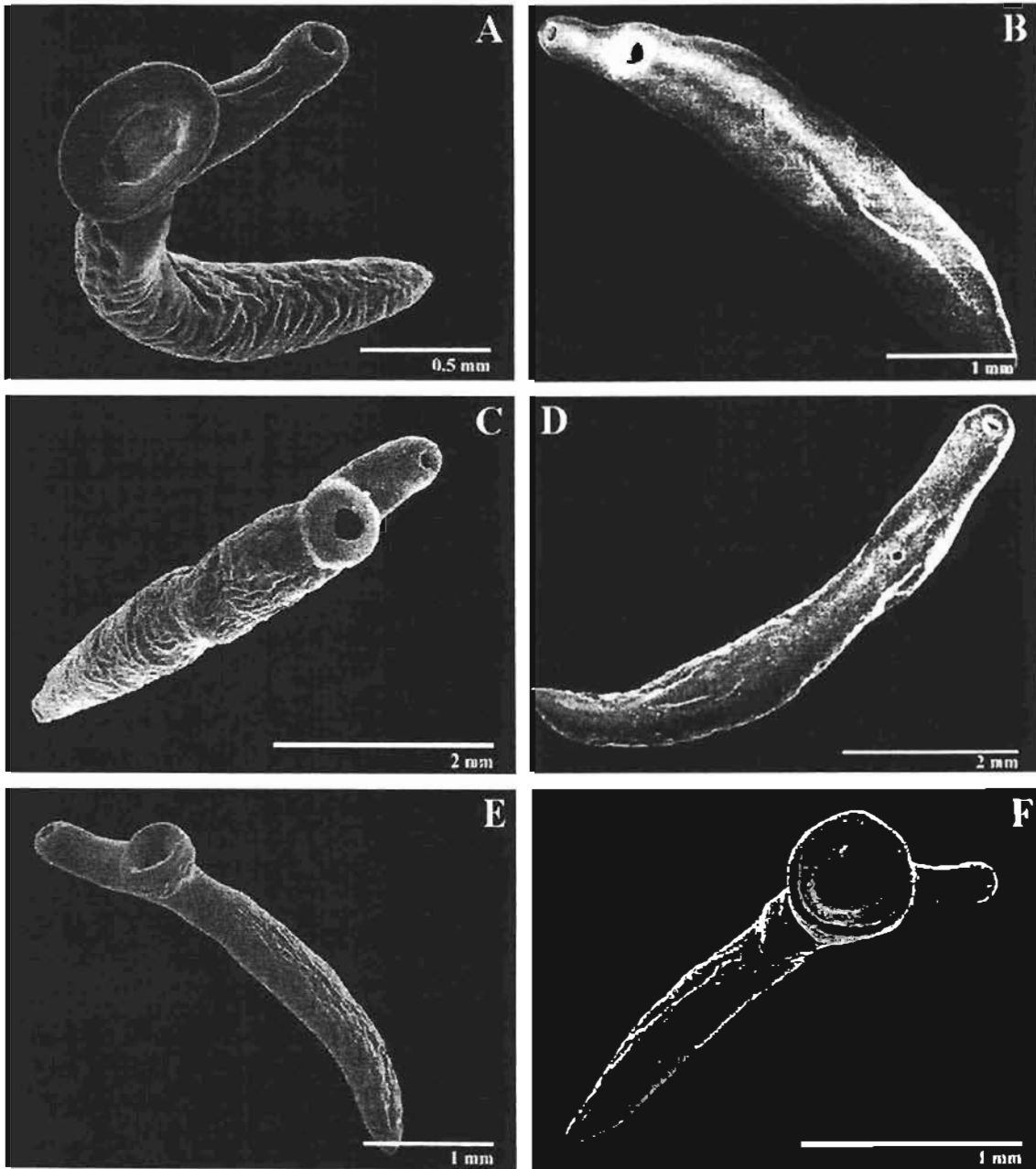


Figure 1. SEM of ventral view of the body. A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*.

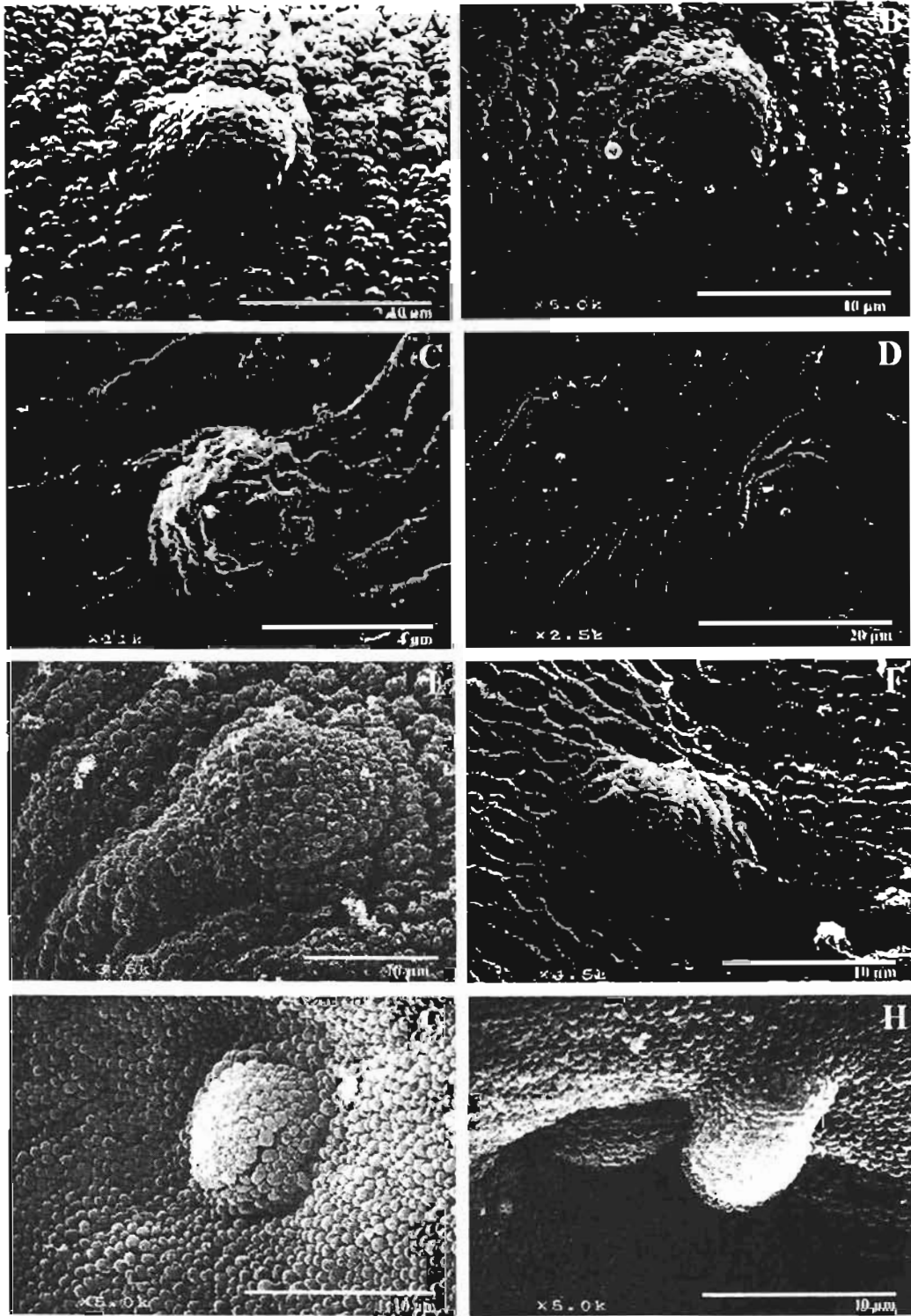


Figure 2. SEM of papillae types. **A.** Button papilla on oral sucker of *Gorgoderina attenuata*. **B.** Button papilla on oral sucker of *G. bilobata*. **C.** Ciliated papilla on body surface of *G. megacetabularis*. **D.** Ciliated papillae on oral sucker of *G. parvicava*. **E.** Rosette papilla on ventral sucker of *G. attenuata*. **F.** Rosette papilla on oral sucker of *G. parvicava*. **G.** Rosette papilla on internal surface of ventral sucker of *G. attenuata*. **H.** Rosette and domed papillae on internal surface of ventral sucker of *G. attenuata*.

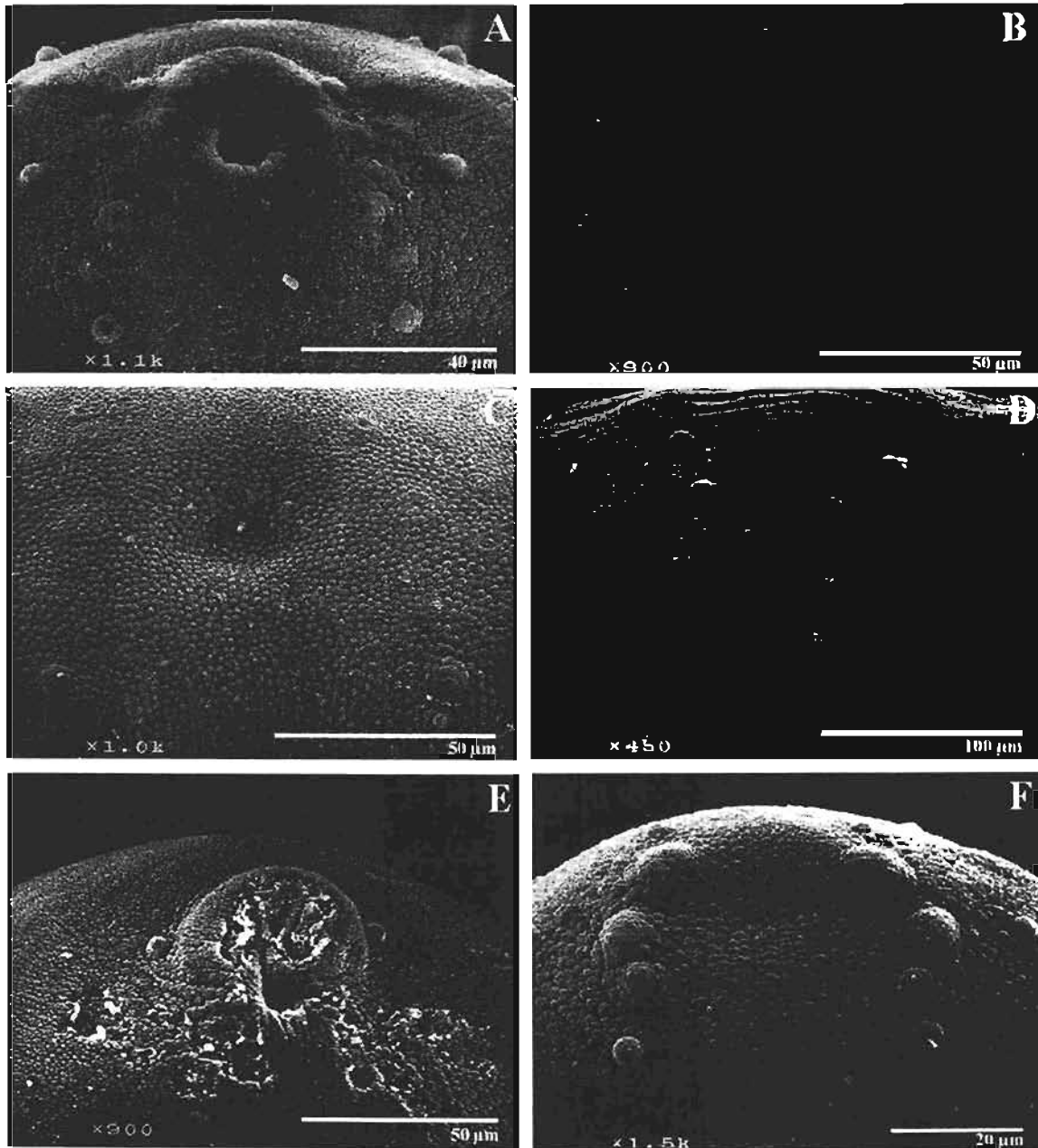


Figure 3. SEM of apical region, papillar pattern around of stylet cavity. A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*.

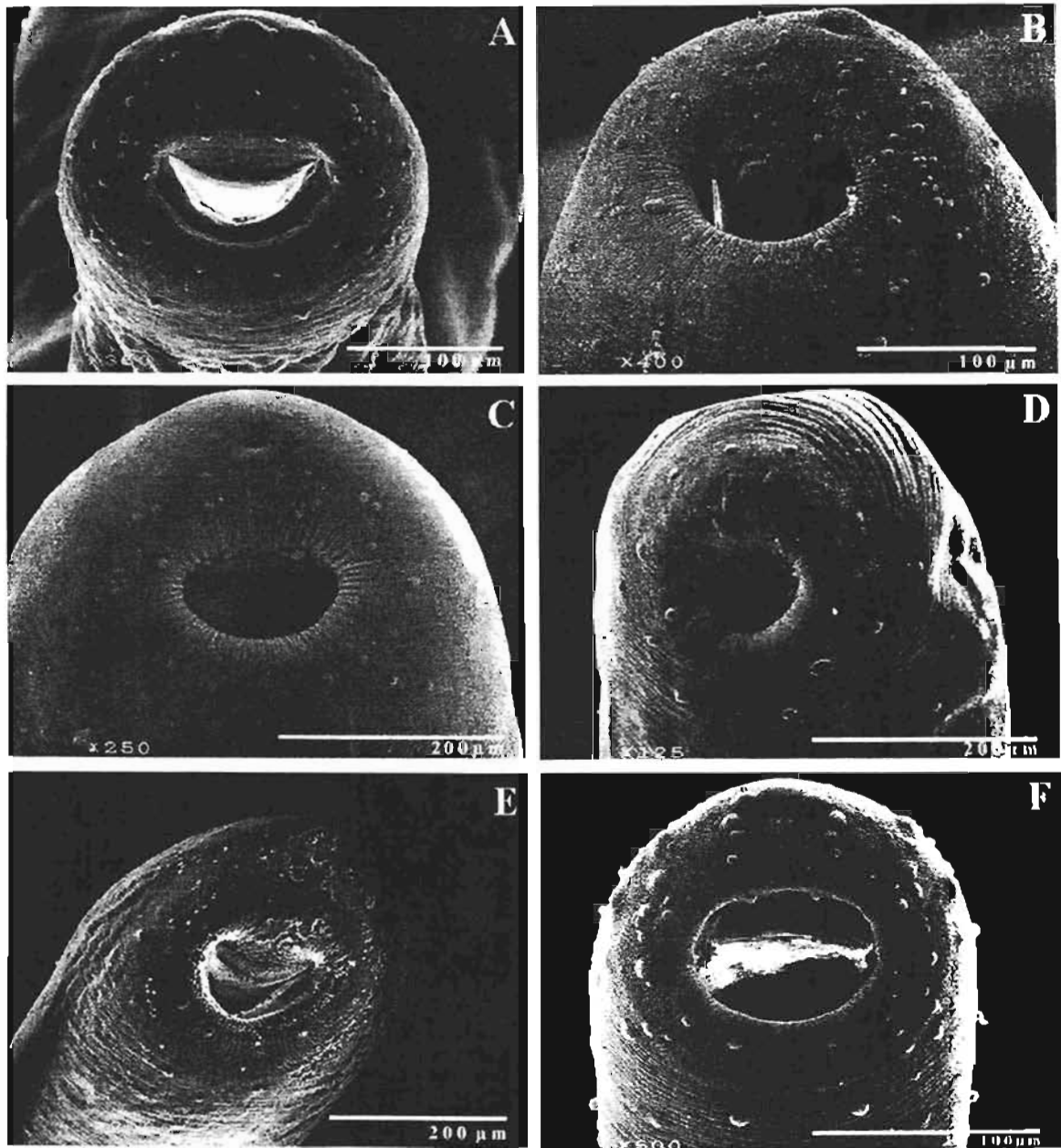


Figure 4. SEM of oral sucker. A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*.

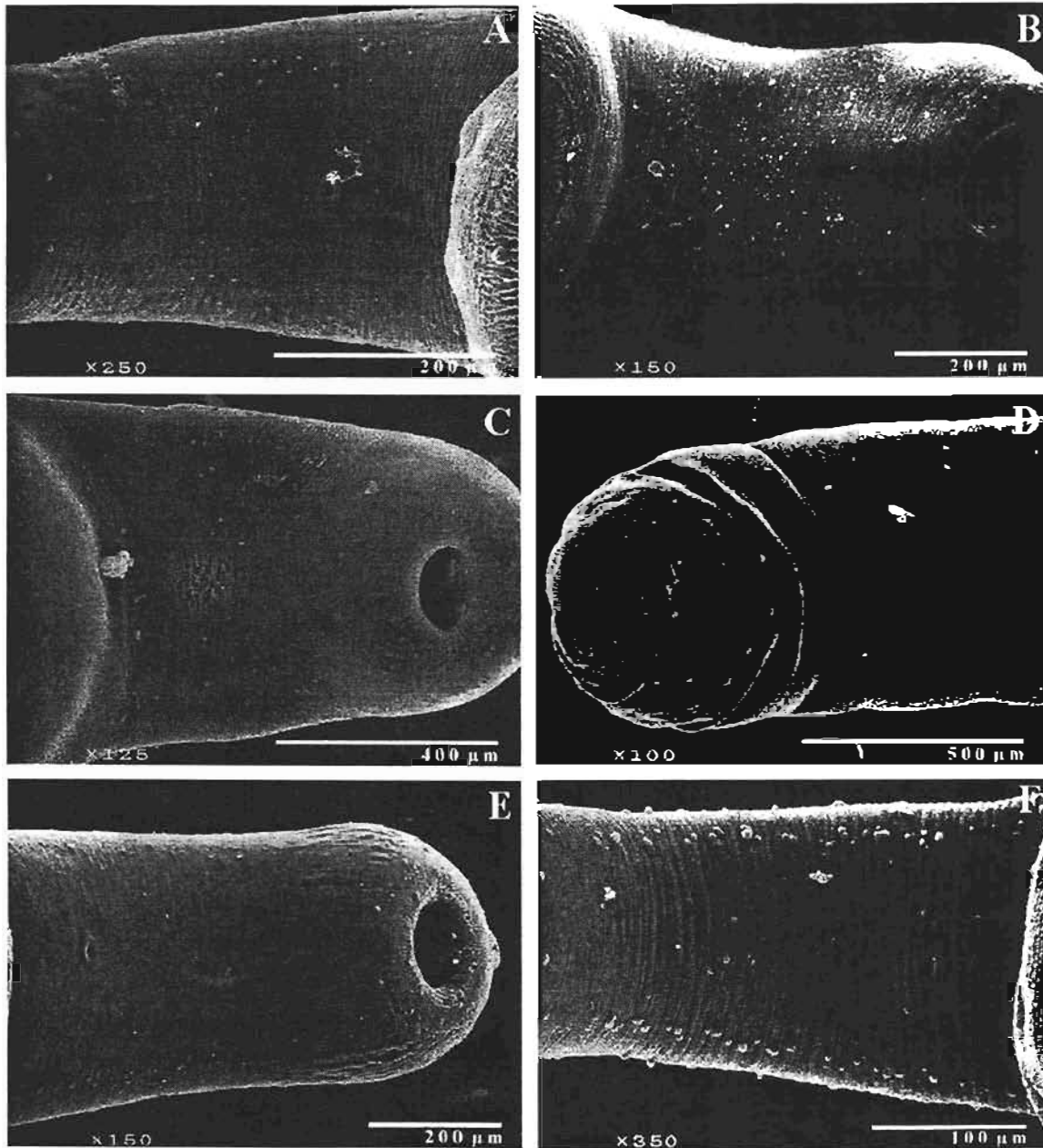


Figure 5. SEM of ventral forebody region. A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*.

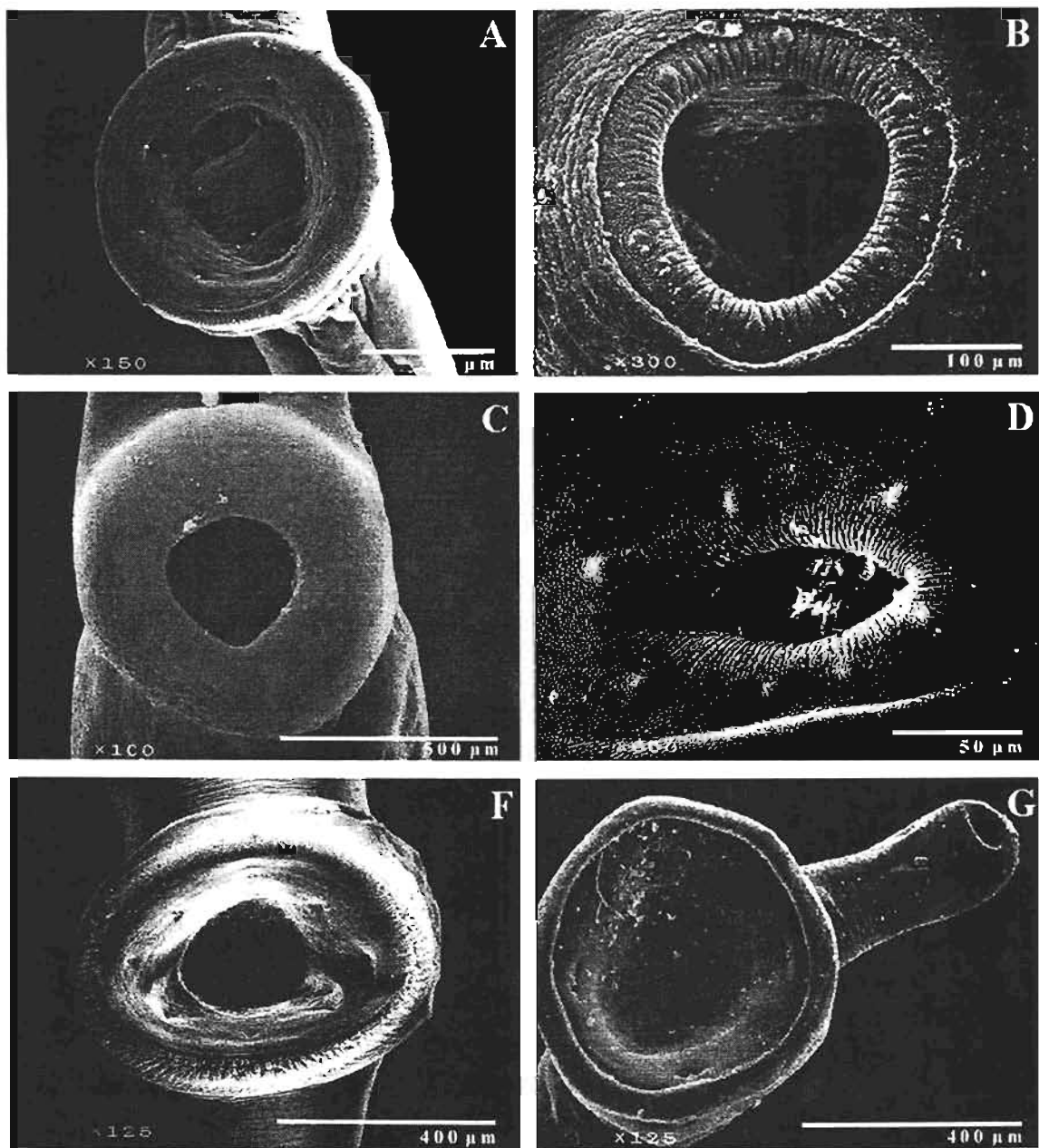


Figure 6. SEM of ventral sucker. A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*.

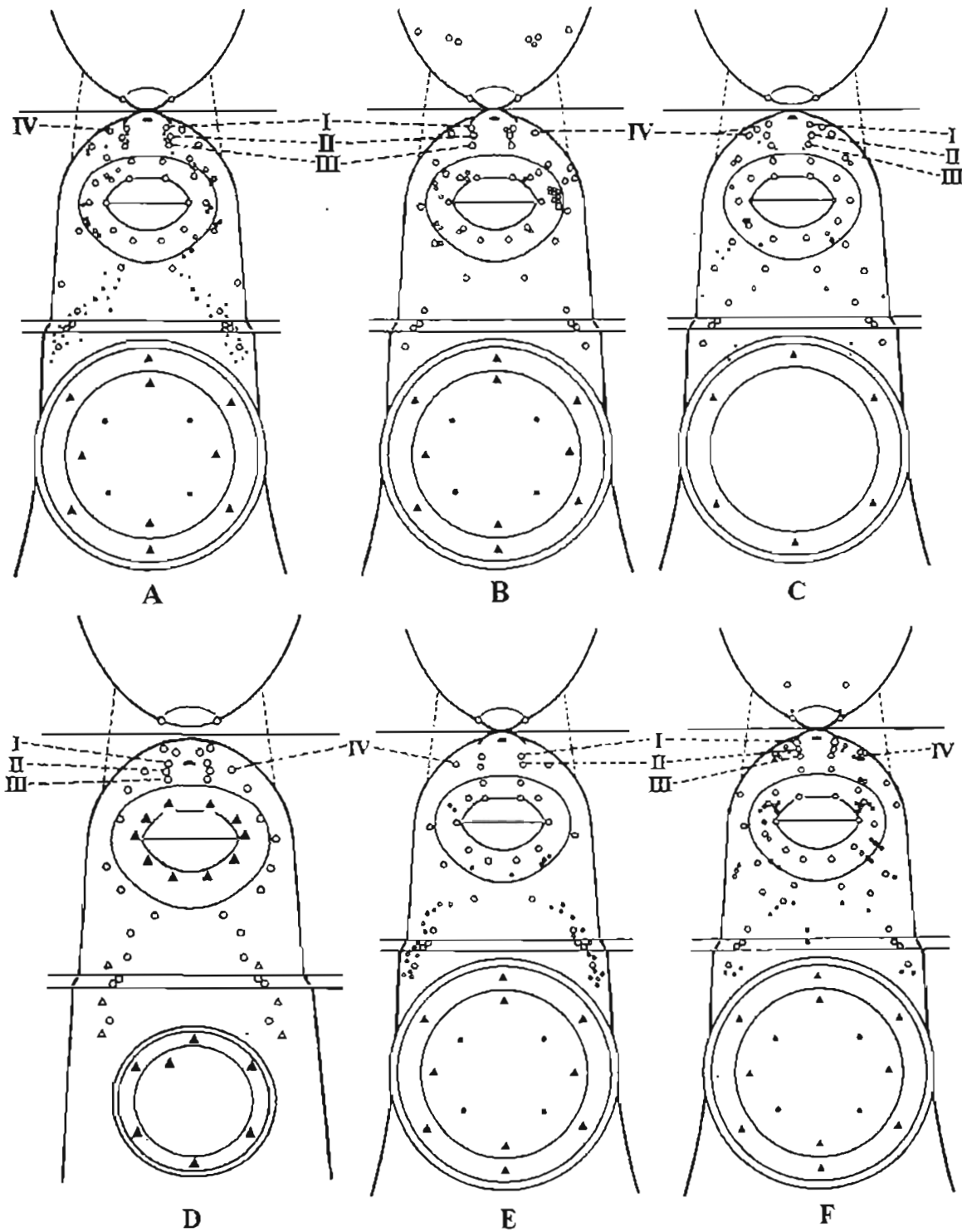


Figure 7. Papillar pattern diagram (modified from Bakke and Hoole, 1988). A. *Gorgoderina attenuata*. B. *G. bilobata*. C. *G. diaster*. D. *G. parvicava*. E. *G. megalorchis*. F. *G. megacetabularis*. Open circles indicate consistent papillae; full circles on ventral sucker domed-rosette papillae; full triangles on ventral sucker indicate rosette papillae, and full circles on oral sucker and are between oral and ventral suckers, indicate papillae occasionally missing. I-IV indicate pairs of button papillae flanking the stylet pit.

CAPÍTULO IV

Estudios moleculares en *Gorgoderina attenuata* (Digenea: Gorgoderidae): implicaciones filogenéticas

Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Apdo. Postal 70-153. C. P. 04510, México, D. F. México.

Resumen

Gorgoderina attenuata fue descrita en el sur de Canadá como parásito de la vejiga urinaria de anfibios del género *Rana*. Esta especie fue registrada por primera vez en México por Sokoloff y Caballero en 1933. En 1953, Pigulevsky describió a *G. skarvilovitschi* tomando como base el trabajo de los primeros autores. Sin embargo, en registros posteriores en México solamente se ha considerado a *G. attenuata* como especie válida, observándose en ella una amplia variación intraespecífica. Con base en los registros, *G. attenuata* presenta una distribución que va desde el Norte de Estados Unidos, centro y sureste de México hasta la región noroeste de Guatemala. Se llevó al cabo un estudio morfológico del material biológico preservado asignado a esta especie y un estudio molecular con secuencias del 28S ribosomal y COI mitocondrial de ejemplares de esta especie provenientes de localidades de México y Estados Unidos con el objetivo de determinar si *G. attenuata* es una o varias especies. En el estudio morfológico se encontraron seis morfotipos en México, de los cuales uno corresponde con la descripción original de *G. attenuata*.

Palabras clave: Filogenia, *Gorgoderina*, *Gorgoderina attenuata*, *Gorgoderina megalorchis*, *Gorgoderina bilobata*, *Gorgoderina simplex*, DNA nuclear, DNA mitocondrial, COI, 28S.

Introducción

Los miembros del género *Gorgoderina* son tremátodos hermafroditas que habitan principalmente la vejiga urinaria de una gran variedad de anfibios. El género presenta distribución mundial con excepción de Australia; en él se han descrito 60 especies, de las cuales *Gorgoderina attenuata* y *G. vitelliloba* son las que presentan una área de distribución continua más amplia (Mata-López *et al.*, 2005). *Gorgoderina attenuata* fue descrita por Stafford (1902) de ejemplares recobrados de la vejiga urinaria de *Rana catesbeina* y *R. virescens* como *Gorgodera attenuata* y en 1905 fue transferida por este mismo autor al género *Gorgoderina* a partir de la propuesta hecha por Looss (1902). Esta especie se ha registrado en localidades de Canadá, Estados Unidos, México y Guatemala, sin presentar una especificidad hospedatoria estricta, pues parasita la vejiga urinaria tanto de anuros como de urodelos (Cuadro 1).

En México esta especie fue registrada por vez primera por Sokoloff y Caballero (1933) como parásita de la vejiga urinaria de *Rana montezumae* de la Ciénaga de Lerma. El dibujo presentado

Cuadro 1. Registros de *G. attenuata* obtenidos de las bases de datos de las colecciones parasitológicas y colectas recientes.

Localidad	Autor	Hospedero
<u>Estados Unidos</u>		
Toronto, Canadá	Stafford, 1902	<i>Rana catesbeiana</i> y <i>R. virescens</i>
Potomac River Bank, Washington	Macintosh, 1941*	<i>R. catesbeiana</i> y <i>R. pipiens</i>
Barron CO, Red Cedar River, Wisconsin	Williams y Taft, 1979*	<i>R. pipiens</i>
Kalaamazoo CO, Turkey	Muzzall, 1990*	<i>Rana</i> sp.
Jackson CO, Illinois	Lampley, 1991*	<i>R. catesbeiana</i>
Anderson CO, 18 Mile Creek	Noble y Fontenot, 1991*	<i>R. catesbeiana</i>
La-Rue Pine Hills Ecological Area, Illinois	Andrews <i>et al.</i> , 1992	<i>R. catesbeiana</i>
Cochise CO, Chiricahua MTNS, Wisconsin	Bursey, 1997*	<i>R. chiricahuensis</i>
Ransom CO, Turkey	Bursey, 1999*	<i>R. pipiens</i>
Arizona	Goldberg <i>et al.</i> , 1998	<i>R. catesbeiana</i>
Nebraska	Colectas recientes	<i>R. catesbeiana</i>
<u>México</u>		
Ciénaga de Lerma, Estado de México	Sokoloff y Caballero, 1933	<i>R. montezumae</i>
Xochimilco, México D. F.	Caballero 1942, 1946	<i>R. montezumae</i>
Ciénaga de Lerma, Estado de México	Caballero 1942	<i>R. montezumae</i> y <i>R. pipiens</i>
Ciénaga de Lerma, Estado de México	Bravo, 1943	<i>Ambystoma tigrinum</i>
Lago de Texcoco, Estado de México	Lamothe <i>et al.</i> , 1997	<i>R. montezumae</i>
Lago de Pátzcuaro, Michoacán	García <i>et al.</i> , 1993	<i>R. dunni</i>
Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén <i>et al.</i> , 2000; Paredes <i>et al.</i> , 2004; Goldberg <i>et al.</i> , 2002	<i>R. vaillantii</i>
Ciénaga de Lerma, Estado de México	Mata-López <i>et al.</i> , 2000	<i>A. lermaensis</i>
Sonora, México	Goldberg y Bursey, 2002	<i>Leptodactylus melanonotus</i>
Dakota del Norte y Dakota del Sur	Goldberg <i>et al.</i> , 2001	<i>R. pipiens</i>
Agostitlán, Michoacán	Colectas recientes	<i>Ambystoma</i> sp.; <i>Rana</i> sp.
Atenquique, Jalisco	Colectas recientes	<i>Rana</i> sp.
Cerro Baúl, Oaxaca	Colectas recientes	<i>R. forreri</i>
Cointzio, Michoacán	Colectas recientes	<i>R. megapoda</i>
Coquimatlán, Colima	Colectas recientes	<i>L. melanonotus</i>
Zacapu, Michoacán	Colectas recientes	<i>A. andersoni</i>
Santiago Tamazola, Oaxaca	Colectas recientes	<i>R. spectabilis</i> ; <i>R. zweifeli</i>
Paso Canoa, Oaxaca	Colectas recientes	<i>R. spectabilis</i> , <i>R. zweifeli</i>
Cutzaróndiro, Michoacán	Colectas recientes	<i>R. zweifeli</i>
Chilpancingo, Guerrero	Colectas recientes	<i>R. cf forreri</i>
Las Trojes, Michoacán	Colectas recientes	<i>R. zweifeli</i>
Tumbiscatio de Rutz, Michoacán	Colectas recientes	<i>Rana</i> sp.
<u>Guatemala</u>		
Suchitepequez	Caballero, 1946	<i>Rana</i> sp.

* Información obtenida de <http://www.ipsi.barc.usda.gov/bnpecu>

por estos autores en su redescrición de la especie muestra cierto grado de variación en la lobulación de los testículos con respecto al de la descripción original de *G. attenuata*, lo que llevó a Pigulevsky (1953) a describir *G. skarvilovitschi* basándose solo en el trabajo publicado, sin consultar el material colectado en la Ciénaga de Lerma. Aunque Yamaguti (1971) consideró cómo válida a *G. skarvilovitschi*, otros autores han considerado estas diferencias como variación intraespecífica. Por esta razón, los registros posteriores de ejemplares de *Gorgoderina* que guardan alguna semejanza con la descripción de Sokoloff y Caballero (1933) se han asignado a la especie *G. attenuata* sin considerar en ninguno de los casos a la especie *G. skarvilovitschi* (Lamothe *et al.*, 1997; Goldberg *et al.*, 1998; Guillén *et al.*, 2000; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000; Goldberg *et al.*, 2001; Goldberg y Bursey, 2002; Goldberg *et al.*, 2002; Mata-López *et al.*, 2002; Paredes *et al.*, 2004).

Con este marco teórico, los objetivos del presente estudio son emplear marcadores tanto nucleares como citoplásmicos para determinar las relaciones entre las que hasta la fecha se han considerado como poblaciones de *G. attenuata*; correlacionar los datos moleculares con la información morfológica obtenida a partir de observaciones realizadas en ejemplares preservados de esta especie y determinar si las poblaciones estudiadas corresponden con un solo taxón ampliamente distribuido, o bien se trata de varias especies crípticas.

Materiales y Métodos

Recolecta del material biológico

Se recolectaron ejemplares de varias especies de anfibios en localidades de México entre 2000 y 2005 (Cuadro 2). Éstos fueron sometidos a un examen helmintológico general, obteniéndose ejemplares de *Gorgoderina* spp. con diferentes grados de maduración, los cuales se lavaron en solución salina 0.6% para su observación en vivo. Se fijó una muestra de estos ejemplares con formol al 4% caliente y se preservó en etanol al 70% en frascos de vidrio, se etiquetaron con los datos de colecta precisos; posteriormente, se procesaron con las técnicas convencionales en helmintología (Lamothe, 1997). El material montado fue observado por medio de un microscopio óptico de luz y determinado con ayuda de literatura especializada. Se fijó y preservó directamente en alcohol absoluto (etanol 100%) una muestra semejante de ejemplares de cada especie para su uso en técnicas de biología molecular. Algunos ejemplares de *Gorgoderina bilobata* preservados en alcohol absoluto fueron obtenidos por donación (Cuadro 2).

Análisis morfológico

Se revisaron en el microscopio óptico ejemplares asignados a la especie *G. attenuata* preservados en preparaciones permanentes obtenidas en préstamo de la Colección Nacional de Helmintos, CNHE (1178, 1179, 1180, 1182, 1183, 1184, 1185, 1446, 1544, 1547, 1548, 2415, 2416, 3401-3405, 3412, 3413 y 3793.); de la colección del Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, HWML (740, 17079, 20121-20126, 20888, 20955, 21344, 21949, 24898, 31259, 33206), del New Brunswick Museum (NBM) (3542, 10 preparaciones no catalogadas) y de la US National Parasite Collection, USNPC (542-14/18, M1288-16, M1546-17); de igual manera, se revisó el material biológico recientemente recolectado y procesado para su observación en microscopía óptica. De este material se evaluó el estado de madurez somática y sexual de los ejemplares de acuerdo con el tamaño y forma de los órganos reproductores (vitelógenas, ovario y testículos) y el estado de gravidez del útero con respecto de las dimensiones corporales. Con estos datos, se hizo un estudio comparativo morfológico, considerando igualmente, el tipo de hospedero y la distribución que presenta cada uno de los lotes. Cabe mencionar que aún cuando se revisaron ejemplares inmaduros y maduros tanto somática como reproductivamente, para la selección de los morfotipos se tomaron en cuenta aquellos estados que fueran más frecuentes dentro de las poblaciones.

Análisis molecular

Para obtener el DNA genómico, inicialmente se digirió cada uno de los ejemplares por separado en una mezcla de proteinasa K (25 mg/ml), 500 µl de buffer STE y 75 µl de SDS al 10%; las muestras se incubaron durante 24 horas a 55° C; posteriormente, se extrajo el DNA total usando el método de extracción fenol-cloroformo (Hillis *et al.*, 1996) y el kit de extracción DNeasy Tissue Kit de QIAGEN. Se usó la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar parcialmente el gen ribosomal 28S y el gen mitocondrial citocromo-C oxidasa (COI) de cada una de las muestras. Para la amplificación y secuenciación parciales del gen ribosomal 28S (incluyendo la región variable D1) se usaron los iniciadores 28S-Y 5'CTA ACC AGG ATT CCC TCA GTA ACG GCG AGT 3' y el 28S-Z 5'AGA CTC CTT GGT CCG TGT TTC AAG AC3' (Palumbi, 1996). Para la amplificación de secuencias parciales de la COI se utilizaron los iniciadores JB3: 5'TTT TTT GGG GAT CCT GAG GTT TAT3' y JB4.5: 5'TAA AGA AAG AAC ATA ATG AAA ATG3' (Morgan y Blair, 1998). El volumen final de la reacción de amplificación fue de 25 µl, utilizándose los siguientes reactivos para cada una de las muestras: 2.5 µl de Buffer PCR, 2.5 µl de dNTP's, 1.25 µl de MgCl₂, 2.5 µl de cada uno de los iniciadores a una concentración de 10 pmol, 0.125 µl de Taq polimerasa (Amplificasa de Biogenica) y 2 µl de templado. Las condiciones de la PCR para los segmentos ribosomales y mitocondriales iniciaron con una temperatura de desnaturalización de 94°

C y 95° C por 5 min., seguida por 35 ciclos de 94° C y 95° C por 30 seg., una temperatura de alineación de 55° C y 47° C por 45 seg., y una temperatura de elongación de 72° C por 1.5 min., respectivamente; para completar la elongación las muestras se mantuvieron a 72° C por 10 min. y finalmente a 4° C. Los fragmentos se purificaron por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1%, seguida por el método de purificación recomendado por los fabricantes de QIAquick PCR Purification Kit (250) de QIAGEN. Para conocer la concentración del fragmento purificado en el volumen final, los amplificados se corrieron en un gel de agarosa al 1% colocando 2 µl de cada muestra más 1 µl de Blue juice y, por separado, 2 µl de Mass Ruler DNA Ladder. La reacción de secuenciación se realizó usando el método enzimático descrito por Sanger *et al.* (1977) con los parámetros recomendados para el Big Dye Terminator®, empleando por cada muestra y por cada iniciador utilizado 2 µl de Edge BioSystems 2.5X Sequencing Diluent, 2 µl de Dye Terminator Mix, 1 µl del iniciador a la misma concentración empleada en la amplificación (10 pmol) y 3 o 4 µl del templado dependiendo de la concentración calculada para cada muestra (fragmento purificado), agregándose la cantidad restante de agua bidestilada estéril para un volumen final de 10 µl. El ciclo de reacción que se usó fue de acuerdo al protocolo recomendado para el Edge BioSystems SX Sequencing Diluent: un paso inicial de desnaturalización a 96° C por 3 min., seguido por 25 ciclos de 96° C por 10 seg., en el paso siguiente se empleó la misma temperatura de alineación que se utilizó en la amplificación del segmento para cada uno de los marcadores por un lapso de 5 seg., seguida por un periodo de elongación de 4 minutos a 60° C y para completar la elongación las muestras se mantuvieron a 60° C por 4 minutos, manteniéndose finalmente a 4° C. La lectura de las secuencias se llevó a cabo en un secuenciador automático ABI Prism 310. La edición de las secuencias obtenidas para cada uno de los marcadores se realizó manualmente con el programa de cómputo BioEdit version 7.0.4.1 (Hall, 1999); se realizó una prueba de BLAST con cada una de las secuencias obtenidas para corroborar que se tratara de las secuencias esperadas. La alineación fue realizada en ClustalW (implementado en BioEdit 7.0.4.1) y corroboradas a ojo, tomando como referencia la secuencia de *Gorgodera cygnoides* (número de acceso en el GenBank AF151938) para el gen 28S y la secuencia de *Paragonimus westermani* (número de acceso en el GenBank AF540958) para la COI, ambas fueron eliminadas del análisis filogenético.

Se construyó una matriz de datos moleculares combinando ambos marcadores: 25 taxones y 699 posiciones nucleotídicas para las secuencias parciales del gen ribosomal 28S y 24 taxones y 377 posiciones nucleotídicas para las secuencias parciales de la COI; éste dio como resultado una matriz combinada de 33 taxones por 1076 posiciones nucleotídicas (Anexo 1).

Con base en cada marcador se construyeron matrices de distancias pareadas en PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) con el objetivo de establecer la variación molecular intra e interespecífica entre

cada una de las muestras de las especies incluidas. Las matrices de datos de cada marcador por separado y combinadas se utilizaron para reconstruir las relaciones entre los taxones utilizando el algoritmo de Máxima Parsimonia (MP). Para cada marcador se realizó un análisis por medio de una búsqueda heurística con los siguientes parámetros: 1 millón de réplicas al azar, los caracteres se tomaron como no ordenados y con igual peso para todos, los gaps fueron tratados como datos faltantes, la condición plesiomórfica fue determinada por el método del grupo externo, empleándose para tal efecto las secuencias de *G. bilobata* (GNP1 y GNP2), adición de secuencias al azar, y TBR como algoritmo de intercambio de ramas. Para el análisis combinado se realizó una búsqueda heurística con un millón de réplicas al azar, tomando los mismos parámetros que para los dos anteriores análisis, incluyéndose solo aquellas muestras que contaban con las secuencias de ambos marcadores (Cuadro 2). Para evaluar el soporte de las ramas de las topologías obtenidas se usaron el soporte de ramas de Bremer implementado en el programa de cómputo Autodecay 4.0 (Eriksson, 1998) y una prueba de Bootstrap no paramétrico y Jackknife -con 1000 pseudoréplicas al azar cada uno- implementados en PAUP 4.010b.

Resultados

Análisis morfológico

Con base en las observaciones de los ejemplares estudiados de *G. attenuata*, se distinguieron 7 morfotipos identificados como: 0, que corresponde con la descripción original y con el material utilizado para la redescrición de la especie, y los morfotipos 1, 2, 3, 4, 5 y 6, distribuidos en México. En el Cuadro 3 se enlistan las características diferenciales de cada morfotipo. Éstos fueron caracterizados básicamente por el grado de lobulación de las glándulas vitelógenas, así como por el tamaño del ovario con respecto al tamaño de ambos testículos y la posición del complejo vitelógenas-ovario-testículos en la región postacetabular.

De los morfotipos distribuidos en México, el número 2 es similar en morfología al que se distribuye en Estados Unidos (0), y ambos coinciden con la descripción original de la especie.

En el cuadro 4 se muestra la correspondencia entre el material examinado y el morfotipo respectivo.

Análisis molecular

Del material biológico fresco procesado para las técnicas de biología molecular, se obtuvieron las secuencias parciales del gen 28S y del gen COI de los ejemplares señalados en el cuadro 2.

Cuadro 2. Ejemplares de gorgodéridos recolectados en el presente estudio. La clave corresponde a los ejemplares utilizados en el análisis molecular. * Donados por A. Choudhury y D. Green, USGS. † Donado por M. Bolek, UNL.

Especie	Hospedero	Localidad	Clave	Secuencia obtenida
<i>Gorgoderina bilobata</i> *	<i>Bufo boreas</i>	Glacier National Park, Manitoba	GNP1	28S-COI
			GNP2	28S-COI
<i>Gorgoderina megalorchis</i>	<i>Rana berlandieri</i>	Paso Canoas, Oaxaca	PC1	28S-COI
	<i>R. zweifeli</i>	Paso Canoas, Oaxaca	PC2	COI
<i>Gorgoderina attenuata</i>	<i>Rana cf. forreri</i>	Mojileca, Guerrero	Gro1	28S
			Gro2	28S
	<i>Rana clamitans</i>	Hammend, Louisiana	LOU	28S-COI
	<i>Rana sp.</i>	Cuizaróndiro, Michoacán	CUT1	28S
			CUT2	28S
	<i>Rana zweifeli</i>	Las Trojes, Michoacán	TROJES	COI
	<i>Rana sp.</i>	Tumbiscatio de Ruiz, Michoacán	TUMB1	28S-COI
			TUMB2	COI
	<i>Ambystoma andersoni</i>	Zacapu, Michoacán	ZAC2	COI
			ZAC3	28S-COI
	<i>Rana sp.</i>	Zacapu, Michoacán	ZAC4	COI
	<i>R. catesbeiana</i>	Nebraska	NE2	28S-COI
	<i>Rana blairi</i>	Nebraska	NECC1	28S
	<i>R. catesbeiana</i>	Cedar Creek, Nebraska	NECC2	28S-COI
	<i>Rana pipiens</i>	Cedar Creek, Nebraska	NECC3	28S-COI
			NECC4	28S-COI
	<i>R. catesbeiana</i>	Pownee Lake, Nebraska	NEPL1	28S-COI
			NEPL2	COI
	<i>Rana sp.</i>	San Pedro Tlaltizapán, Edo. México	SPT1	28S
SPT2			28S	
<i>R. zweifeli</i>	Santiago Tamazola, Oaxaca	STO1	COI	
		STO2	COI	
		STO3	28S	
		STO4	28S	
<i>R. vaillanti</i>	Laguna Escondida, Veracruz	VER1	28S-COI	
		VER2	28S-COI	
		VER3	28S-COI	
		VER4	28S-COI	
<i>R. clamitans</i> †	Eagle, Wisconsin	WI2	28S-COI	

Gen ribosomal 28S. En general, la divergencia genética entre las secuencias de otras especies (*G. bilobata* y *G. megalorchis*) y aquellas obtenidas a partir de ejemplares considerados como *G. attenuata* va del 1.4 al 3.1% (10 y 22 y posiciones diferentes, respectivamente). Dentro del grupo interno el porcentaje de variación va del 0 al 2.4% (hasta 17 posiciones diferentes). Dentro de las poblaciones asignadas a *G. attenuata* se encontraron valores que van del 0.7% (entre las de Veracruz, VER1 a VER4), 1.0% (entre las de Nebraska, NEPL1 y NPCC1 a NECC4) hasta 1.3% en las de San Pedro Tlaltizapán, Estado de México (SPT1 y SPT2).

Para este marcador, 26 de los 699 caracteres incluidos fueron informativos; el análisis arrojó 30 árboles más parsimoniosos (no mostrados) con una longitud (L) de 31, un índice de consistencia (CI) de 0.871, un índice de retención (RI) de 0.934 y un índice de consistencia rescalado (RC) de 0.814. En el árbol de consenso estricto de estos árboles (Fig. 1), se observa que las secuencias de los

ejemplares de México y de Estados Unidos consideradas como *G. attenuata* y la secuencia de *G. megalorchis* quedan incluidas en un clado con valores de soporte altos (BT= 100, JN= 100, Bremer= 12); sin embargo, dentro de éste las relaciones no están resueltas, definiéndose solo clados pequeños formados por secuencias pareadas (de Pownee Lake de Nebraska, BT= 87, JN= 77, Bremer= 2; de Laguna Escondida, Veracruz, BT= 86, JN= 73, Bremer= 1; y de San Pedro Tlaltizapán, Estado de México, BT= 64, JN= 51, Bremer= 1) y un clado mayor (BT= 83, JN= 82, Bremer= 2) que incluye a las secuencias provenientes de Michoacán (TUMB1 y CUT1 y CUT2), de Oaxaca (STO3 y STO4) y de Guerrero (GRO1 y GRO2); dentro de este grupo, las dos secuencias de Cutzaróndiro, Michoacán definen un clado con valores de soporte altos (BT= 96, JN= 88 y Bremer= 3).

Gen mitocondrial COI. La divergencia genética entre las secuencias de *G. bilobata* y las consideradas como *G. attenuata* se encuentra entre el 23.1% y el 30% (87 y 113 posiciones nucleotídicas, respectivamente) y entre las secuencias de *G. megalorchis* y *G. attenuata* está entre 21.0 y 27.1% (79 y 102 posiciones nucleotídicas, respectivamente). En *G. bilobata* la variación encontrada fue del 1.6%, y dentro de *G. attenuata* la variación genética se encuentra entre el 0 y el 30% (hasta 113 posiciones nucleotídicas diferentes). En algunas poblaciones de *G. attenuata* la divergencia genética presentó valores menores al 1% (de 0 al 0.3% en las de Laguna Escondida, Veracruz; 0.8% en las de Tumbiscatio, Michoacán), en otras se obtuvieron valores hasta del 4.5% (3.4% en las de Zacapu, Michoacán y 4.5% en las de Santiago Tamazola, Oaxaca); entre secuencias de individuos de una misma región los valores de diferencia genética son diferentes, pues entre las de Michoacán los valores se encuentran entre 2.1% a 2.9% (entre TROJES y TUMB1-TUMB2) y de 13.8 a 15.1% (entre TUMB1-TUMB2 y ZAC2-ZAC3), encontrándose una situación semejante entre las secuencias de individuos de Oaxaca cuyos valores se encuentran entre 23.1% y 26.3%.

Para el alineamiento de este marcador, 144 de los 377 caracteres incluidos fueron parsimoniosamente informativos, obteniéndose 13 árboles igualmente parsimoniosos con una L de 282, un CI de 0.738, un RI de 0.684 y un RC de 0.637. En la topología de consenso estricto obtenida (Fig. 2) se reconocen cinco clados principales dentro del grupo interno: el primero corresponde a las secuencias de los individuos provenientes de Oaxaca, México (clado A), el cual se sitúa basalmente dentro del grupo interno; en este clado se agrupan las dos secuencias de Santiago Tamazola (STO1 y STO2) con la de *G. megalorchis* de Paso Canoa (PC1) (BT= 100, JN= 100, Bremer= 79). El segundo clado (BT= 100, JN= 100, Bremer= 79) reúne a la mayoría de las secuencias de *G. attenuata*, en él se incluyen los tres restantes y un clado pequeño donde se encuentran las secuencias de Zacapu, Michoacán (clado C, Zac2 y Zac3; BT= 57, JN= 60, Bremer= 64); en el tercer clado (BT= 86, JN= 81, Bremer= 61) están definidos el clado D, donde se

Cuadro 3. Comparación entre los morfotipos de *G. attenuata*

Morfotipo	Papilas en Acetábulo	Cicatriz del estilete	Forma de las vitelógenas	Forma y tamaño del ovario	Forma y tamaño del testículo anterior	Forma del testículo posterior
0	Presentes (borde y en la superficie interna)	En protuberancia	Compactas, bi y trilobuladas, enteras	Oval, compacto, de menor tamaño a los testículos	Alargado, compacto, liso, de menor tamaño al posterior	Alargado, compacto, liso.
1	No observadas	En protuberancia	Lobuladas, compactas, enteras	Liso, compacto, de bordes enteros, de menor tamaño a los testículos	Oval, liso, compacto, de igual tamaño al posterior	Oval, liso, compacto.
2	Presentes, grandes	En protuberancia	Compactas, bi y trilobuladas, enteras	Compacto, acorazonado, de igual o menor tamaño a los testículos	Alargado, compacto, entero, de menor tamaño al posterior	Alargado, compacto, entero, liso.
3	Ausentes	En protuberancia	Ovales, compactas, enteras	Compacto, liso, entero, más grande que el testículo anterior	Circular, compacto, liso, entero, del mismo tamaño del posterior	Alargado, de bordes lobulados, compacto.
4	Ausentes	Sin protuberancia	Totalmente irregulares	Totalmente irregular, del mismo tamaño a los testículos	De forma muy irregular, de menor tamaño al posterior	Muy irregular.
5	Presentes (borde y en la superficie interna)	En protuberancia	Forma variable, pero compactas y enteras	Triangular, entero, liso, de menor tamaño a los testículos	Oval, compacto, entero, liso, de mayor tamaño al posterior	Oval, compacto, entero., liso.
6	Presentes (borde y en la superficie interna)	En protuberancia	Foliculares	Oval. entero, liso, de mayor tamaño a los testículos.	Oval, compacto liso, ligeramente mayor al testículo posterior	Cuadrangular, compacto, liso.

Cuadro 4. Correspondencia entre el material examinado de *G. attenuata* y los morfotipos respectivos, indicando la fuente original del registro.

Morfotipo	Localidad	Hospedero	Autor	
0	Norteamérica	<i>Rana pipiens</i>	Cort, 1912	
	Kalamazoo, CO, Turkey	<i>Rana</i> sp.	Muzzal, 1990	
	Potomac River Bank, Washington	<i>R. catesbeiana</i> ; <i>R. pipiens</i>	Macintosh, 1941	
	Barron CO, Red Cedar River,		Williams y Taft, 1979	
	Wisconsin	<i>R. catesbeiana</i>	Lampley, 1991	
	Jackson CO, Illinois		Noble y Fontenot,	
	Anderson CO, 18 Mile Creek	<i>R. chiricahuensis</i>	1991	
	Cochise CO, Chiricahua MTNS,		Bursey, 1997	
	Wisconsin	<i>R. pipiens</i>		
	Ransom CO, Turkey	<i>R. catesbeiana</i>	Bursey, 1999	
1	Nebraska		Colectas recientes	
	Zacapu, Michoacán	<i>Ambystoma dumerilii</i>	García <i>et al.</i> , 1993	
	2	Zacapu, Michoacán	<i>A. dumerilii</i>	García <i>et al.</i> , 1993
		Pátzcuaro, Michoacán	<i>R. dunni</i>	García <i>et al.</i> , 1993
		Xochimilco, México, D. F.	<i>R. montezumae</i>	Lamothe <i>et al.</i> , 1997
		Texcoco, Estado de México	<i>R. montezumae</i>	Lamothe <i>et al.</i> , 1997
		Cointzio, Michoacán	<i>R. neovolcanica</i>	Este trabajo
		San Pedro Tlatizapán, Estado de México	<i>R. montezumae</i>	Caballero, 1946
			<i>A. lermaensis</i>	Mata-López, <i>et al.</i> ,
			<i>R. spectabilis</i> ; <i>R. zweifeli</i>	2000
		Santiago Tamazola, Oaxaca	<i>Ambystoma</i> sp.; <i>Rana</i> sp.	Este trabajo
		Agostitlán, Michoacán	<i>Rana</i> sp.	Este trabajo
		Atenquique, Jalisco	<i>R. forreri</i>	Este trabajo
		Cerro Baul, Oaxaca	<i>R. spectabilis</i> , <i>R. zweifeli</i>	Este trabajo
		Paso Canoa, Oaxaca	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Este trabajo
		Coquimatlán, Colima		Este trabajo
		3	Pátzcuaro, Michoacán	<i>R. dunni</i>
Cointzio, Michoacán			<i>R. neovolcanica</i>	Este trabajo
4	Xochimilco, México, D. F.	<i>A. tigrinum</i>	Lamothe <i>et al.</i> , 1997	
5	Los Tuxtlas, Veracruz	<i>R. vaillanti</i>	Guillén <i>et al.</i> , 2000	
			Paredes, 2000	
	Suchitepequez, Guatemala		Caballero, 1946	
6	Cutzaróndiro, Michoacán	<i>R. zweifeli</i>	Este trabajo	
	Tumbiscatio de Rutz, Michoacán			
	Las Trojes, Michoacán			

agruparon las secuencias provenientes del suroeste de Michoacán (Las Trojes y Tumbiscatio de Ruiz, TUMB1 y TUMB2; BT= 100, JN= 100, Bremer= 81) y el clado 4 (BT= 88, JN= 88, Bremer= 61), quedando incluidas en este último las secuencias de Nebraska (NECC2-NECC4), la de Louisiana (LOU) y una de Paso Canoa, Oaxaca (PC2), y el último clado (5, F) quedó conformado por las secuencias correspondientes a Veracruz (VER1-VER4; BT= 98, JN= 97, Bremer= 64).

Análisis combinado 28S y COI. Se incluyeron 16 secuencias en el análisis combinado. De los 1076 caracteres incluidos solo 131 fueron parsimoniosamente informativos, obteniéndose cuatro árboles igualmente parsimoniosos (no mostrados) con L= 250, CI= 0.752, RI= 0.803 y RC= 0.604. En la topología de consenso estricto (Fig. 3) se obtuvieron tres clados que llaman la atención: en el primero se agruparon las secuencias provenientes de Pawnee Lake, Nebraska (clado B; NE2 y NEPL1; BT= 100, JN= 100, Bremer= 13), el segundo (clado E) quedó constituido por las secuencias provenientes de Cedar Creek, Nebraska (NECC2, 3 y 4) y la de Louisiana (LOU), en el último (clado F) se agruparon las secuencias de Veracruz, México (VER1-4; BT= 97, JN= 97, Bremer= 5). La mayoría de los clados definidos muestran valores de soporte (BT y JN) mayores al 80% y Bremer de 1 a 53 pasos.

Discusión

La caracterización molecular se ha convertido en una práctica común en la parasitología para distinguir entre especies o poblaciones de organismos morfológicamente similares; siendo la tecnología de la PCR y las técnicas de secuenciación del DNA las que mejor han permitido la identificación de especies y poblaciones en varios estudios (Morgan y Blair, 1998; Hwang y Kim, 1999; León-Règagnon *et al.*, 1999; Sorensen *et al.*, 1999; Iwagami *et al.*, 2000; Le *et al.*, 2000; Blair, 2000; Lo *et al.*, 2001). En el caso de los parásitos, se ha observado que la tasa evolutiva de algunos marcadores moleculares empleados es mucho mayor a la de organismos de vida libre (Hwang *et al.*, 1998).

De la distribución de *G. attenuata* que está basada en los registros de varios estudios (la mayoría en Estados Unidos, Cuadro 1), fueron pocas las localidades de las cuales se pudo obtener material biológico para este estudio. Sin embargo, el estudio morfológico de las muestras de organismos obtenidas de Nebraska y Wisconsin han evidenciado que éstos presentan las mismas características morfológicas señaladas en la descripción original y redesccripción de *G. attenuata* (Stafford, 1902; Cort, 1912), por lo que consideramos estas muestras como pertenecientes a la especie original *G. attenuata*. De igual manera, fueron pocas las secuencias obtenidas de

organismos de esta especie en México, pero aún así, se encuentran representadas las variaciones morfológicas que se observaron en el material biológico preservado.

En las topologías obtenidas a partir de las secuencias parciales del gen 28S (Fig. 1) se obtuvo una resolución muy escasa, estando definidos solo los clados de la especie *G. bilobata* y lo que se ha determinado como *G. attenuata*, y dentro este último clado, solo clados pequeños en una gran politomía. Se ha visto que los genes ribosomales proveen información para distinguir entre especies o para distinguir taxones a niveles supraespecíficos (Grechko, 2002), pero que debido a que son genes conservados, no proporcionan información para evidenciar estructuras genéticas por debajo del nivel de especie; sin embargo, aunque la resolución obtenida es mínima, pueden apreciarse agrupaciones concordantes con las obtenidas para el otro gen empleado en el presente estudio. Por el contrario, con las secuencias parciales del COI se obtuvo una mayor resolución dentro del grupo bajo estudio. Se ha establecido que el DNA mitocondrial presenta una tasa de cambio mayor que aquella que presenta el DNA ribosomal, por lo que el marcador anterior ha sido empleado para distinguir entre organismos estrechamente relacionados (Avice, 1994; Boore, 1999). El COI ha sido considerado como un marcador potencial para estudiar especiación (Bowles *et al.*, 1992), aunque su poder filogenético puede reducirse considerablemente cuando se comparan especies distintas del mismo género (Blair *et al.*, 1997).

En la topología obtenida para las secuencias parciales del COI (Fig. 2), en primer lugar salta a la vista que las secuencias consideradas como *G. attenuata* provenientes de Santiago Tamazola, Oaxaca aparecen en un solo clado junto con la secuencia de *G. megalorchis* (Paso Canoa, PC1), todas ellas de Oaxaca. *Gorgoderina megalorchis* se caracteriza por presentar los testículos más grandes que *G. attenuata*. Esta característica no es muy evidente en los ejemplares de Santiago Tamazola, lo que nos llevó a identificarlos como *G. attenuata*. Sin embargo, la evidencia molecular indica que las diferencias en el tamaño de los órganos reproductores, principalmente los testículos, puede deberse a un desfase entre la maduración sexual y la somática de los individuos, como ya se ha observado en otros digéneos, así como por el tipo de hospedero al que estén parasitando. Por esta razón una primera conclusión es que el material de Santiago Tamazola pertenece a *G. megalorchis* y no a *G. attenuata*.

En cuanto a las muestras provenientes de Nebraska identificadas previamente como *G. attenuata*, éstas quedan separadas, una se encuentra en una politomía en el clado 2 (NEPL1) y las restantes se sitúan ambiguamente dentro del clado 4 (NEPL2, PECC2-NEPLCC4 y PC2). Esto indica que lo que se ha determinado como *G. attenuata* en Nebraska probablemente es un complejo de especies, las cuales presentan una morfología muy conservada y que, probablemente, las especies se han diferenciado a otro nivel diferente al morfológico, como sería el ecológico.

Acerca de este último aspecto, Bolek (*com. pers.*) ha encontrado que en algunas poblaciones de *G. attenuata* en Nebraska, las cercarias presentan tres estrategias diferentes para parasitar a tres especies de ranas; en la primera estrategia las cercarias son ingeridas por renacuajos, en los cuales continúan su desarrollo hasta el estado adulto en la vejiga urinaria del hospedero metamorfoseado; en la segunda, la cercaria es ingerida por larvas de odonatos, en los cuales se desarrolla la metacercaria, y el gusano puede continuar con su desarrollo sólo si estos segundos hospederos intermediarios son ingeridos por ranas adultas. La tercera estrategia consiste en que las ranas ingieren a los renacuajos infectados, adquiriendo por este medio la infección, lo cual ya había sido observado por Rankin (1939) en el ciclo de vida de *G. attenuata*. Todavía queda por determinar si estas diferencias se deben a la plasticidad en el ciclo de vida de esta especie o si realmente evidencia especies diferentes.

Otra información que sustenta estas ideas es la variación génica que existe entre estas muestras, la cual llega hasta 10.9% (COI), valor que se encuentra muy por arriba de lo que se ha encontrado en estudios de poblaciones de una misma especie de digéneo, como por ejemplo en *Paragonimus westermani* que varía de 0.26-1.82% y *Glypthelmins californiensis* que presenta hasta un 1.56% (Blair *et al.*, 1997; Iwagami *et al.*, 2000; Razo-Mendivil *et al.*, 2004)

Un clado que llama la atención es el que se encuentra formado por las secuencias de Las Trojes y Tumbiscatio de Ruiz, Michoacán, México (clado D, Fig. 2), ya que estas poblaciones, junto con los ejemplares de Cutzaróndiro, Michoacán (CUT1 y CUT2) corresponden con el morfotipo 6 del análisis morfológico. Desafortunadamente, no se obtuvieron secuencias del COI de esas últimas muestras, aunque sí de 28S, y en ese caso los valores de diferencias genéticas que presentan las secuencias de Tumbiscatio con respecto a las de Cutzaróndiro (0.9%) refuerzan la idea de que la estructura de las glándulas vitelógenas es una de varias características importantes en la taxonomía de este grupo. Los valores de divergencia genética obtenidos con el marcador COI para poblaciones geográficamente cercanas entre sí (13.8-15.1%) apoyan la idea de que existen complejos de especies codistribuidas.

En Los Tuxtlas, Veracruz y Suchitepequez, Guatemala, se encuentra un morfotipo (5) diferente a los restantes, y cuyas correspondientes secuencias quedaron agrupadas en uno de los clados más derivados (VER1-VER4), presentando una diferencia genética entre ellas que va de 0 a 0.3% (COI), por lo que también se postula que podría tratarse de una especie más.

Por lo que respecta al análisis morfológico de material que no tuvo correspondencia con el análisis molecular, pudo observarse que en algunas localidades y dentro de un mismo hospedero (Pátzcuaro, Michoacán; *Rana dunni*), se encontraron dos morfotipos, lo cual sugiere la idea que dentro de una misma población pueden darse diferencias de maduración en los individuos y que

éstas podrían confundirse con características distintivas al nivel de especie. Sin embargo, esta información debe ser tomada con cuidado, ya que se ha observado que el tipo de hospedero afecta el desarrollo de estos digéneos, pues aquellos gusanos que se encontraron en hospederos anuros presentan dimensiones mayores a los que se encontraron parasitando ambistomátidos.

Finalmente, ambas metodologías utilizadas en el presente estudio han brindado información suficiente para suponer que lo que hasta ahora se ha considerado una especie distribuida ampliamente, se trata de un complejo de especies; sin embargo, aún falta incluir mayor información tanto a nivel de muestreo de taxones como a nivel de muestreo de caracteres moleculares, lo que seguramente brindará bases más sólidas para establecer las diferencias que ya se han observado con este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a Luis García Prieto (CNHE), a Scott L. Gardner y Maurice C. Sterner (HWML), a Donald McAlpine (NBM), a Eric P. Hoberg y Pat Pilit (USNPC) por el préstamo de los ejemplares de *Gorgoderina* utilizados en el estudio morfológico. A Anindo Choudhury, D. Green y Matthew Bolek por los ejemplares de *Gorgoderina* donados para el estudio molecular. A Laura Margarita Márquez Valdelamar por su ayuda en la obtención de las secuencias. A Florencia Bertoni, Matt Bolek, Elisa Cabrera, Omar Domínguez, Agustín Jiménez, Elizabeth Martínez, Hugo Mejía, Berenit Mendoza, Alejandro Ocegüera, Laura Paredes, Edmundo Pérez, Rodolfo Pérez, Rogelio Rosas y Alejandro Zaldívar por su ayuda en el trabajo de campo y en el de laboratorio. A Adrián Nieto Montes de Oca, Gerardo Pérez Ponce de León y Víctor Hugo Reynoso Rosales por sus sugerencias al escrito preliminar. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas para la realización de este trabajo y al proyecto CONACYT J27985-N a VLR

LITERATURA CITADA

- Andrews, K. D., R. L. Lampley, M. A. Gillman, D. T. Corey, S. R. Ballard, M. J. Blasczyk and W. G. Dyer. 1992. Helminths of *Rana catesbeiana* in Southern Illinois with a checklist of helminths in bullfrogs of North America. Transactions of the Illinois State Academy of Science, 85: 147-172.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers. Natural history and evolution. Chapman y Hall, New York. 511 p.
- Blair, D. 2000. Genomes of *Paragonimus westermani* and related species: current state of knowledge. International Journal for Parasitology, 30: 421-426

- Blair, D., T. Agatsuma, T. Watanobe, M. Okamoto and A. Ito. 1997. Geographical genetic structure within the human lung fluke, *Paragonimus westermani*, detected from DNA sequences. *Parasitology*, 115: 411-417.
- Boore, J. L., 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, 27: 1767-1780.
- Bowles, J., D. Blair and D. P. McManus. 1992. Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing. *Molecular and Biochemistry Parasitology*, 54: 165-174.
- Bravo, H. M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los "ajolotes" de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 14: 141-159.
- Caballero y C., E. 1942. Tremátodos de las ranas de la Ciénaga de Lerma, Estado de México IV. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 13: 635-40.
- Caballero y C., E. 1946. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Trematoda II. Presencia de *Paragonimus* en reservorios naturales y descripción de un nuevo género. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 17: 137-165.
- Cort, W. W. 1912. Northamerican frog bladder flukes. *Transactions of the American Microscopical Society*, 31: 151-166.
- Eriksson, T. 1998. AutoDecay ver. 4.0 (Program distributed by the autor). Department of Botany, Stockholm University, Stockholm.
- García, A. I., G. Pérez-Ponce de León y L. García-Prieto. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilii*. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*, 1: 73-80.
- Goldberg, S. R. and C. R. Bursey. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist*, 62: 160-169.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey and H. Cheam. 1998. Helminths of two native frog species (*Rana chiricahuensis*, *Rana yavapaiensis*) and one introduced frog species (*Rana catesbeiana*) (Ranidae) from Arizona. *Journal of Parasitology*, 84: 175-177.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, R. G. McKinnell and I. S. Tan. 2001. Helminths of northern leopard frogs, *Rana pipiens* (Ranidae) from North Dakota and South Dakota. *Western North American Naturalist*, 61: 248-251.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Baez and C. Cañeda. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 47: 293-229.

- Guillén, H. S., G. Salgado-Maldonado and R. Lamothe-Argumedo. 2000. Digeneans (Plathelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35: 10-13.
- Grenchko, V. V. 2002. Molecular DNA markers in phylogeny and systematics. *Russian Journal of Genetics*, 38: 1013-1033.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium. Ser.*, 41: 95-98.
- Hillis, D. M., B. K. Mable and C. Moritz. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. En: *Molecular Systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pag. 321-383.
- Hwang, U. W. and W. Kim. 1999. General properties and phylogenetic utilities of nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA commonly used in molecular systematics. *The Korean Journal of Parasitology*, 37: 215-228.
- Hwang, U. W., W. Kim, D. Tautz and M. Friedrich. 1998. Molecular phylogenetics at the Felsenstein zone: approaching the *Strepsiptera* problem using 5.8S and 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 470-480.
- Iwagami, M., L. Y. Lo, K. Su, P. F. Lai, M. Fukushima, M. Nakano, D. Blair, K. Kawashima and T. Agatsuma. 2000. Molecular phylogeographic studies on *Paragonimus westermani* in Asia. *Journal of Helminthology*, 74: 315-322.
- Lamothe, A. R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT Editor. 43 p.
- Lamothe, A. R., L. García-Prieto., D. Osorio S., y G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos del IBUNAM. Instituto de Biología-CONABIO. 211 p.
- Le, T. H., D. Blair and D. P. McManus. 2000. Mitochondrial DNA sequences of human schistosomes: the current status. *International Journal for Parasitology*, 30: 283-290.
- León-Régagnon, V., D. R. Brooks, and G. Pérez-Ponce de León. 1999. Differentiation of mexican species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiformes): molecular and morphological evidence. *Journal of Parasitology*, 85: 935-946.
- Lo, C. M., J. A. T. Morgan, R. Galzin, and T. H. Cribb. 2001. Identical digeneans ref. fishes from French Polinesia and the Great Barrier Ref. (Australia) demonstrated by morphology and molecules. *International Journal for Parasitology*, 31: 1573-1578.
- Looss, A. 1902. Die distomen unterfamilie der Haploporinae. *Archives di Parasitologie*, 6: 129-143.

- Mata-López, R., L. García-Prieto and V. León-Régagnon. 2002. Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lermaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. *Revista de Biología Tropical*, 50: 303-307.
- Mata-López, R., V. León-Régagnon and D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology*, 91: 403-410.
- Morgan, J. A. T. and D. Blair. 1998. Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species (Trematoda). *Parasitology*, 116, 289-297.
- Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II. The polymerase chain reaction. En: Hillis, D., C. Moritz and B. K. Mable (Eds). *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, pp. 205-247.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Régagnon and L. García-Prieto. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*, 90: 692-696.
- Pérez-Ponce de León, G., V. León-Régagnon, L. García-Prieto, U. Razo-Mendivil and A. Sánchez-Álvarez. 2000. Digenean fauna of amphibians from Central Mexico: Neartic and Neotropical influences. *Comparative Parasitology*, 67: 92-106.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. In: Skrjabin K. I. (Ed) *Trematodes of animals and man*, 8: 251-618.
- Rankin, J. S. 1939. The life cycle of the frog bladder fluke, *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (Trematoda: Gorgoderidae). *American Midland Natural History*, 21: 476-488.
- Razo-Mendivil, U. J., V. León-Régagnon and Gerardo Pérez-Ponce de León. 2004. Description of two new species of *Glypthelmins* Stafford, 1905 (Digenea: Macroderoididae) in *Rana* spp. from Mexico, based on morphology and mtDNA and rDNA sequences. *Systematic Parasitology*, 59: 199-210.
- Sanger, F., S. Nicklen and R. Coulson. 1977. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74: 5463-5468.
- Sokoloff, D. y C. E. Caballero. 1933. Primera contribución al conocimiento de los parásitos de *Rana montezumae*. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, México*, 4: 15-21.
- Sorensen, E., H. O. Bogh, M. V. Johansen and D. P. McManus. 1999. PCR-based identification of individuals of *Schistosoma japonicum* representing different subpopulations using a

genetic marker in mitochondrial DNA. *International Journal for Parasitology*, 29: 1121-1128.

Stafford, J. 1902. The american representatives of *Distomum cygnoides*. *Zoologische Jahrbuecher fuer Systematik*, 17: 411-424.

Swofford, D. L. 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Yamaguti, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku Publishing, Co. Tokyo. 1074 p.

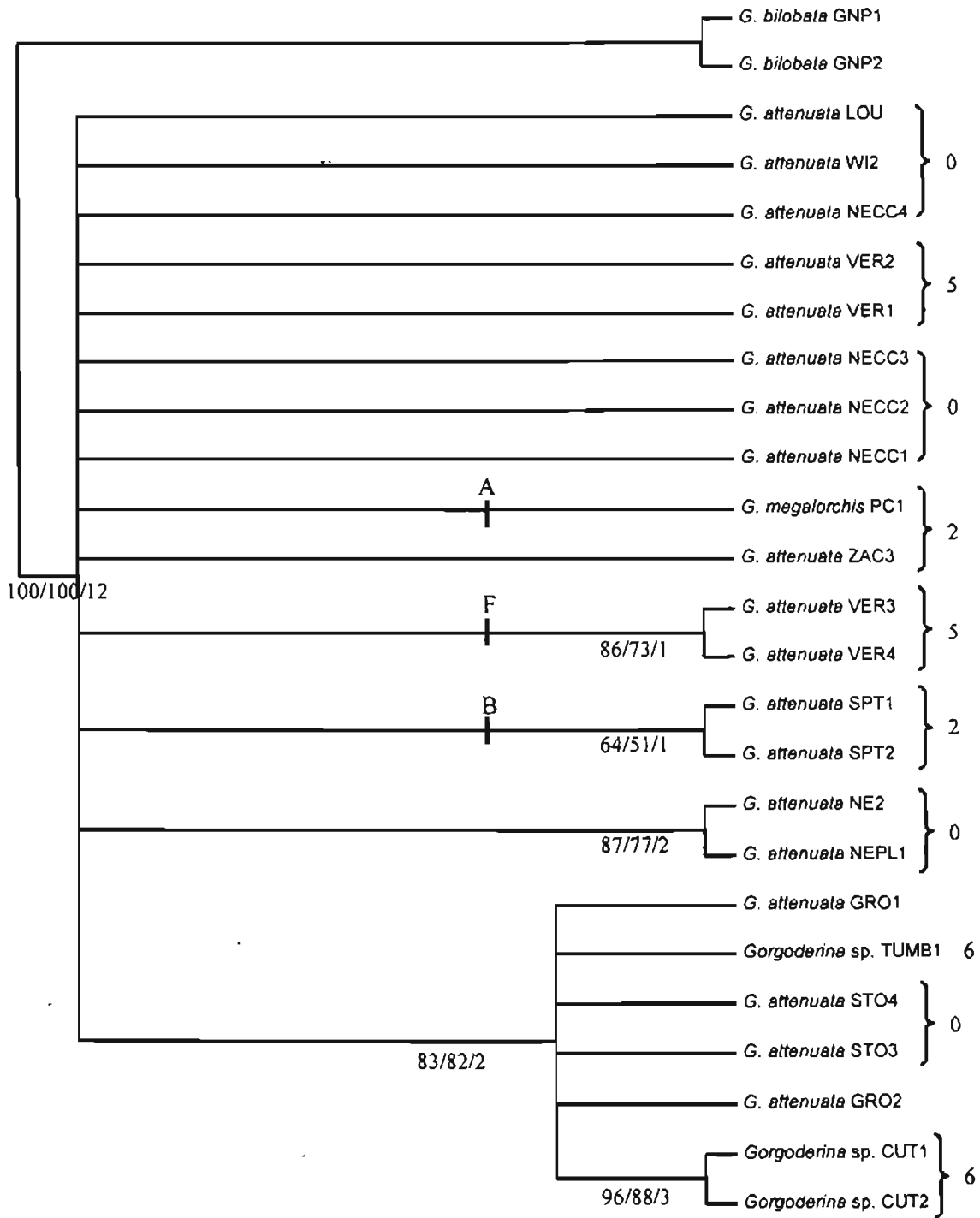


Figura 1. Árbol de consenso estricto de los 30 MPT obtenidos de una búsqueda heurística para las secuencias parciales del gen 28S. L= 31, CI= 0.871, RI= 0.934 y RC= 0.814. Valores Por debajo de las ramas soporte de BT/JN/Bremer. Las letras indican clados en común con la figura 3. Los números en negritas indican los morfotipos.

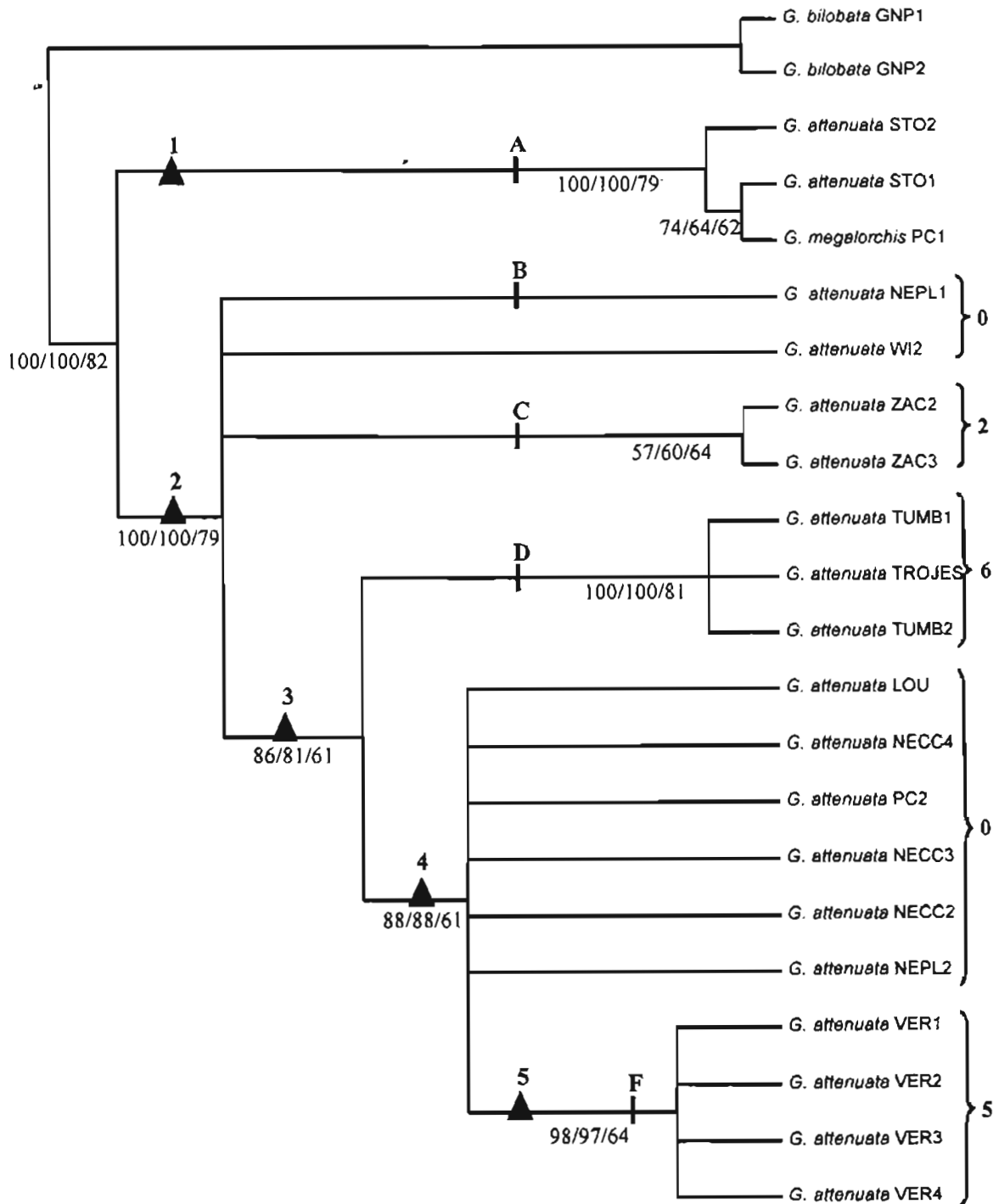


Figura 2. Árbol de consenso estricto de los 13 MPT obtenidos de una búsqueda heurística para las secuencias parciales del gen COI. L= 282, CI= 0.738, RI= 0.864 y RC= 0.637. Valores por debajo de las ramas soporte de BT/JN/Bremer. Los triángulos con número indican clados particulares, las letras indican clados en común con la figura 3. Los números en negritas indican los morfotipos.

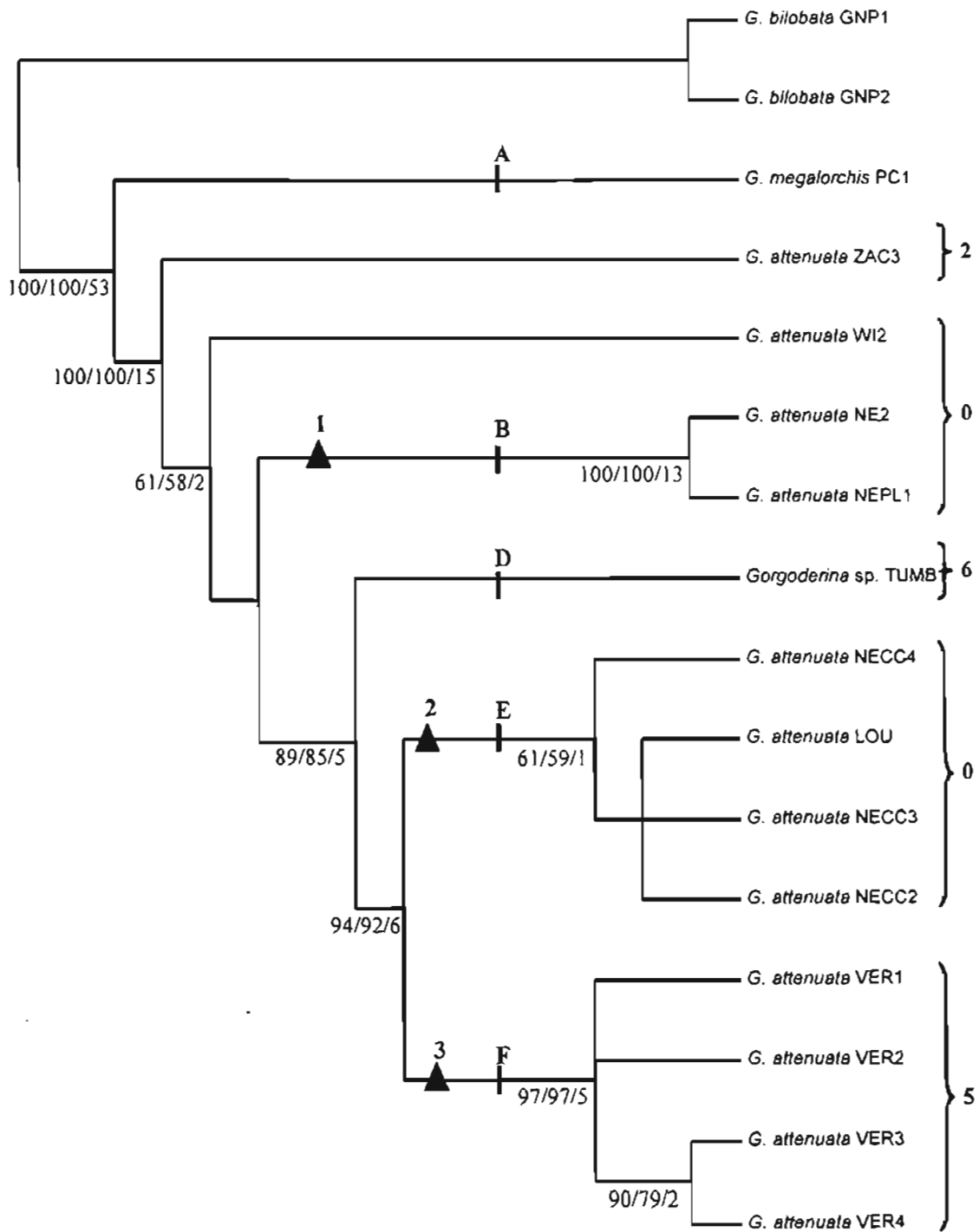


Figura 3. Árbol de consenso estricto de los 4 MPT obtenidos de una búsqueda heurística para la matriz combinada de los genes 28S y COI. L= 250, CI= 0.752, RJ= 0.803 y RC= 0.604. Valores Por debajo de las ramas soporte de BT/JN/Bremer. Los triángulos con número indican clados particulares, las letras indican clados en común con las figuras 1 y 2. Los números en negritas indican los morfotipos.

CAPÍTULO IV

ANEXO IV-I

Matriz combinada de datos moleculares de secuencias parciales del gen ribosomal 28S y del gen mitocondrial COI para ejemplares de *Gorgoderina* spp. Posiciones: 28S, 1-699; COI 700-1076.

	10	20	30	40	50	60
GNP1	TGAGTATGGT	AGCATGGACA	TGGCCCATG	AGGGTGAAAG	GCCCGTAAGG	GTGGAGTCA
GNP2
LOU	...C.....
WI2
NE2
NEPL1
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1
NECC2
NECC3
NECC4C.A..	...C.....
CUT1
CUT2
TUMB1
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3G..
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1
SPT2
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO3
STO4
PC1
PC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
GRO1
GRO2
VER1
VER2
VER3
VER4

	70	80	90	100	110	120
GNP1	AGCAGGCCAG	TGCCTCTCTG	GATTGACCTA	AGAGTCGGGT	TGTTTGTGAA	TGCAGCCCAA
GNP2
LOU	C.....
WI2	C.....
NE2	C..T.....C.....
NEPL1	C..T.....C.....
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1	C.....
NECC2	C.....
NECC3	C.....
NECC4	C.....
CUT1	C.....
CUT2	C.....

TUMB1 C.....
TUMB2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3 C.....
ZAC4 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1 C.....
SPT2 C.....
STO1 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3 C.....
STO4 C.....
PC1 C.....
PC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1 C.....
GRO2 C.....
VER1 C.....
VER2 C.....
VER3 C.....
VER4 C.....

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
 130 140 150 160 170 180
GNP1 AGTGGGTGGT AAAC TCCATC CAAGGCTAAA TACAAGCAGC AGTCCGATAG CGAACAAAGTA
GNP2
LOU A.....
WI2 A.....
NE2 A.....
NEPL1 A.....
NEPL2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC1 A.....
NECC2 A.....
NECC3 A.....
NECC4 A.....
CUT1 A.....
CUT2 A.....
TUMB1 A.....
TUMB2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3 A.....
ZAC4 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1 A.....
SPT2 A.....
STO1 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3 A.....
STO4 A..... A..... A.....
PC1 A.....
PC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1 A.....
GRO2 A.....
VER1 A.....
VER2 A.....
VER3 A.....
VER4 A.....

	190	200	210	220	230	240
GNP1	CCGTGAGGGA	AAGTTGAAAA	GTACTTTGAA	GAGAGAGTAA	ACAGTGCGTG	AAACCGCTCA
GNP2
LOU
WI2
NE2
NEPL1
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1
NECC2
NECC3
NECC4
CUT1
CUT2
TUMB1
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3C.....
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1
SPT2
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO3	.A.....
STO4
PC1
PC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
GRO1
GRO2
VER1
VER2
VER3
VER4

	250	260	270	280	290	300
GNP1	GAGGTAACG	GGTGGAGTTC	AACTGCATGC	TCCGTGAATT	CAGCTGGTGA	GATTGTTGTG
GNP2
LOUT
WI2T
NE2T
NEPL1T
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1C.....T
NECC2T
NECC3T
NECC4T
CUT1C.....T
CUT2C.....T
TUMB1C.....T
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3T
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1A.....T
SPT2	C.....C.C.....A.....A.....T
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????

```

STO2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3      .....C .....T
STO4      .....C .....T
PC1       T.....T
PC2       ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1      .....C .....T
GRO2      .....C .....T
VER1      .....T
VER2      .....T
VER3      .....T
VER4      .....T

```

```

          |.....|.....|.....|.....|.....|.....|
          | 310 320 330 340 350 360
GNP1      GGGCTTGGTC AAGTGGGGTA GACACTGAGG TATGCTTAGC TGCATGTCCC GGCCTTCCGG
GNP2      .....
LOU       .....G.A..
WI2       .....G.A..
NE2       .....G.A..
NEPL1     .....G.A..
NEPL2     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC1     .....G.A..
NECC2     .....G.A..
NECC3     .....G.A..
NECC4     .....G.A..
CUT1      .....G.A..
CUT2      .....G.A..
TUMB1     .....G.A..
TUMB2     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES    ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3      .....G.A..
ZAC4      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1      .....G.A..
SPT2      .....G.A..
STO1      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3      .....G.A..
STO4      .....G.A..
PC1       .....G.A..
PC2       ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1      .....G.A..
GRO2      .....G.A..
VER1      .....G.A..
VER2      .....G.A..
VER3      .....C.....G.A..
VER4      .....C.....G.A..

```

```

          |.....|.....|.....|.....|.....|.....|
          | 370 380 390 400 410 420
GNP1      TTGGGATGCG CGATACGCTC ATCATGCGTT GCGCGCCTCT GTTGTTTATC TGCCCTCTCG
GNP2      .....
LOU       .....
WI2       .....
NE2       .....
NEPL1     .....
NEPL2     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC1     .....

```

```

NECC2 .....
NECC3 .....
NECC4 .....
CUT1 .....
CUT2 .....
TUMB1 .....
TUMB2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3 .....
ZAC4 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1 .....
SPT2 .....
STO1 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3 .....
STO4 .....
PC1 .....
PC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1 .....
GRO2 .....
VER1 .....C .....T .....
VER2 .....T .....
VER3 .....T .....
VER4 .....T .....

```

```

.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
          430          440          450          460          470          480
GNP1 CCAGTGCATT TTCGCGGGGT GATCACCAAG ATCGGCGTTG CTGTCCGGCT GCTTCAGTTA
GNP2 .....
LOU .....G .....
WI2 .....
NE2 .....
NEPL1 .....
NEPL2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC1 .....
NECC2 .....
NECC3 .....
NECC4 .....
CUT1 .....
CUT2 .....
TUMB1 .....
TUMB2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3 .....
ZAC4 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1 .....
SPT2 .....
STO1 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3 .....
STO4 .....
PC1 .....
PC2 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1 .....
GRO2 .....
VER1 .....A .....
VER2 .....
VER3 .....
VER4 .....

```

	490	500	510	520	530	540
GNP1	AACCGGTCTT	ACGCGTCCTT	GTGGCGTTGT	TTGGTCGGGA	CGGCAGGTAG	CCTGTTAGCT
GNP2
LOU	A.....
WI2	A.....
NE2	A.....
NEPL1	A.....
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1	A.....
NECC2	A.....
NECC3	A.....
NECC4	A.....
CUT1C.....	A.....
CUT2C.....	A.....
TUMB1C.....	A.....
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3	A.....
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1C.....	A.....
SPT2C.....	A.....
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO3C.....	A.....
STO4C.....	A.....
PC1	A.....
PC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
GRO1C.....	A.....
GRO2C.....	A.....
VER1	A.....
VER2	A.....
VER3	A.....
VER4	A.....

	550	560	570	580	590	600
GNP1	TGCTCTGCTT	GCTTTCGGGT	ATAATCAGCT	GACTAAAGTG	GGCCTGTGCA	GTGCGTCGGA
GNP2
LOUG...	.T.....
WI2G...	.T.....
NE2G...	.T.....
NEPL1G...	.T.....
NEPL2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC1G...	.T.....
NECC2G...	.T.....
NECC3G...	.T.....
NECC4G...	.T.....
CUT1G...	.t.....
CUT2G...	.T.....
TUMB1G...G...	.T.....
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3G...	.T.....
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1G...	.T.....
SPT2G...	.T.....
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????


```

STO3      . . . . . G . . . . . T . . . . .
STO4      . . . . . G . . . . . T . . . . .
PC1       . . . . . G . . . . . T . . . . .
PC2       ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1      . . . . . G . . . . . T . . . . .
GRO2      . . . . . G . . . . . T . . . . .
VER1      . . . . . G . . . . . T . . . . .
VER2      . . . . . G . . . . . T . . . . .
VER3      . . . . . G . . . . . T . . . . .
VER4      . . . . . G . . . . . T . . . . .

```

```

      . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . |
      610      620      630      640      650      660
GNP1     GCTGGCGGCC AGTTGTGCAT GCTCGTGTGT CATGCCTTCC AAAGGATCTT GTTTTGATCG
GNP2     . . . . . G . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
LOU      . . . . . . . . . . . . . . . . G . . . . . . . . . . C . . . . .
WI2      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NE2      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NEPL1    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NEPL2    ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC1    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NECC2    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NECC3    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
NECC4    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
CUT1     c . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . a . . . . . T . . . . . C . . . . . c
CUT2     C . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . a . . . . . T . . . . . C . . . . . C
TUMB1    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . A . . . . . T . . . . . C . . . . .
TUMB2    ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TROJES   ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC2     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
ZAC3     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
ZAC4     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT1     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
SPT2     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
STO1     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO2     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO3     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . A . . . . . T . . . . . C . . . . .
STO4     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . A . . . . . T . . . . . C . . . . .
PC1      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . C . . . . .
PC2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO1     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . A . . . . . T . . . . . C . . . . .
GRO2     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . A . . . . . T . . . . . C . . . . .
VER1     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . G . . . . . C . . . . .
VER2     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . G . . . . . C . . . . .
VER3     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . G . . . . . C . . . . .
VER4     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . G . . . . . C . . . . .

```

```

      . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . | . . . |
      670      680      690      700      710      720
GNP1     CTATGTTGCC TGTTTCGGCA GGTCTAG-CG GTAGACGGGT TTTTGGGGA TCCTGAGGTT
GNP2     . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .
LOU      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . - . . . . . A . . . . . . . . . . TC . C . A . A . G
WI2      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . C - . . . . . A . . . . . A . . . . .
NE2      . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . - . . . . . A . . . . . ? ?????????? ??????????
NEPL1    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . - . . . . . A . . . . .
NEPL2    ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? . . . . . TC . C . G . A . G
NECC1    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . - . . . . . A . . . . . ? ?????????? ??????????
NECC2    . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . TG . . . . . - . . . . . A . . . . . . . . . . TC . C . G . A . G

```

NECC3TG-	A.....TC	C..G..A..G
NECC4TGC-	A.....A..TC	C..G..A..G
CUT1TGAG..	A.....?	??????????	??????????
CUT2TGAG..	A.....?	??????????	??????????
TUMB1TG-	A.....A..TC	...G....G
TUMB2	??????????	??????????	??????????	??????????TC...G....G
TROJES	??????????	??????????	??????????	??????????TC...G....G
ZAC2	??????????	??????????	??????????	??????????
ZAC3TG-	A.....
ZAC4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT1TG-	A.....?	??????????	??????????
SPT2TG-	A.....?	??????????	??????????
STO1	??????????	??????????	??????????	??????????
STO2	??????????	??????????	??????????	??????????
STO3TGC-A.	A.....A.?	??????????	??????????
STO4TG-	A.....A.?	??????????	??????????
PC1C.....TG-	A.....
PC2	??????????	??????????	??????????	??????????TC..C..G..A..G
GRO1TGC-	A.....A.?	??????????	??????????
GRO2TG-	A.....?	??????????	??????????
VER1TG-	A.....TC	C..G..A..G
VER2TG-	A.....TC	C..G..A..G
VER3TGC-	A.....A..TC	C..G..A..G
VER4TGC-	A.....A..TC	C..G..A..G

	730	740	750	760	770	780
GNP1	TATGTTTAA	TTCTTCCGGG	GTTGGGTATA	GTTAGGCATA	TTTGTAGGTC	TTTATCTAAT
GNP2
LOU	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
WI2	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	...T....	..A...T.GT	...A.G...
NE2	??AGC.CG.	??GG.TT.T	A....TGC.T	TC.??T.A.	..A...T.GT	...A.A...
NEPL1	...G..G..	..T.A..T..	A....GG.TA...T.GT	...A.A..A
NEPL2	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
NECC1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC2	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G..T....	..A...T.GT	...A.A...
NECC3	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
NECC4	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
CUT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
CUT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TUMB1	..C..G..G.	..T.A..T..	C....GGCC	..G..A....T.GT	...A.A...
TUMB2	..C..G..G.	..T.A..T..	C....GGCC	..G..A....T.GT	...A.A...
TROJES	A.C..g..g.	G.TAC..T..	C....GGCC	..CG..A....T.GT	...A.A...
ZAC2	...G..G..	..T.A..C..	C....GG.T	...C....T.GT	...A.G...
ZAC3	...G..G..	..TCA..C..	C....GG.T	...AC....	...G.T.GT	...A....
ZAC4	?????C.CG.	..???.?T.T	T?.C???.T	C..???.TC.T	..AAAG.T.GT	..C..A....
SPT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO1	...G..G..	..AT.G..C..	T....GG.T	...T...G	..C...GTTAG	..A.GA....
STO2	...G..G..	..AT.G..C..	T....GG.T	...T...G	..C...GTTAG	..A.GA....
STO3	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
PC1	...G..G..	..AT.G..C..	T....GG.T	...T...G	..C...GTTAG	..A.GA....
PC2	...G..G..	..T.A..T..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
GRO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
GRO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
VER1	...G..G..	..T.A..C..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
VER2	...G..G..	..T.A..C..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
VER3	...G..G..	..T.A..C..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...
VER4	...G..G..	..T.A..C..	T....GG.T	..G.....	..A...T.GT	...A.A...

	790	800	810	820	830	840
GNP1	TGTAAGGGTG	TTTTTGGGTTA	TTTGGGATATG	GTTTTTGCAA	TGGGTTCTAT	TGTGTGTTTG
GNP2
LOU	AA.G.TTCG.	.G.....T.AT.AGGG..	...C.....
WI2	AA.G.TTCGT	.A..C..G..	C.....T.AC.AGG...	...T.....
NE2	AA.G.TTCG.	.G.....G..	C.....T.A	.G.....T.CGG...	...T.....
NEPL1	AA.G.TTCG.	.G.....G..	C.....T.A	.G.....T.CGG...	...T.....
NEPL2	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	...C.....
NECC1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC2	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	...C.....
NECC3	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	...C.....
NECC4	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	...C.....
CUT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
CUT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TUMB1	AA.G.TTCG.	.G..C..GC.	C.....CT.AC.GGGC..	...T.....
TUMB2	AA.G.TTCG.	.G..C..GC.	C.....CT.AC.GGGC..	...T.....
TROJES	AA.G.TTCG.	.G..C..GC.	C.....CT.AC.GGGC..	...T.....
ZAC2	AA.G.TTCGT	.A..C..G..T.AC.CGG...	...C.....
ZAC3	AA.G.TTCGT	.A..C..G..GT.AC.CGG...	...C.....
ZAC4	AACG.TTCG.	.G.....G..CT.AT.GGG...	...T.....
SPT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO1	AAAG.TTC.T	.G.....C..	...T...C.TT.GG.G..	A..T..C...
STO2	AAAG.TTC.T	.G.....C..	...T...C.TT.GG.G..	A..T..C...
STO3	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO4	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
PC1	AAAG.TTC.T	.G.....C..	...T...C.TT.GG.G..	A..T..C...
PC2	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	...C.....
GRO1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
GRO2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
VER1	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	C..C.....
VER2	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	C..C.....
VER3	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	C..C.....
VER4	AA.G.TTCG.	.A..C.....CT.AT.AGGG..	C..C.....

	850	860	870	880	890	900
GNP1	GGTAGTGTG	TTTGGGGTCA	TCATATGTTT	ATGGTTGGTT	TTGACTTGAA	GACTTCTGCC
GNP2TT
LOU	..C.....A.	.A...C..G..TA.T..	...A...T
WI2	..C..A....	.A...CG..G..TA.T..	...A...T
NE2G..A.	.A...CC..G..TA.T..	...A.C..T
NEPL1G..A.	.A...CC..G..TA.T..	...A.C..T
NEPL2	..C.....A.	.A...C..G..A.T..	...A...T
NECC1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
NECC2	..C.....A.	.A...C..G..A.T..	...A...T
NECC3	..C.....A.	.A...C..G..A.T..	...A...T
NECC4	..C.....A.	.A...C..G..A.T..	...A...T
CUT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
CUT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
TUMB1	..C..A..A.	.A...CC..	C.....G..TG.T..	...A....
TUMB2	..C..A..A.	.A...CC..	C.....G..TG.T..	...A....
TROJES	..C..A..A.	.A...CC..	C.....G..TG.T..	...A....
ZAC2	..C..A....	.A...CG..	...C.....G..A.T..	...A...T
ZAC3	..C..G....	.A...CG..	...C.....G..A.T..	...A...T
ZAC4	..C.....G.	.A..A.C..G..A.T..	...A...T
SPT1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
SPT2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
STO1	..C.....	.A..A.CG..	C..C.....G.	.A..TA.T..	...G...TT
STO2	..C.....	.A..A.CG..	C..C.....G.	.A..TA.T..	...G...TT

```

STO3      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO4      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
PC1       ..C..... .A..A.CG.. C..C..... .....G.. .A..TA.T.. ....G...TT
PC2       ..C.....A.. .A....C... .....G...A.T... ....A....T
GRO1      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
VER1      ..C.....A.. .A....C... .....G...A.T... ....A....T
VER2      ..C.....A.. .A....C... .....G...A.T... ....A....T
VER3      ..C.....A.. .A....C... .....G...A.T... ....A....T
VER4      ..C.....A.. .A....C... .....G...A.T... ....A....T

```

```

.....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....|
          910          920          930          940          950          960
GNP1      CCCCTTAGTT CTGTTACCAT GGTAATAGGA ATTCCTACCG GGATAAAGGT TTTTTCGTGG
GNP2      TTTT.....
LOU       TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...A
WI2       TTTT..... .A..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NE2       TTTT..... .G..G.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NEPL1     TTTT..... .G..G.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NEPL2     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NECC1     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC2     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NECC3     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
NECC4     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
CUT1      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
CUT2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
TUMB1     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..G.. .T..T... .C...
TUMB2     TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..G.. .T..T... .C...
TROJES    TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..G.. .T..T... .C...
ZAC2      TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....T... .T..... .T...
ZAC3      TTTT..... .G..... .A.T..T..G.....T... .T..... .T...
ZAC4      TTTT...C... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
SPT1      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
SPT2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO1      TTTT...G.. .....T... ..T..T..T.....G.. .A..T... G...T...
STO2      TTTT...G.. .....T... ..T..T..T.....G.. .A..T... G...T...
STO3      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
STO4      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
PC1       TTTT...G.. .....T... ..T..T..T.....G.. .A..T... G...T...
PC2       TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....G.. .T..... .T...
GRO1      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
GRO2      ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
VER1      TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..A.. .T..... .T...
VER2      TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..A.. .T..... .T...
VER3      TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..A.. .T..... .T...
VER4      TTTT..... .G..A.. .A.T..T..G.....C..A.. .T..... .T...

```

```

.....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....|
          970          980          990          1000          1010          1020
GNP1      TTGTATATGT TGGGCGGTTG TCGGGGTTGT TTACAAGATC CGTTGGTTTG GTGGGTTATT
GNP2      .....
LOU       C..... .CG..CA.. A..A.T.C.G ..TG..... .G.T... A..AA...A
WI2       ..... .A.CG..A.. A..A.T.C.G ..TG..... .G.T... .A...A
NE2       ..... .A.CG..GA.. A..A.T.C.G ..TGG.... .G.T... .A...A
NEPL1     ..... .A.CG..GA.. A..A.T.C.G ..TGG.... .G.T... .A...A
NEPL2     ..... .CG..CA.. A..A.T.C.G ..TG..... .G.A.... A..AA...A
NECC1     ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
NECC2     ..... .CG..CA.. A..A.T.C.G ..TG..... .G.A.... A..AA...A
NECC3     ..... .CG..CA.. A..A.T.C.G ..TG..... .G.A.... A..AA...A

```


CAPÍTULO V

Análisis filogenético del género *Gorgoderina* Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae)

Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Apdo. Postal 70-153. C. P. 04510, México, D. F. México.

Resumen

El género de digéneos *Gorgoderina* se ha registrado en casi todo el mundo, con excepción de Australia, como parásito de la vejiga urinaria de una gran variedad de anfibios y peces. Por un lado, su validez genérica se ha puesto en duda en varias ocasiones, proponiéndose en algunos casos la inclusión de sus especies en géneros de la misma familia a la cual pertenece. Por otro lado, se han propuesto tres divisiones subgenéricas con base solo en la estructura y posición de las glándulas vitelógenas, sin haberse realizado un análisis filogenético previo. En el presente estudio, los caracteres morfológicos tradicionalmente empleados en la taxonomía del género se revaloraron bajo tres formas de codificación de caracteres (discontinuidades “gap-coding”, frecuencias de aparición de estados “W-GFC” y Generalized Frequency Coding “GFC”) con el objetivo de reconstruir una hipótesis filogenética del género *Gorgoderina*. De los tres métodos de codificación, el GFC permitió recuperar una cantidad mayor de información filogenéticamente útil para este grupo de digéneos, resultando más robusta la topología obtenida a partir de los esquemas USW-AllCumF. Con base en esta topología se discutieron las relaciones que guardan las especies de este género con los grupos de anfibios que parasitan.

Introducción

El género *Gorgoderina* incluye a 59 especies de tremátodos, de las cuales 50 fueron nombradas originalmente en este género y nueve fueron descritas originalmente en otros géneros de la misma familia (Yamaguti, 1971; Prudhoe y Bray, 1982; Mañé-Garzón y González, 1978a, 1978b; Puga, 1982; Kim *et al.*, 1995; Wongsawad *et al.*, 1999; Mata-López y León-Règagnon, 2005). Son parásitas de la vejiga urinaria principalmente de anuros, aunque también se han encontrado en hospederos pertenecientes a los ordenes Caudata (*Ambystoma* spp., *Elosia nasus*, *Necturus maculosus*, *Triturus* spp.), Apoda (*Ichthyophis* spp. y *Uraeotyplus oxyurus*), e incluso existe una especie parásita de peces marinos (*Caranx* sp.), *Gorgoderina carangis*. Los registros de las especies

de este género parecen indicar que su especificidad hospedatoria no es muy estricta, ya que dentro de los anuros, una misma especie de gusano puede parasitar a distintas especies de hospederos.

En cuanto a la distribución geográfica de este género, 31 especies están registradas para el Continente Americano, 20 para Asia, cinco para África y dos para Europa. El género no se ha registrado en Australia (Mata-López *et al.*, 2005).

La historia taxonómica del género es compleja. Looss (1902) creó al género *Gorgoderina*, para incluir a las formas de *Gorgoderia* Looss, 1899 con sólo dos testículos, colocando a *G. simplex* –parásita de ranas de América del Norte- como especie tipo. Posteriormente, Stafford (1905) transfirió las especies que había descrito como *Gorgoderia attenuata*, *G. opaca* y *G. translucida*, al género *Gorgoderina*. A la fecha, se han propuesto tres divisiones subgenéricas que han sido controversiales por la inconsistencia de los caracteres utilizados (Cuadro 1).

Cuadro 1. Divisiones subgenéricas del género *Gorgoderina* Looss, 1902 propuestas a lo largo de la historia del género.

AUTOR (ES)	DIVISIÓN SUBGENÉRICA	CRITERIO
Pereira y Cuocolo, 1940	<i>Gorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas dispuestas en folículos libres y perfectamente bien diferenciados. Especie tipo: <i>G. vitelliloba</i>
	<i>Neogorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas en masas compactas o lobuladas. Especie tipo: <i>G. simplex</i>
Pigulevsky, 1953	<i>Gorgoderina</i>	Masas vitelógenas alejadas del acetábulo. Especie tipo: <i>G. simplex</i>
	<i>Gorgorimma</i>	Masas vitelógenas cercanas al acetábulo. Especie tipo: <i>G. parvicava</i>
Fernandes, 1958	<i>Gorgoderina</i>	Masas vitelógenas superficial o profundamente lobuladas. Especie tipo: <i>G. simplex</i>
	<i>Gorgorimma</i>	Masas vitelógenas con contornos lisos. Especie tipo: <i>G. parvicava</i>
	<i>Metagorgoderina</i>	Glándulas vitelógenas en dos rosetas de folículos. Especie tipo: <i>G. rochalimai</i>

Sin embargo, algunos autores han considerado que estas divisiones subgenéricas no son del todo naturales, ya que en el género existen muchas variaciones tanto en la forma como en la disposición de las glándulas vitelógenas (desde una masa vitelógena esférica y compacta, hasta vitelógenas agrupadas en acinos) (Dioni, 1947; Yamaguti, 1971). Yamaguti (1971), en su revisión de la clase Digenea, sólo reconoce un subgénero: *Gorgoderina* (*Gorgoderina*), dentro del cual lista a 36 especies distribuidas en América, Europa y Asia. Prudhoe y Bray (1982) transfirieron a *Phyllostomum kajika* Ozaki, 1926, *P. frequentatum* Kaw, 1950, *P. rhyacosiredonis* Bravo, 1943 y *P. bufonis* Frandzen, 1957 al género *Gorgoderina* por ser parásitos de la vejiga urinaria de anfibios y por presentar el acetábulo situado más cercana a la ventosa oral y con un diámetro mucho mayor que la anchura máxima del cuerpo.

Dadas las controversias antes expuestas acerca de la monofilia del género, así como de la posición taxonómica de alguna de sus especies, los objetivos de este trabajo son: reevaluar la monofilia del género, revalorar los caracteres morfológicos tradicionales a la luz de nueva información y reconstruir una hipótesis filogenética de las especies de *Gorgoderina* reconocidas hasta el momento.

Materiales y métodos

Se consultaron tanto las descripciones originales, como el material biológico preservado de cada una de las especies de *Gorgoderina* disponibles (Anexo I). En cuanto a las sinonimias que se han propuesto entre algunas especies del género, en este estudio optamos por considerar a *G. opaca* como sinonimia de *G. simplex* como lo propuso Cort (1912), ya que al revisar la descripción original de estas especies llegamos a la misma conclusión de este autor de que la diferencia en la forma redondeada del extremo posterior del cuerpo que presenta *G. opaca* con respecto de *G. simplex* se debe al manejo al cual el material fue sometido, aunado a que el material tipo de *G. opaca* no fue depositado en alguna colección biológica y que solo tuvimos acceso a material preservado de *G. simplex*.

El material biológico preservado en preparaciones permanentes se observó y midió en el microscopio óptico con ayuda de un ocular micrométrico calibrado al microscopio. Los datos morfométricos obtenidos se normalizaron tomando como referencia la longitud corporal en la mayoría de los casos (las excepciones se indican en la lista de caracteres, Anexo II), se redondearon al número entero más cercano y son expresados como porcentaje; los datos morfológicos cualitativos fueron codificados como caracteres binarios o multiestado con base en los estados reconocidos en el material examinado. El número total de ejemplares revisados fue de 120,

correspondientes a 59 especies, y se definieron un total de 46 caracteres, de los cuales 25 son morfométricos y 21 son cualitativos (matriz inicial, Anexo III).

Con esta información se construyeron tres matrices; en la primera de ellas se emplearon sólo los datos obtenidos a partir de los ejemplares maduros (tanto sexual como somáticamente). Los caracteres cualitativos se codificaron como en la matriz inicial para definir los estados de carácter en los datos morfométricos, se construyó en Excel una base de datos para cada uno de los caracteres, en la cual se graficaron los valores en orden ascendente, definiendo los estados de carácter por la presencia de discontinuidades (“gaps”) entre los puntos de la gráfica resultante. De esta manera, se obtuvo una matriz de 59 especies por 46 caracteres (matriz “gap-coding”, Anexo IV).

Para construir la segunda matriz, se tomaron los datos de todos los ejemplares disponibles para cada una de las especies. Se construyó una base de datos en Excel para cada uno de los caracteres: los cualitativos se codificaron como en la matriz inicial y los morfométricos fueron codificados de la siguiente manera: 1) los datos normalizados se ordenaron de modo ascendente; 2) con el valor máximo de cada carácter dividido entre 6, 12 y 24, se construyó una tabla de codificación semejante a la de Wiens (1995), sólo que en vez de porcentajes de aparición, se utilizaron intervalos de valores, asignándole a cada uno una letra del abecedario. De esta forma cada carácter cuantitativo quedó representado por varios subcaracteres. Al incorporar tanto los caracteres cualitativos codificados tradicionalmente, como los caracteres morfométricos codificados como se describió, se obtuvo una matriz de 120 ejemplares por 63 caracteres. Ésta fue analizada en el programa *FastMorphologyGFC* 1.0. (Chang y Smith, 2001) para transformarla a una matriz en formato NEXUS de “ejemplares por subcaracteres” (matriz secundaria) siguiendo la metodología propuesta por Smith y Gutberlet (2001) para usarla en el programa de cómputo PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Al obtener la matriz secundaria, se observó en PAUP cuál de las divisiones de los caracteres morfométricos presentó un número mayor de subcaracteres informativos y de esta forma se eliminaron de la matriz original en Excel aquellos caracteres que presentaron menos subcaracteres informativos, volviéndose a analizar en *FastMorphologyGFC*, para obtener al final una matriz de 59 taxones por 892 subcaracteres, nombrada como “W-GFC” debido a que es resultado de una combinación del método de Wiens (1995) y el GFC de Smith y Gutberlet (2001). (Anexo V).

Para construir la tercera matriz (matriz “GFC”), la matriz inicial de 120 ejemplares por 46 caracteres se trató directamente con *FastMorphologyGFC* Version 1.0., obteniéndose una matriz secundaria de 59 taxones por 7794 subcaracteres (Anexo VI).

Finalmente, cada una de las matrices secundarias fue analizada empleando el criterio de Máxima Parsimonia (MP) con el programa de cómputo PAUP* versión 4.0b10 (Swofford, 2002).

Por cada matriz secundaria se hicieron dos análisis: 1) incluyendo sólo los caracteres con frecuencias no acumuladas (AllFreq), y 2) incluyendo sólo los caracteres con frecuencias acumuladas (AllCumF), tomando en cuenta para cada uno ambos esquemas de pesaje: ESW y USW. Los subcaracteres no informativos fueron excluidos antes de iniciar cada análisis. Se eligió como grupo externo a *Anapurrhutum euzeti* por pertenecer a uno de los géneros de la familia Gorgoderidae que no presentan controversia en cuanto a su validez y situación taxonómica (*sensu* Brooks y MacDonald, 1986). Por cada análisis, se realizó una búsqueda heurística con 1000 repeticiones al azar; secuencia de adición de taxones al azar, TBR como opción de intercambio de ramas y ACCTRAN como optimización de caracteres.

Para evaluar las diferentes opciones de codificación se realizaron los siguientes cálculos:

1. Porcentaje de caracteres informativos por matriz y por submatrices secundarias.
2. Para cada una de las submatrices secundarias (AllFreq y AllCumF) se calculó el valor g_i (Hillis y Huelsenbeck, 1992) basado en un millón de árboles azarosos (*sensu* Smith y Gutberlet, 2001).
3. El soporte de las ramas de cada topología se evaluó con base en análisis de Bootstrap no paramétrico, Jacknife (100 réplicas al azar para ambos) e índice de Bremer (calculado en el programa Autodecay 4.0, Eriksson, 1998).
4. Se contó el número de clados apoyados por valores de Bootstrap/Jacknife mayores al 70% para cada topología (*sensu* Smith y Gutberlet, 2001).
5. Se calculó el cociente de la longitud del árbol más corto (STLR, the shortest tree length ratio, Smith y Gutberlet, 2001) para probar la influencia de los caracteres multiestado polimórficos en el análisis. Dado que en el presente trabajo los caracteres morfométricos son los que presentan una gran variación dentro de los taxones estudiados y debido a la codificación a la cual estuvieron sujetos, éstos son considerados como caracteres multiestado polimórficos, realizándose un análisis por cada matriz incluyendo solo los caracteres morfométricos. El valor STLR se obtiene a partir de los valores STLR esperado y observado. El STLR esperado se calcula dividiendo el número de caracteres multiestado polimórficos entre el número de caracteres totales, cuyo valor es 0.54 (25/46) para las tres matrices analizadas. El valor STLR observado se calcula a partir de la longitud del (los) árbol (es) más parsimonioso (s) de la matriz de datos multiestado polimórficos entre la longitud del (los) árbol (es) más parsimonioso (s) de la matriz que incluye todos los caracteres.

Resultados

Los resultados de los análisis a los que fueron sometidas cada una de las matrices se resumen en el Cuadro 3.

Al incluir todos los caracteres de la matriz "gap-coding", se encontraron 756 árboles igualmente parsimoniosos, que solo comparten los clados formados por *Ph. lacustri-Ph. mirandai*, *G. malaysiensis-Ph. loossi*, *G. gracilis-G. minima*, *G. carioca-G. cygnoides*, *G. amplicava-G. shandrai*, *G. alobata-P. foliata*, *G. kajika-G. bufonis-G. ellipticum*, incluidos en una gran politomía junto con las especies de los géneros *Phyllodistomoides*, *Gorgoderina* y *Gorgoderia* (consenso estricto en Figura 1). Por otra parte, en el análisis donde solamente se incluyeron los caracteres morfométricos, se obtuvieron 9586 árboles igualmente parsimoniosos (no mostrados), definiéndose en el consenso de ellos solo seis clados, de los cuales solo dos (*G. amplicava-G. shandrai* y *G. kajika-G. ellipticum*) se obtuvieron en el primer análisis. La información proporcionada por el estadístico gI (-0.108) y por el valor de STLR (0.685), así como los valores bajos de soporte (BT y JN) y el número reducido de clados soportados, indican que en este tipo de codificación los caracteres morfométricos están sobrevaluados, resultando en una gran cantidad de homoplasia en los datos. Por esta razón, las topologías obtenidas de esta matriz se descartaron para la comparación y discusión generales.

Considerando el porcentaje de caracteres informativos de las matrices "W-GFC" y "GFC", aquellas submatrices que incluyen los subcaracteres con frecuencias acumuladas (AllCumF) son las que muestran valores más altos, presentando el porcentaje mayor aquella que corresponde a la matriz "GFC" (78.24%). De los análisis realizados con cada una de las submatrices, se observa que bajo el esquema de pesaje ESW las topologías obtenidas (Figuras 2 y 3) presentan una longitud mayor que bajo el esquema de pesaje USW; así también, los valores del estadístico gI son mayores en las submatrices con esquemas de pesaje ESW, por lo tanto, consideramos estos dos hechos para descartar también las topologías obtenidas con los caracteres ESW de la comparación general.

Al incluir solo los caracteres con frecuencias acumuladas (AllCumF), se obtuvo un solo árbol más parsimonioso para cada una de las matrices. En la topología obtenida de la matriz "W-GFC" las especies de *Gorgoderia* y *P. foliata* se sitúan entre las especies de *Gorgoderina* (Figura 4); en cambio, en la topología obtenida de la matriz "GFC" las especies de *Gorgoderina* aparecen como un grupo monofilético, a excepción de *G. chilensis*, especie que en todos los análisis de las diferentes matrices se relaciona estrechamente a las especies de *Gorgoderia*; de igual manera, *G. carangis* se sitúa como grupo hermano del clado *Gorgoderina-Gorgoderia* (Figura 5).

Cuadro 3. Número de caracteres totales, informativos y estadísticos descriptivos para las matrices analizadas.

	MATRIZ "GAP-CODING"			MATRIZ "W-GFC"						MATRIZ "GFC"					
	Morf.	Totales	STLR	Morf.		Totales		STLR		Morf.		Totales		STLR	
Caract. incl.	21	46		AllFreq	AllCumF	AllFreq	AllCumF	AllFreq	AllCumF	AllFreq	AllCumF	AllFreq	AllCumF	AllFreq	AllCumF
% de caract. inf.	20	93.48		43.32	72.60	49.89	74.23			5.22	78.13	6.7	78.24		
USW															
No. de árboles	9586	756		9	1	2	1			10763	1	6	1		
Longitud	594	867	0.685	164289	3637932	400900	8582821	0.410	0.424	87711	3523670	310019	8432403	0.283	0.418
CI	0.481	0.379		0.500	0.189	0.353	0.164			0.606	0.194	0.362	0.167		
RI	0.388	0.366		0.320	0.478	0.399	0.430			0.297	0.473	0.451	0.429		
RC	0.187	0.139		0.16	0.090	0.141	0.071			0.180	0.092	0.163	0.072		
g1	-0.099	-0.108		-0.255	-0.205	-0.188	-0.194			-0.586	-0.210	-0.193	-0.199		
ESW															
No. de árboles					1	2	1			7475	1	6	1		
Longitud				172481	3713024	410319	8660685	0.420	0.429	87797	3640657	310019	8555358	0.283	0.425
CI				0.494	0.185	0.352	0.163			0.597	0.189	0.360	0.165		
RI				0.317	0.477	0.394	0.430			0.286	0.470	0.450	0.428		
RC				0.157	0.088	0.139	0.070			0.170	0.089	0.162	0.071		
g1				-0.239	-0.201	-0.185	-0.193			-0.501	-0.205	-0.188	-0.199		

Abreviaciones: Morf.= morfométricos; Caract. incl.= caracteres incluidos; caract. inf.= caracteres informativos; CI= índice de consistencia; RI= índice de retención; RC= índice de consistencia rescalado; STLR= cociente de la longitud del árbol más corto; g1= estadístico g1; AllFreq: bloque de caracteres con frecuencias no acumuladas; AllCumF: bloque de caracteres con frecuencias acumuladas.

La topología obtenida del análisis de los subcaracteres con frecuencias acumuladas (AllCumF) de la matriz “GFC” (Figura 5), es la que muestra los valores más altos (cuatro clados están soportados por valores mayores a 70%, *G. parvicava*-*G. permagna*, *G. cedroi*-*G. cryptorchis*, *G. amplicava*-*G. minima* y *P. mirandai*-*X. caballeroi*), en contraste con la topología obtenida del análisis de los subcaracteres con frecuencias acumuladas de la matriz “W-GFC”, en la cual solo tres clados están apoyados con valores mayores al 70% (*G. amplicava*-*G. minima*, *G. cedroi*-*G. cryptorchis* y *P. mirandai*-*X. caballeroi*); de igual manera, la topología de la figura 5 es la que muestra los valores de Bremer más altos. Por lo tanto, consideramos que esta topología es la que describe mejor las relaciones entre las especies del género estudiado, *Gorgoderina*.

Discusión

Con los avances tanto en la tecnología para la obtención de información, como en el surgimiento de métodos nuevos para su análisis, es como en los últimos años se han propuesto hipótesis de relaciones filogenéticas para una gran cantidad de taxones, como es el caso del presente estudio. Tradicionalmente, los únicos caracteres que se incluían en análisis cladísticos son aquellos que describen estados de carácter cualitativos o discretos, excluyéndose desde un principio los caracteres cuantitativos continuos, como es el caso de los morfométricos. Sin embargo, la controversia acerca de su inclusión o exclusión, ha sido principalmente porque no existe un acuerdo general acerca de la forma “correcta” de codificación de los estados de dichos caracteres (Pimentel y Riggins, 1987; Chappill, 1989; Thiele, 1993; Wiens, 2001), y no porque carezcan de valor filogenético.

Los intentos para incluir datos morfométricos polimórficos se han realizado principalmente en vertebrados, utilizando medidas de estructuras óseas (Lapointe *et al.*, 1999; Avello *et al.*, 2003; Meijaard y Groves, 2004), forma y número de escamas de reptiles (Doan, 2003a, 2003b; Doan y Castoe, 2003; Wiens y Etheridge, 2003), forma general del cuerpo transformada en medidas de polígonos (conocida como morfometría geométrica, Zelditch *et al.*, 2000; Claude *et al.*, 2004; Cardini y O’Higgins, 2004) por citar algunos ejemplos. Sin embargo, dentro de los platelmintos, aún cuando los datos morfométricos han sido usados clásicamente para distinguir entre especies, solo se ha realizado un estudio filogenético combinando este tipo de información con datos de origen molecular (Haukisalme *et al.*, 2004). Estos autores encontraron que, a pesar de que el cuerpo de este grupo de organismos carece totalmente de una estructura rígida, la localización de los órganos somáticos y reproductores y la forma del cuerpo traducidos a datos morfométricos, son de gran importancia tanto taxonómica como filogenética. Más particularmente, dentro del grupo de los digéneos no se tienen antecedentes de estudios filogenéticos que incluyan la variación

intraespecífica de los caracteres morfométricos, por lo que la metodología del actual estudio representa el primer intento de aprovechar este tipo de información con miembros de este grupo de parásitos, en donde frecuentemente el número de caracteres cualitativos es reducido.

De las tres metodologías de codificación de datos morfométricos polimórficos implementadas en el presente estudio, aquella donde se codificaron los estados de carácter por medio de discontinuidades (“gaps”) fue en la que se observó una pérdida o enmascaramiento mayor de la información, resultando en una topología pobremente resuelta (Figura 1), siendo la metodología de Generalized Frequency Coding (Smith y Gutberlet, 2001) la que permitió recuperar mayor información filogenéticamente útil. Smith y Gutberlet (2001) aconsejan utilizar el bloque de caracteres con frecuencias acumuladas y esquema de pesaje USW cuando se incluye información morfométrica en un análisis filogenético. En el presente estudio se analizó la información empleando, por un lado el bloque de caracteres con frecuencias acumuladas (AllFreq) y esquema de pesaje ESW, y por otro lado el bloque de caracteres con frecuencias acumuladas bajo el esquema de pesaje USW, obteniendo bajo estas últimas condiciones una topología con valores de soporte mayores que los obtenidos con AllFreq y ESW. De acuerdo con estos resultados, se apoya la sugerencia de Smith y Gutberlet (2001) sobre el uso de los bloques de caracteres y los esquemas de pesaje dependiendo del tipo de información que se quiera incluir en un análisis filogenético.

A lo largo de su historia, varios autores han puesto en duda la identidad taxonómica del género *Gorgoderina*, incluyendo sus especies en otros géneros, principalmente *Phyllodistomum* y *Gorgodera*. Esto ha sido resultado de la ambigüedad en las descripciones de los nuevos taxones, así como también del descubrimiento de especies de gorgodéridos en las que se han observado combinaciones de caracteres que, en su momento, diagnosticaron a los diferentes géneros. Consecuentemente, la asignación genérica de dichas especies ha seguido la regla de autoridad.

Con base en la hipótesis del género *Gorgoderina* propuesta en este estudio (Figura 5), el primer punto de discusión es la posición de las especies de *Gorgoderina* con respecto de las especies de *Phyllodistomum* incluidas en el análisis. La transferencia de las especies de *Gorgoderina* al género *Phyllodistomum* había sido propuesta por varios autores argumentando que no había características morfológicas lo suficientemente robustas para considerarlos como géneros distintos (Pande, 1937; Goodchild, 1948; Kaw, 1950). De igual forma, Byrd *et al.* (1940) en un estudio que realizaron sobre el desarrollo del sistema excretor de especies de *Gorgodera*, *Phyllodistomum* y *Gorgoderina*, concluyeron que estos dos últimos géneros se encontraban más relacionados entre sí que cada uno de ellos con *Gorgodera*. Sin embargo, autores como Yamaguti (1971) y Prudhoe y Bray (1982) consideran válidos a ambos géneros, incluyendo los últimos autores a tres especies de *Phyllodistomum* parásitas de anfibios en el género *Gorgoderina*. En la

hipótesis filogenética que actualmente se presenta, se aclara la posición taxonómica de aquellas especies de *Phyllodistomum* parásitas de anfibios (*Ph. rhyacosiredonis*, *Ph. shandrai*, *Ph. loossi* y *Ph. frequentatum*); éstas están más relacionadas con especies de *Gorgoderina* que con las especies de *Phyllodistomum* parásitas de peces (las cuales se agrupan en un solo clado con *Xystretum caballeroi*) apoyando lo sugerido por Prudhoe y Bray (1982). Las tres especies de *Gorgoderina* incluidas en el análisis se sitúan como grupo hermano de *Gorgoderina*. Este hecho señala que *Gorgoderina* está más relacionado con *Gorgoderina* que con *Phyllodistomum*. En lo referente a los géneros monotípicos *Progorgoderina* y *Phyllodistomoides*, éstos quedan situados derivadamente entre las especies de *Gorgoderina*, lo que sugiere su inclusión en este género; sin embargo, debido a que no se tuvo acceso el material tipo de estas especies y las descripciones originales fueron incompletas, se prefiere tratarlas como *especie inquerendae*. Una primera conclusión de este estudio es que el género *Gorgoderina* es parafilético si no se incluye a las especies *Phyllodistomum frequentatum*, *Ph. loossi* y *Ph. shandrai*, por lo que se apoya la transferencia de esas especies al género *Gorgoderina* propuesta anteriormente por Prudhoe y Bray (1982).

La presente hipótesis filogenética no apoya a ninguna de las divisiones subgenéricas propuestas (Pereira y Cuocolo, 1940; Pigulevsky, 1953; Fernandes, 1958), ya que los caracteres que sustentan a cada una de éstas, como es la presencia de glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos compactos (como en *G. cedroi*, *G. beninensis*, *G. alobata*, *G. parvicava*, *G. megacetabularis*, etc.) o lobulados (como en *G. simplex*, *G. darwini*, *G. zigzagorchis*, etc.) o en dos racimos de folículos (como en *G. diaster*, *G. rochalimai*, *G. pigulevsky*, *G. carioca* y *G. multilobata*) aparecen repetidamente en el árbol, aún cuando la condición plesiomórfica parece ser la de presentar glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos compactos de contorno lobulado o irregular, como lo presentan las especies de *Gorgoderina* y *Progorgoderina* (Figura 5). La característica de glándulas vitelógenas arregladas en dos grupos de folículos esféricos se presenta en especies que se encuentran en el clado más derivado de los tres clados generales (C, Figura 5), condición que no se ha registrado en especies de los otros géneros de gorgodéridos. Características morfológicas tales como la relación entre la ventosa oral y el acetábulo, la relación entre ambas regiones corporales (preacetabular y postacetabular) tanto de largo como de ancho y el tamaño y posición de los órganos reproductivos (ovario y testículos) no parecen seguir un patrón. Esto nos lleva a pensar que los grupos están definidos más que por una sola característica, por una combinación de características morfológicas. Todo esto parece indicar que la morfología de las formas adultas en la subfamilia se ha conservado a lo largo de su historia evolutiva y que los cambios que se han dado han sido más bien a niveles ecológicos y fisiológicos, por ejemplo, la especie de hospedero intermediario en su ciclo biológico.

Acerca de algunos problemas taxonómicos particulares con especies del género, tenemos que *Gorgoderina permagna* Lutz, 1926 fue propuesta como sinónimo de *G. parvicava* por Travassos (1928), mientras que por otro lado Baer (1933) la consideró como sinónimo de *G. diaster* Lutz, 1926 y Bravo (1949) colocó a *G. permagna* y *G. diaster* como *especies inquerendae*. Con base en las observaciones del material biológico preservado, rechazamos cada una de estas propuestas de sinonimia y confirmamos la validez de *G. permagna* que difiere de *G. parvicava* por la característica de presentar glándulas vitelógenas lobuladas en contraste a las glándulas vitelógenas de bordes lisos de la última especie; ambas especies aparecen como especies hermanas en la hipótesis filogenética. Se confirma la identidad específica de *G. diaster*, la cual se relaciona más cercanamente con otras especies de Sur América y Asia dentro de uno de los tres clados generales (C, Figura 5), que con las dos anteriores especies. *Gorgoderina diaster* se caracteriza por presentar glándulas vitelógenas arregladas en dos grupos de 7-12 folículos, mientras que *G. permagna* presenta vitelógenas arregladas en dos cuerpos lobulados y *G. parvicava* presenta vitelógenas arregladas en dos cuerpos compactos de bordes lisos.

Gorgoderina pigulevskyi fue descrita por Fernandes (1958) a partir de una redescipción que Pigulevsky (1953) realizó de *G. permagna*. Fernandes (1958) cita que el hospedero tipo de la especie *G. pigulevskyi* es *Leptodactylus ocellatus*, sin embargo, en la revisión que se realizó del material biológico preservado, las fechas de colecta y datos de localidad y hospedero tipo – *Leptodactylus pentadactylus*– concuerdan con la información citada en la descripción original de *G. permagna* (Lutz, 1926), por lo que aunque en la topología de la hipótesis filogenética *G. pigulevskyi* haya quedado situada como especie hermana del clado formado por *G. parvicava* y *G. permagna*, consideramos a esta especie *inquerendae*.

Al mapear sobre esta topología tanto la distribución de la especie, como el tipo de huésped al que parasitan (Figura 6), se encontraron coincidencias con las hipótesis de relación entre los grupos de anfibios y su posible origen, así como también con la hipótesis de formación de los continentes (Feller y Blair, 1998; Zardoya y Meyer, 2001). Hipótesis filogenéticas recientes de los grupos de anfibios vivientes (Anura, Caudata y Gymnophiona) basadas en datos morfológicos y datos moleculares de genes ribosomales y mitocondriales, indican que estos grupos se originaron y presentaban una distribución definida previamente a la ruptura de la Pangea, razón por la cual en la actualidad hay una distribución diferencial de grupos de anfibios sobre el planeta (como por ejemplo, la distribución típicamente neártica de los ambistomátidos y la neotropical de los cecílicos). En los mismos trabajos, se propone que los anuros y los caudados se encuentran más relacionados entre sí que cada uno de ellos con los gimnofiónidos. Por su parte, Vences *et al.* (2000) proponen que dentro de los anuros, los bufónidos y los leptodactílidos se encuentran más

relacionados entre sí que con las otras familias de anuros, siendo los Ranoidea el grupo más antiguo y los Dendrobatidae uno de los más derivados. Tomando en cuenta las ideas anteriores, en la hipótesis filogenética propuesta se observa que hay una concordancia con las relaciones de los hospederos, pues las especies basales del género parasitan ránidos y/o bufónidos, siendo más derivadas las especies de gorgodéridos que presentan como hospederos definitivos a leptodactílicos. En cuanto a las especies de gorgodéridos que parasitan caudados, éstas se sitúan lejanamente unas de las otras en la topología, lo cual nos indica que probablemente ha habido varios eventos de colonización reciente hacia este grupo de hospederos, lo que también parece estar apoyado por los registros actuales de hospederos de algunas especies de *Gorgoderina* (como por ejemplo *G. attenuata*, *G. bilobata*, *G. simplex* y *G. vitelliloba*) que se han encontrado parasitando indistintamente a anuros y caudatos (Mata-López *et al.*, 2005).

En lo referente a su distribución, se observa que las especies basales del grupo son típicas del hemisferio norte del planeta (norte de América, Europa y Asia), y de las especies más derivadas la mayoría se distribuye ecuatorialmente y las restantes en el hemisferio sur, lo que indicaría un origen laurásico del género. El número de especies por continente también parece indicar que se han llevado a cabo múltiples eventos de especiación posteriores al establecimiento de los continentes como actualmente los conocemos.

En general, podemos postular que el origen del grupo es tan antiguo como el de su grupo de hospederos, así como también, la distribución y las relaciones de ambos grupos (parásitos y hospederos) parece coincidir, aunque tampoco debe restarse importancia a eventos de dispersión (como colonización de hospederos nuevos) que se ha observado no sólo en especies de tremátodos, sino en todos los grupos de helmintos (Brooks y McLennan, 1993).

Concluyendo y de acuerdo con la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo, el género *Gorgoderina* presenta la siguiente composición taxonómica:

Género *Gorgoderina* Looss, 1902

G. africana Meskal, 1970

G. alobata Lees y Mitchell, 1966

G. attenuata (Stafford, 1902) Stafford, 1905

G. aurora Ingles, 1936

G. beninensis Bourgat, Dossou y Gasc, 1976

G. bilobata Rankin, 1937

G. bombinae Yu y Lee, 1983

G. bufonis (Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971
G. capsensis Joyeux y Baer, 1934
G. carioca Fernandes, 1958
G. carli Baer, 1930
G. cedroi Travassos, 1924
G. cryptorchis Travassos, 1924
G. darwini Mañé-Garzón y González, 1978
G. diaster Lutz, 1926
G. ellipticum Dwivedi, 1968
G. festoni Mata-López y León-Règagnon, 2005
G. frequentatum (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982
G. gracilis Wongsawad, *et al.*, 1999
G. guptai Jahan, 1973
G. infundibulata Dwivedi, 1968
G. insularis Richard, Chabaud y Brygoo, 1968
G. intermedia Holl, 1928
G. kajika (Ozaki, 1926) Ozaki, 1935
G. loossi (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982
G. malaysiensis Fichtal y Kuntz, 1965
G. megacetabularis Mata-López, León-Règagnon y Brooks, 2005
G. megacista Mañé-Garzón y González, 1978
G. megalorchis Bravo, 1949
G. multilobata Ingles y Langston, 1933
G. orientalis Strom, 1940
G. parvicava Travassos, 1922
G. permagna Lutz, 1926
G. rhyacosiredonis (Bravo, 1943) Prudhoe y Bray, 1982
G. rochalimai Pereira y Cuocolo, 1940
G. schistorchis Steelman, 1938
G. shandrai (Bhalerao, 1937) n. comb.
G. simplex Looss, 1902
G. sphincterostoma Fischthal, 1977
G. symmetriorchis Dwivedi, 1968
G. tanagawaensis Uchida y Itagaki, 1974

G. tanneri Olsen, 1937
G. tenua Rankin, 1937
G. translucida (Stafford, 1902) Stafford, 1905
G. valdiviensis Puga, 1979
G. vitcliloba (Olsson, 1876) Ssinizin, 1905 Chin, 1963
G. zigzagorchis Chin, 1963

Especies inquerendae

G. almorai (Pande, 1937) Prudhoe y Bray, 1982
G. carangis (MacCallum, 1913) Yamaguti, 1971
G. chauhani Prasad y Prasad, 1990
G. chilensis Dioni, 1947
G. indica Gupta y Jehan, 1971
G. pigulevskyi Fernandes, 1958
G. olssoni Sandner, 1949
G. skarvilovitschi Pigulevsky, 1953
G. skrjabini Pigulevsky, 1953
G. stricta (Oshmarin, 1965) Yamaguti, 1975
P. duncani Brooks, 1977

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Luis García Prieto (Colección Nacional de Helminfos CNHE, México), a Dely Noronha de Bragança y Luis Muñiz (Coleção Helminthologica do Instituto Oswaldo Cruz CHIOC, Brasil), a Scott L. Gardner y Maurice C. Sterner (Harold W. Manter Laboratory HWML, Estados Unidos), a Donald McAlpine (New Brunswick Museum, Canadá), a David Gibson, Rodney Bray y Eileen A. Harris (Natural History Museum, Londres), a Jun Araki (Meguro Parasitological Museum, Japón), a Eric P. Hoberg y Pat Pilitt (USNPC Estados Unidos) y a Jean-Lou Justine (Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia) por el préstamo de los ejemplares tipo y "vouchers" de cada una de las especies de *Gorgoderina*, *Phyllodistomum*, *Xystretum* y *Anaporrhutum* depositados en dichas colecciones. A Adrián Nieto Montes de Oca, Gerardo Pérez Ponce de León y Víctor Hugo Reynoso Rosales por sus sugerencias al escrito preliminar. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas para la realización de este trabajo y al proyecto CONACYT J27985-N a VLR

Literatura citada

- Avello N., P., L. Rabello M., L. M. Pessôa, F. J. von Zuben, F. J. Rohlf and S. Furtado Dos Reis. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 385-296.
- Baer, J. G. 1933. Contribution a l'étude de la faune helminthologique africaine. *Revue Suisse de Zoologie* **40**: 31-84.
- Bravo, H. M. 1949. Descripción de dos especies de tremátodos parásitos de *Bufo marinus* L. Procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología* **19**: 153-161.
- Brooks, D. R. and C. A. MacDonald. 1986. A new species of *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Digenea: Gorgoderidae) in a neotropical catfish, with discussion of the generic relationships of the Gorgoderidae. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 1326-1330.
- Brooks, D. R. and D. McLennan. 1993. *Parascript. Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press. 429 pp.
- Byrd, E. E., C. E. Venard and R. J. Reiber. 1940. The excretory system in Trematoda. I. Studies in the excretory system in the trematode subfamily Gorgoderinae Looss, 1899. *Journal of Parasitology* **26**: 407-420.
- Cardini, A. and P. O'Higgins. 2004. Patterns of morphological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* **82**: 385-407.
- Chang, V., and E. N. Smith. 2001. *FastMorphologyGFC* Version 1.0.
<http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>
- Chappill, J. A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics* **5**: 217-234.
- Claude, J., P. C. H. Pritchard, H. Tong, E. Paradis and J-C. Auffray. 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Systematic Biology*, **53**: 933-962.
- Cort, W.W. 1912. North American frog bladder flukes. *Transactions of the American Microscopical Society* **31**: 151-166.
- Dioni, W. 1947. *Gorgoderina chilensis* n. sp., tremátodo de la vejiga urinaria del sapito vaquero *Rhinoderma darwini* D. B. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **2**: 1-11.

- Doan, T. M. 2003a. A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **30**: 361–374.
- Doan, T. M. 2003b. A new phylogenetic classification for the gymnophthalmid genera *Cercosaura*, *Pantodactylus* and *Prionodactylus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society* **137**: 101–115.
- Doan, T. M. and T. A. Castoe. 2003. Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetologica* **59**: 432–449.
- Eriksson, T. 1998. Autodecay ver. 4.0 (program distributed by the author). Department of Botany, Stockholm University, Stockholm.
- Feller, A. E. and S. Blair. 1998. Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 509–516.
- Fernandes, J.C. 1958. Notas sobre algumas espécies do genero *Gorgoderina* Looss, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **56**: 1–15.
- Goodchild C. G. 1948. Additional observations on the bionomics and life history of *Gorgodera amplicava* Looss, 1899 (Trematoda: Gorgoderidae). *Journal of Parasitology* **34**: 407–427.
- Haukisalmi, V., L. M. Wickström, H. Henttonen, J. Hantula and A. Gubányi. 2004. Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paramplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus voles* (Arvicolinae). *Zoologica Scripta* **33**: 277–290.
- Hillis, D. M. and J. P. Huelsenbeck. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis. *Journal of Heredity* **83**: 189–195.
- Huyse, T. and F. A. M. Volckaert. Identification of a host-associated species complex using molecular and morphometric analyses, with the description of *Gyrodactylus rugiensoides* n. sp. (Gyrodactylidae, Monogenea). *International Journal for Parasitology* **32**: 907–919.
- Kaw, B. L. 1950. Studies in helminthology: helminth parasites of Kashmir. Part I. Trematoda. *Indian Journal of Helminthology* **2**: 67–126.
- Kim, K. H., K. H. Joo and H. J. Rim. 1995. Gorgoderid trematodes (Digenea: Gorgoderidae) from the urinary bladder of frogs in Korea. *Korean Journal of Parasitology* **33**: 75–83.
- Lamothe-Argumedo, R. 1969. Tremátodos de peces III. Cuatro especies nuevas de tremátodos parásitos de peces del pacífico mexicano. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* **40**: 21–42.

- Lapointe, F. J., G. Baron, and P. Legendre. Brain encephalization, adaptation and evolution of Chiroptera: a statistical analysis with further evidence for bat monophyly. *Behavior and Evolution* **54**: 119-126.
- Looss, A. 1902. Die distomen unterfamilie der Haploporinae. *Archives di Parasitologie* **6**: 129-143.
- Mañé-Garzón, F. y L. E. González. 1978a. *Gorgoderina darwini* n. sp. digenea parásito de la vejiga urinaria del sapito de Darwin *Melanophryniscus stelzneri* (Weyenbergh). *Revista de Biología del Uruguay* **6**: 39-43.
- Mañé-Garzón, F. y L. E. González. 1978b. Dos especies del género *Gorgoderina* (*Gorgoderimma*) de la vejiga urinaria de *Leptodactyllus ocellatus* (L.) del Uruguay. *Revista de Biología del Uruguay* **6**: 45-50.
- Mata-López, R. and V. León-Règagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from México. *Systematic Parasitology* (en prensa).
- Mata-López, R., V. León-Règagnon and D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology* **91**: 403-410.
- Meijaard, E. and C. P. Groves. Morphometrical relationships between South-east Asian deer (Cervidae, tribe Cervini): evolutionary and biogeographic implications. *Journal of Zoology* **263**: 179-196.
- Pande, B. P. 1937. On the morphology and systematic position of a new bladder fluke from an Indian frog. *Annals of the Magazine Natural History* **20**: 250-256.
- Pereira, C. e R. Cuocolo. 1940. Trematoides vesicais de anfibios do nordeste brasileiro. *Arquivos do Instituto de Biología* **2**: 413-420.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. In: Skrjabin K. I. (Ed) *Trematodes of animals and man* **8**: 251-618.
- Pimentel R. A. and R. Riggins. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics*, **3**: 201-209.
- Prudhoe, S. and R. Bray. 1982. Plathelminth parasites of the Amphibia. *British Museum (Natural History) Oxford, University Press. New York.* 135 pp.
- Puga, S. 1982. Two platyhelminths from *Caudiverbera caudiverbera* (Anura; Leptodactylidae) in southern Chile. *Herpetological Review* **13**: 13-14.
- Rohlf, F. J., Y. A. Lo and M. Corti. 1996. Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial warp scores. *Systematic Biology* **45**: 344-362.
- Smith, E. N. and R. L. Gutberlet. 2001. Generalized Frequency Coding: a method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **50**: 156-169.

- Stafford, J. 1905. Trematodes from Canadian Vertebrates. *Zoologischer Anzeiger* **28**: 681-694.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9**: 275-304.
- Tkach V., J. Pawlowski and J. Mariaux. 2000. Phylogenetic analysis of the suborder Plagiorchiata (Platyhelminthes, Digenea) based on partial 18S rDNA sequences. *International Journal for Parasitology* **30**: 83-93.
- Travassos, L. 1928. Contribuições para o conhecimento das espécies brasileiras do genero *Gorgoderina*. *Boletim do Museum National do Rio de Janeiro* **4**: 69-71.
- Vences, M., J. Kosuch, S. Lötters, A. Widmer, K. H. Jungfer, J. Köhler, and M. Veith. 2000. Phylogeny and classification of poison frogs (Amphibia: Dendrobatidae), based on mitochondrial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**: 34-40.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* **44**: 482-500.
- Wiens, J. J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in Phrynosomatid Lizards. *Systematic Biology* **47**: 427-444.
- Wiens, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* **50**: 688-699.
- Wiens, J. J. and R. E. Etheridge. 2003. Phylogenetic relationships of hoplocercid lizards: coding and combining meristic, morphometric, and polymorphic data using step matrices. *Herpetologica* **59**: 375-398.
- Wongsawad, C., O. Sey, A. Rojanapaibul, P. Wongsawad, T. Marayong, J. Rojtinnakorn, S. Suwattanacoupt and A. Pachanawan. 1999. Description of *Gorgoderina gracilis* sp. n. (Trematoda, Gorgoderidae) from *Ichthyophis supachaii* Taylor, 1960 (Amphibia, Ichthyophiidae) of Thailand. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **45**: 293-297.
- Yamaguti, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Keigaku Publishing. Co. Tokyo. 1074 pp.
- Zardoya, R. and A. Meyer. 2001. On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians. *Evolution* **98**: 7380-7383.

- Zelditch, M. L., W. L. Fink and D. L. Swiderski. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics: Quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology* **44**:179-189.
- Zelditch, M., D. L. Swiderski and W. L. Fink. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. p. 37-83. En: Wiens, J. J. (Ed.). 2000. *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press. 220 pp.

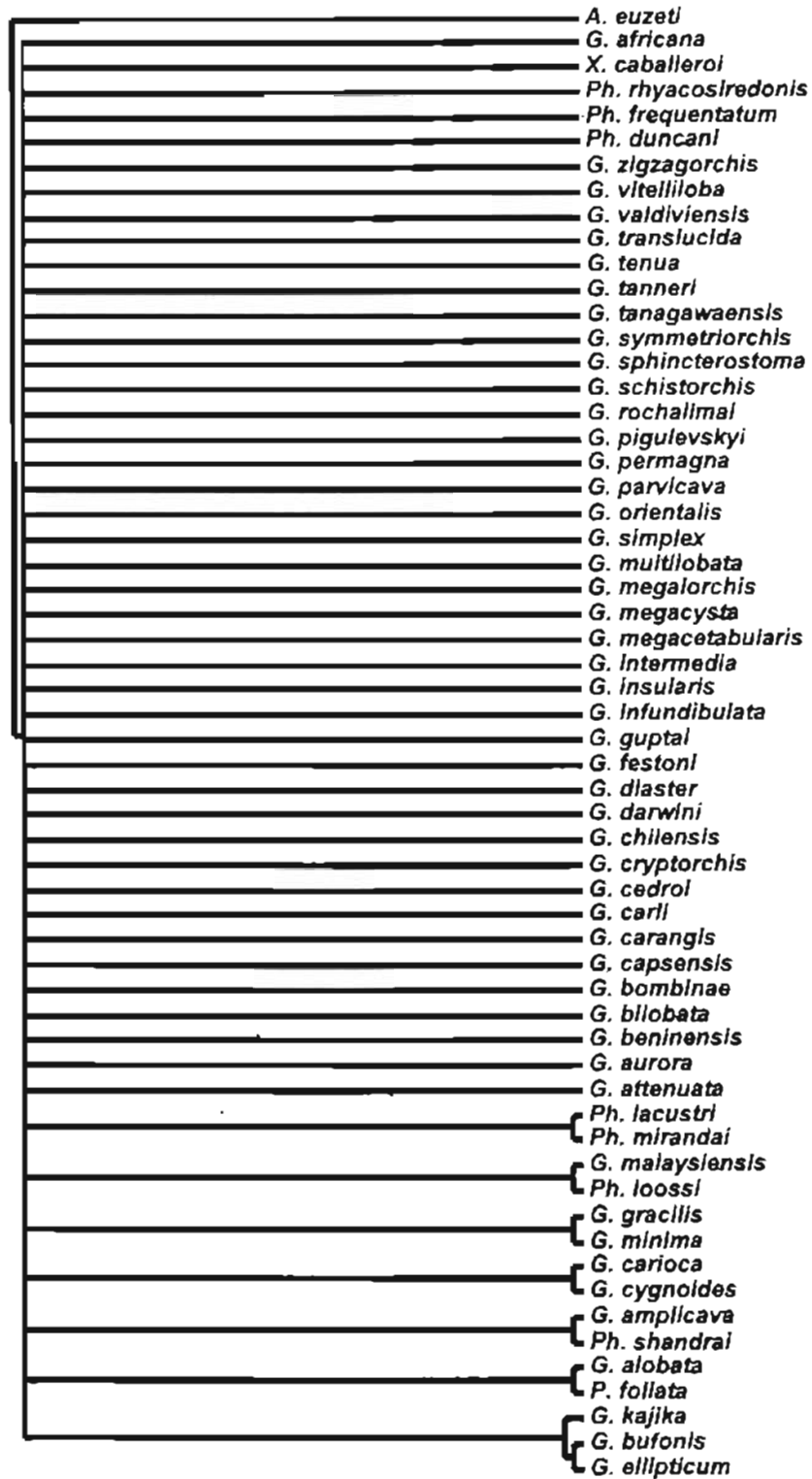


Figura 1. Árbol de consenso estricto de las 756 topologías obtenidas de una búsqueda heurística en MP de la matriz "gap-coding". L= 867.

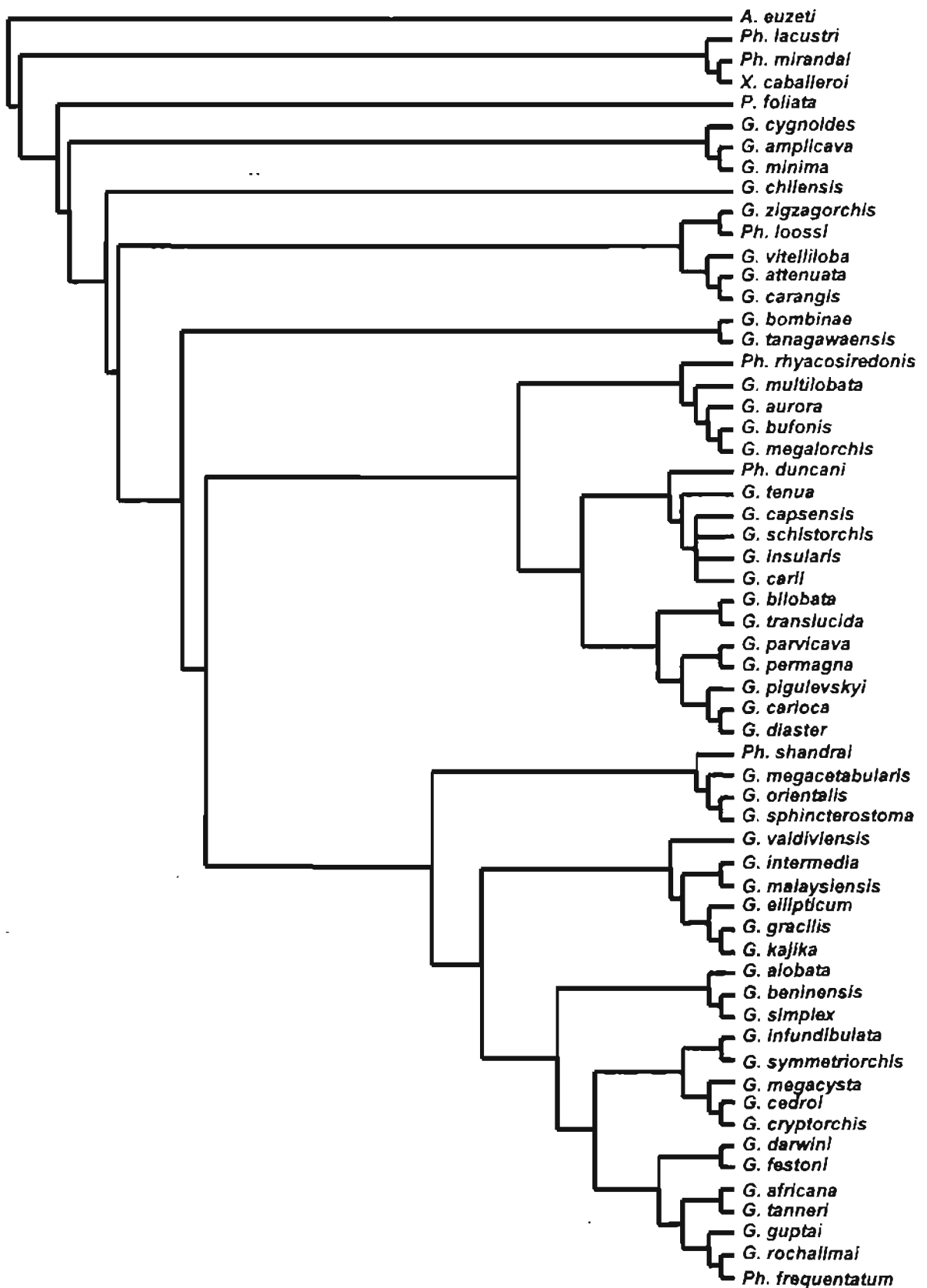


Figura 2. Árbol de consenso estricto de los 2 árboles más parsimoniosos resultado del análisis de los caracteres con frecuencias no acumuladas de la matriz "W-GFC". L= 400900

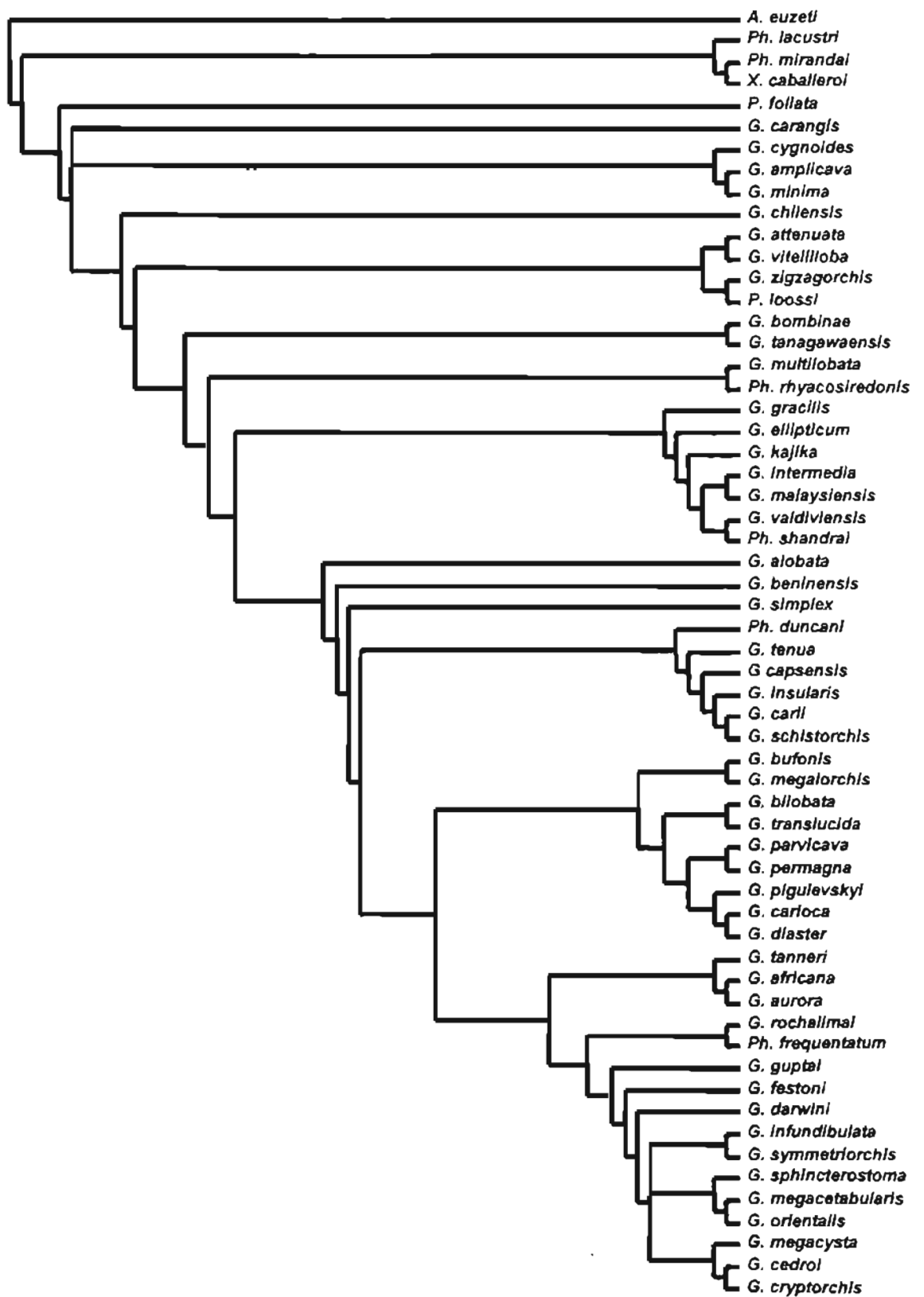


Figura 3. Árbol de consenso estricto de los 6 árboles más parsimoniosos resultado del análisis de los caracteres con frecuencias no acumuladas de la matriz "GFC". L= 310019.

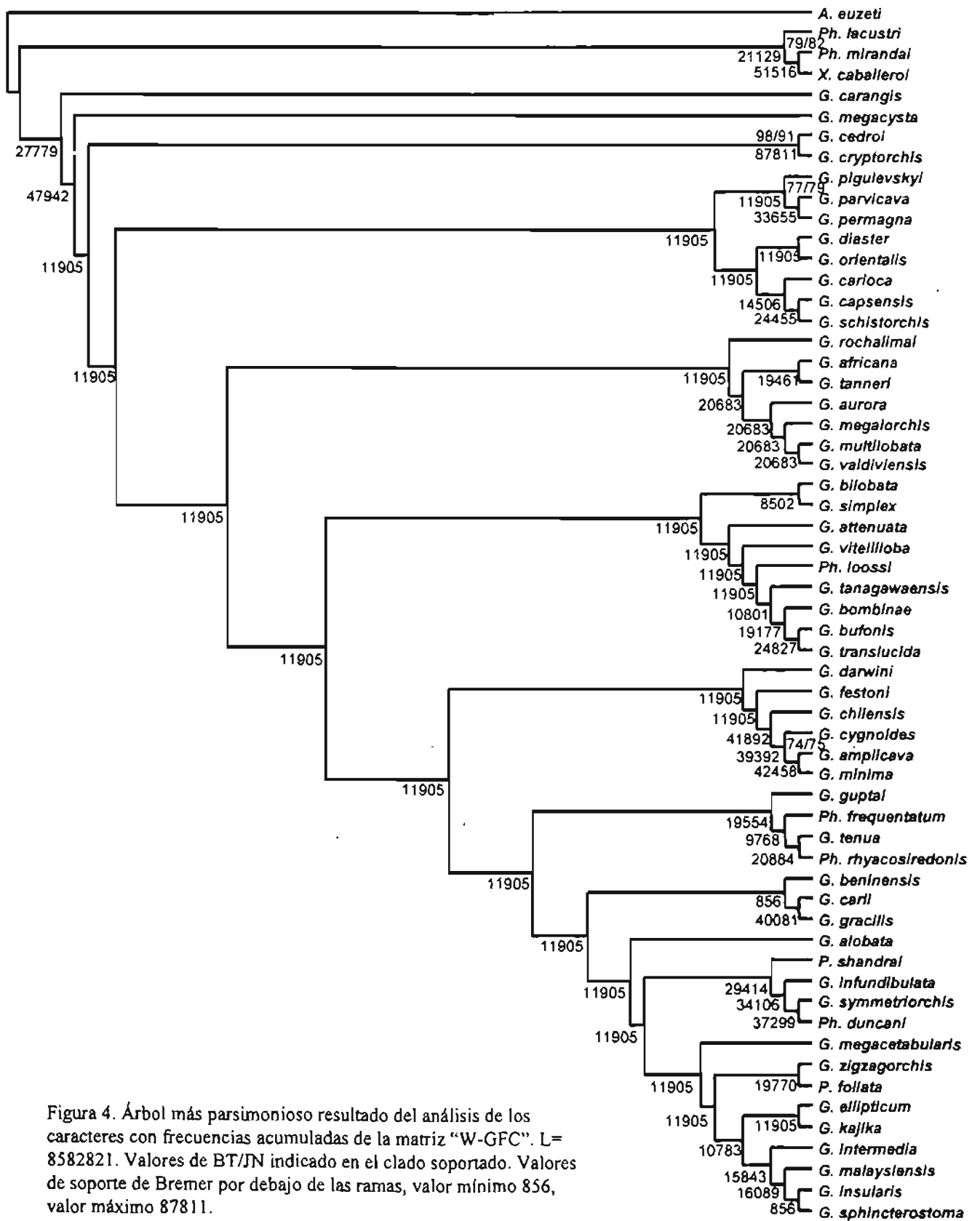
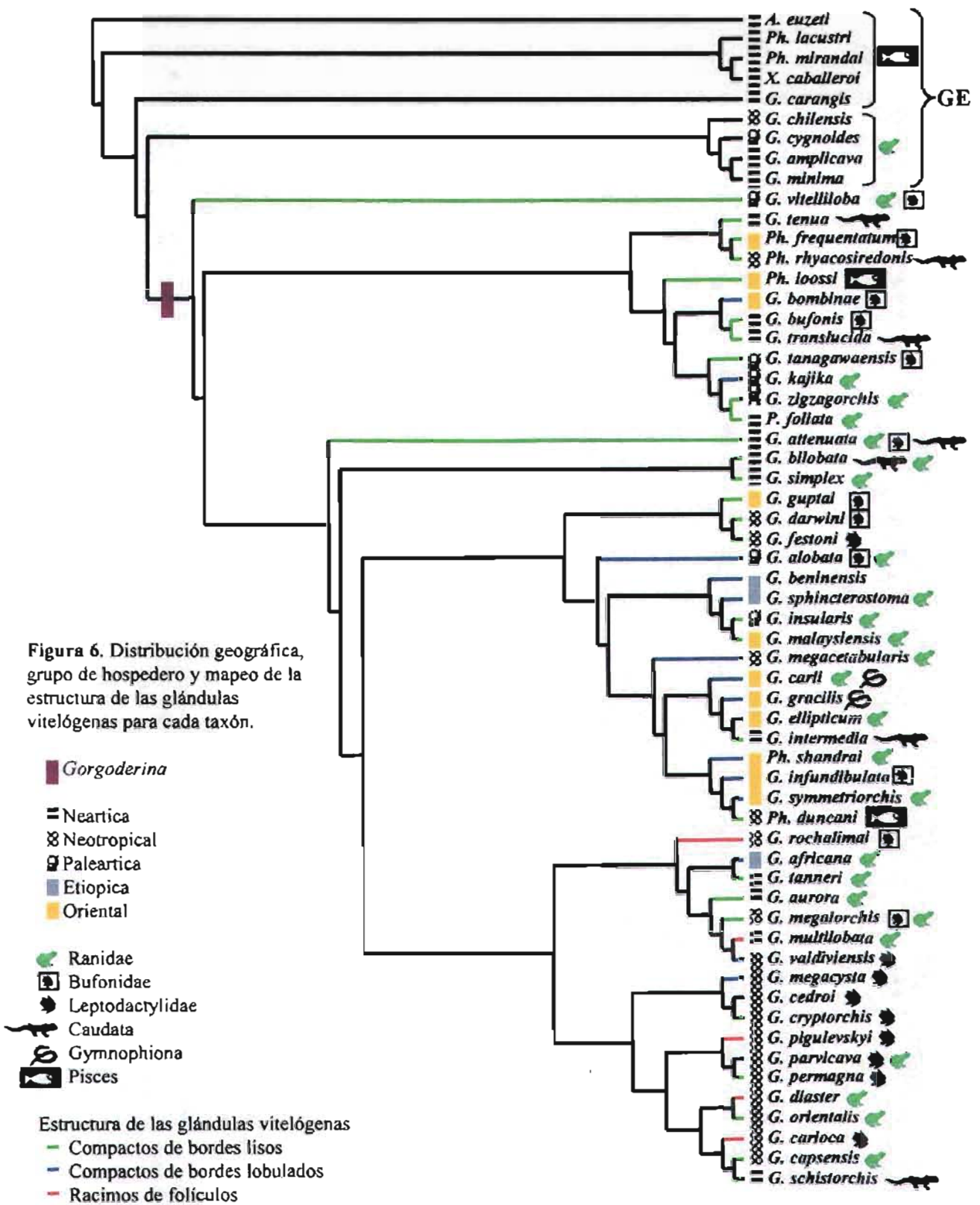


Figura 4. Árbol más parsimonioso resultado del análisis de los caracteres con frecuencias acumuladas de la matriz "W-GFC". L= 8582821. Valores de BT/JN indicado en el clado soportado. Valores de soporte de Bremer por debajo de las ramas, valor mínimo 856, valor máximo 87811.



CAPÍTULO V

ANEXO V-I

Material biológico revisado de especies de gorgoderidos incluidos en el estudio filogenético del género *Gorgoderina* Looss, 1902. Se presentan en orden la especie, la colección que lo resguarda y el número de catálogo correspondiente. Se utilizan las siguientes abreviaturas: CHIOC: Coleção Helminthologica do Instituto Oswaldo Cruz, Río de Janeiro, Brasil; CNHE: Colección Nacional de Helmintos, México, D. F., México; CPDRB: Colección particular del Dr. Daniel R. Brooks; HWML: Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, Lincoln, Nebraska; NBM: New Brunswick Museum, New Brunswick, Canadá; NHM: Natural History Museum, Londres; MPM: Meguro Parasitological Museum, Japón; USNPC: US National Parasite Collection, Maryland, Estados Unidos.

Gorgoderina

G. africana – NHM: 1970. 8. 3. 1 (holotipo).

G. alobata – NHM: 1965. 6. 25. 1-2 (holotipo).

G. attenuata – CNHE: 1178- 1180, 1182, 1446, 1544-1548, 2416, 3401-3405, 3412, 3413, 3793 (vouchers); NBM: 3542, 10 no catalogadas (vouchers); HWML: 740, 17079, 20121-20126, 20888, 20955, 21344, 21949, 24898, 31259, 33206 (vouchers); USNPC: 542-14/18 (material de la redescipción de la especie), M1288-16, M1546-17 (vouchers); CHIOC: 10563 (voucher); CPDRB: 1 ejemplar (voucher).

G. aurora – USNPC: M356-17 (holotipo).

G. beninensis – MNHN: 863 TA (holotipo).

G. bilobata – USNPC: M182-14/16 (holotipo); HWLM: 15239 (voucher).

G. bufonis – HWML: 21309-21315 (vouchers).

G. carangis – CNHE: 1112, 1798 (vouchers).

G. carioca – CHIOC: 22017, 22018 (material tipo, holotipo)..

G. cedroi – CHIOC: 4786, 25254 (material tipo).

G. cryptorchis – CHIOC: 4688-4699, 4701-4703, 4830, 4832, 4836, 4856, 4883 (material tipo), 5778, 19077 (vouchers).

G. diaster – CPDRB: 1 ejemplar; NHM: 1980. 11. 12. 7-8 (voucher); HWLM: 20250 (voucher); CHIOC: 17426, 25255, 25256 (material tipo).

G. intermedia – USNPC: M321-15 (holotipo).

G. malaysiensis – USNPC: 912-1/2 (holotipo).

G. multilobata – USNPC: 350-12 (holotipo); HWLM: 23427, 23428 (paratipos).

G. megalorchis – CNHE: 810 (holotipo), 1447 (voucher).

- G. parvicava* – CNHE: 1177, 2415; NHM: 1988. 9. 15. 9; CHIOC: 14105, 14264-14267, 14272 (material tipo), 19132, 19141, 19153, 19636, 19639, 19656, 19658, 19680, 19688, 19696, 19699, 19705, 19709, 19715, 19721, 19723, 19779, 21474, 21475, 21824-21830, 27329, 27338, 27341, 2952, 29568, 30505, 3276, 33467, 4460, 4677-4679, 4685, 4687, 4834, 4835, 4837, 4857-4859, 4903, 4915, 5582, 5589, 5675, 5686, 5702, 5735, 5793, 6080, 6081, 6188, 6209, 6283, 8874, 8875, 8880-8890 (vouchers).
- G. permagna* – CHIOC: 25291-25300 (material tipo).
- G. rochalimai* – CHIOC: 22019a-m, 22020, 22021 (material tipo).
- G. schistorchis* – USNPC: M156-17/21 (holotipo).
- G. simplex* – USNPC: M1288-17 (vouchers); NBM: 784, 788, 789, 790, 2 no catalogadas (vouchers); HWLM: 20112-20120 (vouchers); CPDRB: 1 ejemplar (voucher).
- G. tanagawaensis* – MPM: 19090 (holotipo).
- G. tanneri* – USNPC: M140-14/16 (sintipo).
- G. temua* – USNPC: M182-12 (holotipo).
- G. translucida* – HWLM: 20111 (voucher); CPDRB: 1 ejemplar (voucher).
- G. vitelliloba* – HWLM: 34301 (voucher); MNHN: 84 BD36, 89 BD38 (vouchers); NHM: 1976. 4. 9. 18-22, 1984. 10. 9. 16, 1983. 6. 9. 3, 1975. 8. 16. 113-114, 1937. 6. 8. 151, 1933. 7. 19. 22, 1946. 5. 8. 182 (vouchers).
- G. zigzagorchis* – NHM: 1997. 7. 31. 1 (holotipo).
- Gorgoderina* sp. – NHM: 1937. 6. 8. 152; USNPC: 283-15, 588-12, SH66-25; CHIOC: 25250-25253; HWLM: 22250, 23426, 33203-33205.

Phyllodistomum

- Ph. rhyacosiredonis* – CNHE: 1214 (holotipo), 1374.
- Ph. mirandai* – CNHE: 923 (holotipo), 924.
- Ph. lacustri* – CNHE: 1523, 1524, 1278 (vouchers).
- Ph. folium* – USNPC: M38B, P18D, 815-1/2 (vouchers).

Gorgodera

- G. cygnoides* – USNPC: M29C, 103-25, 110-25, 114-1/2, M124-5 (vouchers); HWML: 20071 (vouchers).
- G. amplicava* – HWML: 741, 17203, 20127-20131, 22683, 23424, 23425, 31258, 33140, 33141 (vouchers).
- G. minima* – HWML: 20957 (voucher); CPDRB: 1 ejemplar (voucher).

Progorgodera

- P. foliata* – CPDRB: 1 ejemplar (voucher).

Xystretum

- X. caballeroi* – CNHE: 1005 (holotipo), 1113, 1407, 1277 (vouchers).

Anaporrhutum

- A. euzeti* – CNHE: 4499 (holotipo), 4500 (paratipo).

CAPÍTULO V

ANEXO V-II

Codificación de caracteres morfológicos

Los datos fueron obtenidos tanto de las descripciones originales, de las redescripciones (en algunos casos), como del material biológico preservado.

*Mediciones expresadas como porcentaje de la longitud total; (‡) información proporcionada en la Matriz Inicial (ver Anexo III).

1. Longitud corporal. ‡
2. Posición del nivel más ancho del cuerpo.
 - 0 Al nivel del acetábulo.
 - 1 Al nivel del testículo anterior.
 - 2 Al nivel medio de la región postacetabular.
3. Ancho máximo del cuerpo.* ‡
4. Relación entre el largo y el ancho de la región preacetabular. ‡
5. Relación entre el largo y el ancho de la región postacetabular. ‡
6. Proporción que representa el largo de la región postacetabular con respecto al largo de la región preacetabular. ‡
7. Cicatriz del estilete. Dentro del ciclo de vida de las especies de la familia Gorgoderidae, la metacercaria es de tipo xifidiocercaria; ésta se caracteriza por presentar un estilete en el extremo anterior corporal y una cauda simple que varía de longitud, estas dos estructuras se pierden al penetrar al hospedero intermediario o definitivo, quedando en el lugar donde estuvo insertado el estilete una cavidad que puede presentar las siguientes características:
 - 0 Cicatriz plana.
 - 1 Se presenta como una protuberancia poco desarrollada (sólo distinguible con microscopía óptica).
 - 2 Se presenta como una protuberancia muy desarrollada (evidente con lupa).
8. Posición de la ventosa oral.
 - 0 Terminal.
 - 1 Subterminal.
9. Distancia que separa al acetábulo de la ventosa oral.* ‡
10. Glándulas esofágicas
 - 0 Ausentes.
 - 1 Presentes.
11. Faringe.
 - 0 Presente.
 - 1 Ausente.

12. Posición de la bifurcación cecal.* ¥
13. Contorno de los ciegos intestinales en su porción inicial.
 - 0 Anchos y lobulados.
 - 1 Estrechos y lisos.
 - 2 Anchos y lisos.
14. Recorrido de los ciegos intestinales.
 - 0 Rectos.
 - 1 Paralelos a la pared corporal en todo su recorrido.
 - 2 Se curvan gradualmente hacia la línea media sagital.
15. Extensión de los ciegos intestinales.
 - 1 Abarcan hasta el final del tercer cuarto corporal.
 - 2 Finalizan en el último cuarto corporal.
16. Relación entre la ventosa oral y el acetábulo.
17. Relación entre el ancho acetabular y el ancho corporal.* ¥
18. Estructura de las glándulas vitelógenas.
 - 0 Dispuestas en numerosos folículos libres.
 - 1 Arregladas en dos masas compactas, de bordes lisos.
 - 2 Arregladas en dos masas con bordes lobulados.
 - 3 Arregladas en dos racimos de folículos.
 - 4 Arregladas en masas dendríticas.
19. Distancia entre el acetábulo y las glándulas vitelógenas.* ¥
20. Distancia entre las masas vitelógenas (normalizada tomando en cuenta el ancho máximo corporal). ¥
21. Posición de las glándulas vitelógenas.
 - 0 Laterales dorsales a la longitud corporal.
 - 1 Ventrales a las ramas intestinales.
 - 2 Intercecales, postacetabulares.
 - 3 Flanqueando al acetábulo.
22. Posición del ovario con respecto al eje longitudinal corporal (sagital).
 - 0 Dextral.
 - 1 Sinistral.
 - 2 Sagital.
23. Contorno del ovario.
 - 0 Totalmente irregular.
 - 1 Lobulado.
 - 2 Compacto de bordes lisos.
24. Distancia entre el acetábulo y el ovario.* ¥
25. Longitud del ovario.* ¥

26. Número de testículos.

- 0 De 5 a múltiples testículos dispuestos en dos series paralelas entre sí, intercecales.
- 1 Dos cuerpos simétricos intercecales.
- 2 Dos cuerpos intercecales en tandem.
- 3 Dos cuerpos extracecales en posición simétrica.
- 4 Dos cuerpos intercecales situados diagonalmente.
- 5 Testículos múltiples dispuestos en dos series paralelas entre sí, extracecales.

27. Lugar de unión de los conductos eferentes.

- 0 Se unen en la región preacetabular.
- 1 Se unen en la región acetabular.
- 2 Conductos eferentes se unen en la región postacetabular para formar tubos eferentes secundarios.
- 3 Conductos eferentes se unen inmediatamente al margen posterior del acetábulo.

28. Longitud del testículo anterior.* ✎

29. Longitud del testículo posterior.* ✎

30. Forma de los testículos.

- 0 Más anchos que largos.
- 1 Circulares.
- 2 Más largos que anchos.

31. Contorno testicular.

- 0 Irregular.
- 1 Lobulado.
- 2 Liso.

32. Distancia del acetábulo al testículo anterior.* ✎

33. Distancia del acetábulo al testículo posterior.* ✎

34. Configuración del útero.

- 0 Sólo forma asas longitudinales.
- 1 Sólo forma asas transversales.
- 2 Forma tanto asas transversales como longitudinales.

35. Distribución del útero.

- 0 Asas intercecales en la región posterior, con asas invadiendo la región extracecal solo cerca del extremo posterior.
- 1 Sólo intercecales.
- 2 Asas inter y extracecales en toda la región postacetabular, sin asas longitudinales extracecales.
- 3 Asas inter y extracecales en toda la región postacetabular, con asas longitudinales extracecales extendiéndose hasta el nivel de las masas vitelógenas.

36. Útero ascendente entre el acetábulo y las vitelógenas.

- 0 Forma varias asas.
- 1 Se dirige al poro genital en línea recta.

37. Vesícula seminal.
- 0 Contendida totalmente en la bolsa del cirro.
 - 1 La mitad de su volumen se halla dentro de la bolsa pseudohermafrodita.
 - 2 Libre, no existe bolsa del cirro.
38. Longitud de la vesícula seminal.* ¥
39. Receptáculo seminal
- 0 Presente
 - 1 Ausente
40. Posición de la vesícula seminal.
- 0 Anterior al acetábulo, sin solaparse con él.
 - 1 La mitad de su volumen es dorsal al borde anterior del acetábulo.
 - 2 Es totalmente dorsal a la porción anterior del acetábulo.
41. Forma de la vesícula seminal.
- 0 Bipartita.
 - 1 Entera sacular.
 - 2 Entera en forma de S.
42. Posición del poro excretor.
- 0 Subterminal, ventral, anterior al extremo posterior corporal.
 - 1 En el extremo posterior del cuerpo.
43. Largo de los huevos.* ¥
44. Relación largo-ancho de los huevos. ¥
45. Glándulas de penetración.
- 0 Presentes.
 - 1 Ausentes.
46. Longitud de las glándulas vitelógenas.* ¥

CAPÍTULO VI

Revisión taxonómica del género *Gorgoderina* Looss, 1902 (Digenea: Gorgoderidae)

Rosario Mata-López y Virginia León-Règagnon

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Apdo. Postal 70-153. C. P. 04510, México, D. F. México.

Introducción

El género *Gorgoderina* incluye a 59 especies (de las cuales 50 fueron nombradas originalmente en este género y nueve fueron originalmente descritas en otros géneros dentro de la misma familia) (Yamaguti, 1971; Prudhoe y Bray, 1982; Mañé-Garzón y González, 1978a, 1978b; Puga, 1982; Kim *et al.*, 1995; Wongsawad *et al.*, 1999). Estas especies se caracterizan por ser parásitas de la vejiga urinaria y uréteres de anuros, caudatos (*Ambystoma*), apodos (Apoda), existiendo solo una especie parásita de peces marinos (*Carangis* sp.), *Gorgoderina carangis*. En este grupo de parásitos la especificidad hospedatoria no es muy estricta, ya que una misma especie de gusano puede parasitar a distintas especies de anuros (Mata-López *et al.*, 2005).

Este género fue propuesto para incluir a especies de gorgodéridos que presentaban solo dos testículos y que se encontraban incluidos con especies que presentaban testículos múltiples (Looss, 1902). A lo largo de su historia taxonómica se han propuesto tres divisiones subgenéricas que han sido controversiales por la inconsistencia de los caracteres utilizados (Pereira y Cuocolo, 1940; Pigulevsky, 1953; Fernandes, 1958), razón por la cual no se han considerado en la mayoría de los trabajos realizados acerca del género.

Hasta la fecha se ha propuesto solo una hipótesis filogenética de las relaciones entre los géneros de la familia Gorgoderidae, en la cual *Gorgoderina* queda incluido en un clado no resuelto junto con otros cinco géneros (*Progorgodera*, *Gorgodera*, *Phyllostromum*, *Xystretum* y *Gorgotrema*) (Brooks y MacDonald, 1986); sin embargo, no se han realizado estudios del mismo tipo para cada uno de estos géneros en particular.

En el Capítulo V se propone una filogenia de las especies de *Gorgoderina* basada en datos cualitativos y cuantitativos de origen morfológico, en la cual se reconocen tres clados principales; sin embargo, no se propone división subgenérica alguna, a la par de que esta hipótesis de relaciones no apoya ninguna de las tres divisiones subgenéricas citadas anteriormente. Tomando como base esta hipótesis filogenética, se propone la estructura taxonómica utilizada en la presente revisión.

Material y método

Este estudio está basado en la evaluación morfológica en microscopía óptica del material biológico preservado (material tipo y “vouchers”) de *Gorgoderina* spp. depositados en las siguientes colecciones: BMNH: The Natural History Museum, London, UK; CHCR: Colección Helminológica de Costa Rica, Costa Rica; CHIOC: Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Río de Janeiro, Brasil; CNHE: Colección Nacional de Helmintos, México; HWML: Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska-Lincoln, USA; MNHN: Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, Francia; MPM: Meguro Parasitological Museum, Tokio, Japón; NBM: New Brunswick Museum, New Brunswick, Canadá y la USNPC: US National Parasite Collection, Betsville, Maryland, USA. Así también, se revisó material obtenido en préstamo de la colección particular del Dr. Daniel R. Brooks (DRB) y material que se obtuvo en colectas recientes. Las descripciones se presentan en orden alfabético. Para cada especie se proporciona la descripción o redesccripción –citándose en cada caso el origen de la información– así como el hábitat y los huéspedes que parasitan (señalando el huésped y la localidad tipo), la distribución geográfica, el material estudiado, la información taxonómica y los esquemas correspondientes. De igual manera, se indica el material no disponible para el presente estudio. En todos los casos, las medidas están dadas en milímetros, señalándose las excepciones.

Género *Gorgoderina* Looss, 1902

Diagnosis genérica: Gorgoderidae. Gorgoderinae. Cuerpo alargado, fusiforme; región preacetabular generalmente cónica (ahusada), circular en corte transversal; región postacetabular cónica u oval. Ventosa oral subterminal. Faringe ausente. Esófago corto o largo; ciegos simples, de contorno liso o lobulado, finalizan cerca del extremo posterior del cuerpo. Glándulas esofágicas presentes o ausentes. Acetábulo situado en el primer tercio corporal, inmerso en el cuerpo o puede protruirse por la mitad de su volumen o totalmente. Dos testículos situados en tandem o diagonalmente, raramente simétricos, de forma generalmente oval, pero pueden ser circulares; bordes lisos o lobulados, raramente irregulares. Conductos deferentes generalmente iniciando en la región anterior de cada testículo, pero pueden surgir de la región anterior dorsal de éstos; se unen para formar el conducto deferente ya sea entre las vitelógenas y el acetábulo, o dorsal o anteriormente al acetábulo, por lo que la longitud de este conducto varía entre especies. Vesícula seminal preacetabular, o situada dorsalmente al acetábulo, sacular o bipartita. Conducto eyaculador rodeado de células prostáticas, desemboca en el atrio genital hermafrodita y éste en el poro genital. Ovario postacetabular, situado posteriormente a las glándulas vitelógenas, dextral o sinistral, raramente sagital; en vista ventral circular u oval, de contorno liso o lobulado. Ootipo en la región

media ventral interna del ovario. Glándula de Mehlis situada entre las glándulas vitelógenas. Canal de Laurer desemboca dorsalmente en la región entre las glándulas vitelógenas y el ovario. Glándulas vitelógenas postacetabulares, preováricas, intercecales; arregladas en dos cuerpos compactos de bordes lisos o lobulados, o en dos racimos de folículos, cuyo número es variable. Útero distribuido en toda la región postacetabular, disponiéndose en asas longitudinales, transversales o una combinación de ambas; asas uterinas longitudinales extracecales hasta el nivel de las vitelógenas raramente presentes, útero ascendente generalmente formando varias asas transversales entre las vitelógenas y el acetábulo, una sola asa longitudinal poco frecuente; dorsalmente al acetábulo, se dirige al poro genital en una asa longitudinal. Poro genital común ventral en la línea sagital corporal entre la ventosa oral y el acetábulo. Huevos generalmente ovales, raramente circulares, embrionados sólo en el útero ascendente. Vesícula excretora tubular (en forma de I), se divide sagitalmente al nivel del testículo anterior. Poro excretor en el extremo posterior del cuerpo, terminal.

Especie tipo: *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899) Looss, 1902

Especies

***Gorgoderina africana* Meskal, 1970**

(Lámina I, Fig. 1)

Sinónimos: *Gorgoderina (Gorgoderina) africana*: Mezkal (1970).

Redescripción basada en la descripción original y en el material tipo. Cuerpo alargado, 4.02-5.85 (4.74) de largo por 0.48-0.66 (0.57) de ancho máximo. Relación ancho/largo 1: 8.37-8.86 (8.3). Región preacetabular 0.693 de largo por 0.27 de profundidad; región postacetabular 3.21 de largo por 0.51 de profundidad al nivel de los testículos. Relación región preacetabular-región postacetabular 1: 4.63 en largo y 1.88: 1 en profundidad. Tegumento con papilas al nivel de la ventosa oral, pudiendo contarse 15 solamente del lado izquierdo. Cicatriz del estilete flanqueada por dos papilas. Ventosa oral subterminal, ventral, 0.27-0.39 (0.31) de largo por 0.21-0.30 (0.245) de profundidad. Acetábulo situado en el cuarto anterior corporal a 0.30-0.54 (0.45) de la ventosa oral, 0.54-0.60 (0.57) en diámetro. Relación ventosa oral/ acetábulo 1: 1.54-2. Esófago 0.18-0.26 (0.22) de largo por 0.05 de ancho, rodeado por glándulas esofágicas. Bifurcación cecal a 0.15-0.27 del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales delgados de contorno liso, extendiéndose dorsalmente hacia la región posterior, finalizando a 0.483 del extremo posterior del cuerpo. Testículos grandes, ovoides y de superficie lisa, postováricos, en tandem en el tercio medio corporal. Testículo anterior cercano al ovario, 0.30-0.48 (0.41) de largo por 0.24-0.33 (0.29) de profundidad. Espacio intertesticular de 0.15 a 0.45. Testículo posterior 0.48-0.60 (0.53) de largo por

0.21-0.33 (0.28) de profundidad. Espacio postesticular entre 1.20 y 1.59. Vesícula seminal grande, globosa, dorsal justo al nivel del borde anterior del acetábulo, 0.51 en diámetro. Conducto eyaculador corto de paredes musculares. Atrio genital común situado al nivel de la bifurcación cecal. Poro genital a 0.5075 del extremo anterior corporal. Ovario oval, de contorno liso, sagital, a 0.45-0.54 (0.47) del acetábulo, 0.18-0.42 (0.30) en diámetro. Glándulas vitelógenas ovales, compactas, de superficie lisa, situadas una a cada lado de la línea media justo a 0.36-0.47 del acetábulo; vitelógena derecha 0.22 de largo por 0.14 de profundidad; vitelógena izquierda 0.20 de largo por 0.14 de profundidad. Útero formando varias asas dorsoventrales y transversales llenando el espacio intercecal postvitelino, extendiéndose lateralmente pero no se excede de los márgenes de los ciegos; anteriormente a las vitelógenas forma cuatro asas intercecales, dirigiéndose anteriormente en un curso más o menos recto y dorsal al acetábulo. Huevos ovales, 0.028-0.031 (0.0301) de largo por 0.0175-0.021 (0.019) de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución:

Rana angolensis – Etiopía: Meskal (1970).

Material tipo: NHM 1970.8.3.1. (holotipo y paratipo).

Material revisado: NHM 1970.8.3.1.

***Gorgoderina alobata* Lees y Mitchell, 1966**

(Lámina I, Fig. 2)

Redescripción basada en el holotipo y un ejemplar paratipo. Cuerpo alargado, fusiforme, cónico, región preacetabular con el extremo anterior redondeado, región postacetabular con el extremo posterior en punta, 2.24-3.20 de largo por 0.64-0.95 de ancho al nivel del acetábulo. Ventosa oral subterminal, 0.38-0.50 de largo por 0.40-0.51 de ancho. Acetábulo grande, extendiéndose a los márgenes laterales del cuerpo y hasta la mitad posterior del cuerpo, 0.52-0.71 de largo por 0.52-0.69 de ancho. Relación ventosa oral-acetábulo 1: 1.00-1.37. Esófago 0.22-0.42 (0.36) de largo. Bifurcación cecal a 0.12-0.25 (0.19) de la ventosa ventral. Ciegos intestinales paralelos a la pared corporal en todo su recorrido, finalizando antes del extremo posterior del testículo posterior. Testículos postováricos e intercecales, en diagonal en el tercio posterior del cuerpo, compactos, no lobulados; testículo anterior 0.17-0.27 de largo por 0.12-0.33 de ancho; testículo posterior 0.16-0.35 de largo por 0.12-0.26 de ancho. No se observó el sitio de unión donde los conductos eferentes dan lugar al conducto deferente. Vesícula seminal transversal al eje longitudinal corporal, inmediatamente anterior al margen del acetábulo. Poro genital al nivel de la bifurcación cecal. Ovario oval, intercecal, dextral, posterior a las glándulas vitelógenas, 0.21-0.30 de largo por 0.20-

0.24 de ancho. Glándula de Mehlis y canal de Laurer entre las glándulas vitelógenas. Útero formando varias asas en la región postacetabular, sin cubrir a los órganos reproductivos. Huevos ovales, 0.0304 de largo por 0.0214 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bombina bombina - República Checa: Vojtková y Krivanec (1970); Kozák (1973); Prokopic y Krivanec (1975). Polonia: Grabda- Kazubska (1972). Dinamarca: Frandsen (1974).

Bombina bombina x *Bombina variegata* - República Checa: Vojtková (1972).

Bombina variegata (huésped tipo) – Austria: Lees y Mitchell (1966). Balcanes: Lees y Hristovski (1968) (Yugoslavia); Hristovski y Riggio (1973) (Macedonia, Eslovenia, y Grecia). República Checa: Vojtková y Krivanec (1970); Kozák (1971); Vojtková (1972); Kozák (1973); Vojtková (1974); Prokopic y Krivanec (1975). Polonia - Grabda- Kazubska (1972).

Rana dalmatina - República Checa: Vojtková (1972, 1974).

Rana esculenta - República Checa: Vojtková (1972, 1974).

Material tipo: NHM 1965.6.25.1-2 (holotipo).

Material revisado: NHM 1965.6.25.1-2.

***G. attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905**

(Lámina I, Figs. 3 y 4)

Sinónimos: *Gorgoderina attenuata*: Stafford (1902); *Phyllodistomum attenuata*: Pande (1937); *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958).

Redescripción basada en los trabajos de Stafford (1902), Cort (1912) y revisión del material de Cort (1912). Cuerpo cilíndrico, angosto, fusiforme. Longitud del cuerpo entre 3.3-8 en organismos vivos (Stafford, 1902), en organismos preservados de 4.5 (Stafford, 1902), 3.3-7.2 (de *Rana pipiens*, Bemidji, Minnesota, Cort, 1912), 3.5-4.8 (de *Rana catesbeiana*, Rice Lake, Ontario, Canada, Cort, 1912). Ancho corporal entre 0.55 (Stafford, 1902) y 0.35-0.56 (Cort, 1912). Región preacetabular comprende alrededor de un tercio o un cuarto de la longitud total del cuerpo. Región postacetabular abarca cerca de tres cuartos de la longitud total del cuerpo. Tegumento liso, presenta papilas a lo largo del cuerpo que se concentran sobre la ventosa oral, el acetábulo y la superficie ventral comprendida entre estas dos estructuras. Cicatriz del estilete muy evidente en el extremo anterior del cuerpo; hay un par de papilas en su dorso, flanqueándola y tres pares de papilas en su lado ventral, las cuales se encuentran una detrás de la otra, externamente a éstas se encuentra una papila más a cada lado. Ventosa oral circular en vista ventral, subterminal en la región anterior del cuerpo,

0.28 de diámetro (Stafford, 1902), 0.26-0.33 (Cort, 1912). El tegumento que cubre esta estructura presenta 10 papilas que rodean a la abertura oral, hay un par de papilas en el borde anterior de ésta y una papila en ambas paredes laterales. En el borde externo de la ventosa oral hay cuatro grupos de papilas, dos del lado derecho y dos al lado izquierdo, que están compuestos de tres a seis papilas que varían de tamaño entre sí. Esófago 0.4 de largo (Cort, 1912); ciegos intestinales dorsales y paralelos a la pared corporal. Acetábulo situado del extremo anterior a un tercio o un cuarto de la longitud total del cuerpo, 0.67 de diámetro (Stafford, 1902), 0.6-0.82 (Cort, 1912), extendiéndose por fuera de los márgenes laterales del cuerpo, uniéndose a éste por una base estrecha; presenta tres pares de papilas en su borde externo y cuatro pares de papilas dispuestas radialmente en su cara interna. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 2.1-3.0 (2.5). Testículos grandes, ligeramente alargados y de contorno irregular, presentan una profundidad tan amplia como la del cuerpo; situados en diagonal, uno ligeramente posterior al otro; testículo anterior situado justo posteriormente al ovario pero del lado contrario a éste, 0.78 de largo por 0.30 de ancho y 0.26 de profundidad. Testículo posterior situado en el mismo lado del ovario, 0.93 de largo por 0.32 de ancho y 0.44 de profundidad (Cort, 1912). Conductos eferentes dirigiéndose dorsalmente hacia la región anterior del cuerpo para unirse justo enfrente de las vitelógenas para formar el conducto deferente. Vesícula seminal sacular, piriforme, situada justo en la borde anterior del acetábulo. Conducto eyaculador rodeado de células prostáticas, presenta un calibre uniforme en toda su longitud hasta desembocar en el poro genital. Ovario redondo, oblongo o reniforme, inmediatamente posterior a las glándulas vitelógenas, tendiendo a situarse junto a alguno de los ciegos intestinales, 3.2 de largo por 0.24 de ancho y 0.33 de profundidad. Glándulas vitelógenas redondas o arriñonadas, pareadas, pueden estar cercanas o alejadas del acetábulo. Oviducto originándose a la mitad de la superficie dorsal del ovario. Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Útero distribuyéndose en todo el espacio postacetabular, cubriendo en su totalidad a los testículos y parcialmente al ovario, la disposición de las asas es muy complicada por lo que no se logra distinguir su trayectoria exacta; en el espacio comprendido entre las glándulas vitelógenas y el acetábulo forma dos o tres asas transversales voluminosas, la última parte del útero está modificado en un corto metratermo, el cual muestra un poco más engrosadas sus paredes que el resto del útero, éste desemboca en el poro genital. Huevos ovales, 0.510 de largo por 0.360 de ancho (Stafford, 1902), 0.053 de largo por 0.034 de ancho en gusanos vivos y 0.032 de largo 0.022 de ancho en ejemplares montados (Cort, 1912), huevos en la última porción del útero contienen ya al miracidio totalmente desarrollado.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Ambystoma tigrinum – México: Bravo (1943) (en renacuajos).

Ambystoma dumerilii – México: García *et al.* (1993) (Michoacán).

Bufo americanus - Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Bufo fowleri - Estados Unidos: Brandt (1936) (Carolina del Norte).

Leptodactylus labialis – México: Goldberg y Bursey (2002) (Sonora).

Notophthalmus viridescens viridescens: Estados Unidos: Rankin (1938, 1939) (Massachusetts); Bouchard (1951) (Maine); Fischthal (1955) (Nueva York).

Rana berlandieri – México: Guillén-Hernández *et al.* (2000) (Veracruz).

Rana blairi - Estados Unidos: Brooks (1976) (Nebraska).

Rana catesbeiana (huésped tipo)- Canadá: Stafford (1902) (Ashbridges Bay, Toronto); Cort (1912) (Ontario); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*). Estados Unidos: Brandt (1936) (Carolina del Norte); Rankin (1945) (Massachusetts); Lank (1971) (Indiana); Jinks y Johnson (1971) (Kansas); Hollis (1972) (Este de Texas); Brooks (1976) (Nebraska); Rosen y Manis (1976) (Arkansas); Dyer (1992) (Southern Illinois); Goldberg *et al.* (1998) (Arizona).

Rana chiricahuensis – Estados Unidos: Goldberg *et al.* (1998) (Arizona).

Rana clamitans - Estados Unidos: Fortner (1923) (Michigan); Rankin (1939, 1945) (Massachusetts, metacercarias enquistadas en renacuajos); Bouchard (1951) (Maine), Coggins y Sajdak (1982) (Wisconsin). Canadá: Fantham y Porter (1948) (Montreal).

Rana dummi – México: García *et al.* (1993) (Michoacán).

Rana grylio - Estados Unidos: Parker (1941) (Florida).

Rana heckscheri - Estados Unidos: Parker (1941) (Florida).

Rana montezumae – México: Sokoloff y Caballero (1933); Pigulevsky (1953) (ejemplares de Sokoloff y Caballero utilizados como material tipo para describir la especie *G. skarvilovitschi*); Lamothe *et al.* (1997) (Texcoco, Estado de México).

Rana palustris - Estados Unidos: Rankin (1945) (Massachusetts); Bouchard (1951) (Maine).

Rana pipiens – Canadá: Stafford (1902) (como *Gorgoderia attenuata*); Fantham y Porter (1948) (Quebec). Estados Unidos: Cort (1912) (Illinois, Minnesota e Indiana; redescipción); Fortner (1923) (Michigan); Zebrowski (1923) (Indiana); Rankin (1939, 1945) (Massachusetts, también metacercarias enquistadas en renacuajos); Willey y Koulisch (1947, 1950) (número cromosómico $2n=14$, células germinales); Odlaug (1954) (Ohio); Goodchild (1954) (adquiridos en Wisconsin y Minnesota); Goodchild (1955) (adquiridos en Vermont); Koulisch (1965) (microscopía electrónica de barrido para diferenciar ooquistes); Ulmer (1970) (Iowa, revisión); Davis y Bogitsch (1971) (ultraestructura del esófago); Nadakavukaren y Nollen (1975) (microscopía electrónica

de barrido de la superficie corporal); Brooks (1976) (Nebraska). México: Caballero (1942); Goldberg *et al.* (2001) (Dakota del Norte y Dakota del Sur).

Rana pipiens sphenoccephala - Estados Unidos: Brandt (1936) (Carolina del Norte).

Rana septentrionalis - Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Rana sylvatica - Estados Unidos: Rankin (1939, 1945) (Massachusetts; metacercarias enquistadas en renacuajos).

Rana vaillanti - México: Guillén-Hernández *et al.* (2000) (Veracruz); Paredes-Calderón *et al.* (2004) (Veracruz); Goldberg *et al.* (2002) (Veracruz).

Rana yavapaiensis - Estados Unidos: Goldberg *et al.* (1998) (Arizona).

Rana sp. - Guatemala: Caballero (1946).

Anfibios - Estados Unidos: Rankin (1938) (Massachusetts; ciclo de vida).

Ranas - Estados Unidos - Nollen y Alberico (1972) (gusano sin testículos).

Material tipo: holotipo y paratipos no asignados en la descripción original (no disponibles para su revisión).

Material revisado: USNPC 542-14/18 (material utilizado en la redescrición de Cort (1912) y propuesto como sintipos). Vouchers: USNPC 051644.00, 075452.00, 081464.00; HWML: 740, 17079, 20121-20126, 20888, 20955, 21344, 21949, 24898, 31259, 33206, 34301; NBM: 3542 (11 preparaciones) y 10 no catalogadas; CNHE: 1178, 1179, 1180, 1182, 1446, 1544, 1545, 1546, 1547, 1548, 2416, 3401, 3402, 3403, 3404, 3405, 3412, 3413, 3793; CHIOC 10503.

***Gorgoderina aurora* Ingles, 1936**

(Lámina I, Fig. 5)

Sinónimos: *Phyllodistomum aurora*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) aurora*: Pigulevsky (1953).

Redescrición basada en la descripción original y en el material tipo. Cuerpo subcilíndrico, fusiforme. Longitud total 5.0 a 8.0 (6.2) por 0.65 de anchura máxima al nivel del testículo anterior. Relación ancho-largo corporales 1: 8.4-12 (1: 9.5). Región preacetabular 0.82-1.06 de largo por 0.62-0.65 de ancho. Región postacetabular 4.93-4.97 de largo por 0.77-0.78 de ancho. Relación entre el largo de las regiones pre y postacetabular 1: 4.7-6.0; relación en el ancho de ambas regiones 1: 1.21-1.24. Tegumento liso; cicatriz del estilete reminiscente en el extremo anterior del cuerpo, presentando una papila a cada lado. Ventosa oral subterminal, longitud 0.25-0.36 (0.31); abertura oral fruncida. Tegumento de la ventosa oral con papilas, número y posición no distinguibles. Esófago corto y angosto, 0.23 de largo por 0.084 de ancho y rodeado de glándulas esofágicas. Bifurcación cecal a 0.54-0.65 del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales anchos y lisos,

dispuestos paralelamente a la pared lateral corporal, finalizando a 0.48 del extremo posterior corporal. Acetábulo justo en el ecuador del cuerpo, a 0.52- 0.78 (0.65) de la ventosa oral, 0.52 a 0.78 (0.65) de diámetro, sin papilas en el tegumento. Relación ventosa oral/acetábulo 1:2-1:2.4. Testículos postováricos e intercecales, en tandem, compactos de bodes ligeramente alterados por la gravidez del útero; testículo anterior justo posterior al ovario no llegando a traslaparse con él, longitud 0.39-0.71 por 0.3-0.43 de ancho; testículo posterior a 0.24 del borde posterior del testículo anterior, 0.31-0.82 de largo por 0.22-0.4 de ancho. Lugar de unión de los conductos eferentes no observado. Vesícula seminal inmediatamente anterior al acetábulo; bipartita, parte distal más grande que la proximal. Poro genital sagital a 1.01 del extremo anterior del cuerpo. Ovario ventral al ciego intestinal izquierdo, a 0.85-0.92 del acetábulo, entre las glándulas vitelógenas y el testículo anterior, de forma arriñonada; 0.25-0.41 de largo por 0.22-0.35 de ancho. Glándulas vitelógenas lobuladas irregularmente, lóbulos dispuestos en zig-zag, a 0.52-0.64 del borde posterior del acetábulo, paralelas entre si con 0.07-0.11 entre ellas. Glándula de Mehlis y canal de Laurer no distinguibles. Útero distribuyéndose en la región postacetabular tanto dorsal como ventralmente. Huevos ovales, 0.022 a 0.032 (0.026) de largo por 0.015 a 0.022 (0.018) de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Bufo boreas – Estados Unidos: Walton (1938); Weatherly y Canaris (1961) (Oregon).

Rana aurora (huésped tipo) – Estados Unidos: Ingles (1936) (California); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*).

Material tipo: USNPC 8932 (holotipo y dos paratipos).

Material revisado: USNPC 8932.

***Gorgoderina beninensis* Bourgat, Dossou y Gasc, 1976**

(Lámina II, Fig. 6)

Redescripción basada en la descripción original y en el material tipo. Cuerpo cónico y fusiforme, robusto, con extremos adelgazados; 7.1 de largo por 1.2 de ancho al nivel del acetábulo. Región preacetabular 0.93 de largo por 0.88 de ancho. Región postacetabular 5.31 de largo por 1.13 de ancho al nivel del testículo anterior. Proporción del largo de la región preacetabular con respecto a la región postacetabular 21.21%. Ventosa oral subterminal, 0.51 de largo por 0.56 de ancho. Esófago curvo. Bifurcación cecal a 0.638 del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales paralelos a la pared corporal, delgados y de contorno liso, finalizan a 0.65 (ciego derecho) y 0.74 (ciego izquierdo) del extremo posterior corporal y a 2.02 del extremo posterior del testículo posterior. Acetábulo a 0.41 de la ventosa oral, 0.87 de largo por 1.02 de ancho. Relación ventosa

oral/acetábulo 1: 1.76. Testículos en diagonal en el segundo tercio del cuerpo, contiguos al margen interno de los ciegos intestinales, alargados, de bordes lisos; testículo anterior dextral, 1.24 de largo por 0.17 de ancho; testículo posterior sinistral, 1.21 de largo por 0.18 de ancho. Vesícula seminal, ancha y circunvolucionada anterior al acetábulo. Poro genital situado al nivel de la bifurcación de los ciegos. Ovario ovalado sinistral, de contorno liso, 0.89 de largo por 0.72 de ancho. Glándulas vitelógenas enteras, de bordes lisos, contiguas a la cara interna a los ciegos intestinales, a 0.09 del acetábulo; vitelógena derecha 0.27 de largo por 0.24 de ancho; vitelógena izquierda 0.37 de largo por 0.20 de ancho. Conductos vitelinos unidos transversalmente justo en el eje sagital del cuerpo. Útero ocupando toda la región postacetabular; incluso el espacio extracecal, formando algunas asas anteriores al acetábulo y desembocando en el poro genital. Huevos de color amarillo y desprovistos de opérculo, 0.027 de largo por 0.016 de ancho.

Hábitat: Vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Dicroglossus occipitalis – Togo: Bourgat *et al.* (1976) (South Benin).

Material tipo: MNHN 863 TA (holotipo).

Material revisado: MNHN 863 TA.

***G. bilobata* Rankin, 1937**

(Lámina II, Fig. 7)

Sinónimos: *Phyllodistomum bilobata*: Kaw (1950); *Gorgoderina (Gorgoderina) bilobata*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la diagnosis original, en dos paratipos y cinco “vouchers”. Longitud corporal 3.49-8.16, ancho corporal 0.85-1.72; relación AC/LC 1: 4.2. Región preacetabular 0.5-0.88 (0.71) de largo por 0.33-0.46 (0.41) de ancho; región postacetabular 3.25-4.84 (3.85) de largo por 0.46-0.96 (0.74) de ancho; ancho corporal al nivel del acetábulo 0.5-0.68 (0.59). Cicatriz del estilete es muy evidente, presenta dos pares de papilas que la flanquean, uno dorsal y el otro ventral.

Ventosa oral terminal, 0.46-0.78 [0.34-0.4 (0.37)] de largo, 0.43-0.8 [0.3-0.4 (0.35)] de ancho, su superficie presenta 10 papilas dispuestas alrededor de la abertura oral, de los cuales dos son papilas dobles en su labio inferior; así también, presenta grupos de papilas en sus bordes laterales. Abertura oral subterminal y presenta dos papilas dorsales y una papila en cada uno de sus vértices laterales.

Esófago cubierto por pequeñas glándulas esofágicas; 0.18-0.5 de largo [0.13-0.3 (0.2)]. Bifurcación cecal a 0.42-0.63 (0.53) del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales finalizando a 0.7-1.3 (0.96) del extremo posterior del cuerpo y a 0.4-0.65 (0.49) del testículo posterior; anchos y ligeramente lobulados, cubiertos por el útero; el ciego izquierdo es mucho más largo que el

derecho. Los pliegues en la ventosa oral citados en la diagnosis original, de acuerdo a observaciones de material recolectado recientemente, indican que son producto del grado de contracción del tejido. Acetábulo localizado justo antes de la unión del primer y segundo tercio corporal, a 0.73 [0.18-0.45 (0.33)] de la ventosa oral, inmerso en el cuerpo; 0.5-1.13 [0.47-0.62 (0.55)] de largo por 0.53-1.13 [0.18-0.45 (0.49)] de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.26 [1.25-1.65 (1.49)]. Testículos situados oblicuamente en la unión del segundo y tercer tercios corporales, ovales e irregulares; testículo anterior sinistral, a 1-1.34 (1.16) del borde posterior del acetábulo, 0.45-0.6 (0.52) de largo por 0.3-0.38 (0.34) de ancho; testículo posterior a 1.6-2.3 (1.86) del borde posterior del acetábulo, 0.51-0.64 (0.6) de largo por 0.32-0.41 (0.35) de ancho. Espacio intertesticular 0.05-0.21 (0.10). Vasos eferentes unidos anteriormente a las glándulas vitelógenas para formar el vaso deferente el cual entra a una gran vesícula seminal sacular, situada anteriormente al acetábulo, ésta se une al atrio genital común por medio del conducto eyaculador, 0.13-0.17 (0.15) de largo por 0.12-0.2 (0.16) de ancho. Poro genital situado en la línea sagital corporal posteriormente a la bifurcación cecal, a 0.33 [0.57-0.7 (0.54)] de la ventosa oral. Ovario sinistral o dextral, localizado alrededor del ecuador del cuerpo, a 0.7-1.04 (0.90) del acetábulo; esférico o piriforme, 0.3-0.38 (0.34) de largo por 0.22-0.29 (0.26) de ancho, en algunos ejemplares toca a las glándulas vitelógenas; el oviducto se forma en la superficie dorsal del ovario, pasa anteriormente cruzando la superficie dorsal hacia el conducto vitelino común. Canal de Laurer se abre a la superficie dorsal del cuerpo en la línea media anterior a las glándulas vitelógenas. Glándula de Mehlis localizada en el punto de unión del oviducto y el conducto vitelino. Útero distribuyéndose en todo el espacio posterior a las vitelógenas, desciende por el lado derecho formando asas de calibre delgado transversales en disposición ordenada, hasta el límite de las vitelógenas y asciende inicialmente intercecalmente y posteriormente por el izquierdo del cuerpo formando asas transversales inter e intracecales que van aumentando en grosor, forma tres o cuatro asas entre el acetábulo y las vitelógenas, pasa dorsalmente al acetábulo y entra al atrio genital. Glándulas vitelógenas anteriores al ovario, ambas lobuladas, con no más de dos lóbulos por glándula; vitelógena derecha 0.15-0.31 (0.25) de largo por 0.11-0.17 (0.14) de ancho; vitelógena izquierda 0.27-0.32 (0.28) de largo por 0.07-0.17 (0.13) de ancho; distancia entre ambas glándulas vitelógenas 0.12-0.78 (0.40); conductos vitelinos se unen en la línea media y se unen al oviducto en este punto. Huevos ovales, 0.036 de largo por 0.022 de ancho.

Hábitat: Vejiga urinaria

Localidad tipo: New Hope Creek, Nancy Rodes Pond (Settling Pond), Durham, Carolina del Norte, Estados Unidos.

Huéspedes y distribución geográfica:

- Ambystoma opacum* - Estados Unidos: Rankin (1937a y 1937b) (Carolina del Norte).
- Bufo americanus* – Estados Unidos: Coggins y Sajdak (1982) (Wisconsin).
- Bufo boreas* – Estados Unidos: Mata-López y León-Régagnon (presente trabajo) (Glacier National Park, Montana).
- Bufo fowleri* - Estados Unidos: Parker (1941) (Georgia).
- Desmognathus fuscus fuscus* - Estados Unidos: Rankin (1937a y 1937b) (Carolina del Norte).
- Hemidactylum scutatum* – Estados Unidos: Coggins y Sajdak (1982) (Wisconsin).
- Notophthalmus viridescens viridescens* - Estados Unidos: Rankin (1937b) (Carolina del Norte).
- Pseudotriton montanus montanus* - Estados Unidos: Rankin (1937a y 1937b) (Carolina del Norte).
- Pseudotriton ruber ruber* - Estados Unidos: Rankin (1937a y 1937b) (Carolina del Norte).
- Rana catesbeiana* - Estados Unidos: Parker (1941) (Georgia); Campbell (1968) (Virginia).
- Rana pipiens* - Estados Unidos de América: Parker (1941) (Georgia).

Material tipo: La descripción original cita que cotipos de *Gorgoderina bilobata* fueron depositados en la USNPC; sin embargo, los números de catálogo no son citados.

Material revisado: USNPC 008978.00, 2 ejemplares (paratipos). 5 ejemplares “voucher”.

***Gorgoderina bombinae* Yu y Lee, 1983**

(Lámina II, Fig. 8)

Redescripción basada en la descripción original y primera redescripción. Cuerpo subcilíndrico, afilado ligeramente en el extremo posterior. Región postacetabular más amplia que la región preacetabular; 1.79-4.84 (Yu y Lee, 1983), 2.02-4.45 (Kim *et al.*, 1995) de longitud por 0.41-1.13 (Yu y Lee, 1983), 0.5-1.07 (Kim *et al.*, 1995) de ancho. Superficie del cuerpo lisa. Ventosa oral subterminal, esférica, 0.25-0.55 (Yu y Lee, 1983), 0.4-0.48 (Kim *et al.*, 1995) de largo por 0.43-0.47 de ancho (Kim *et al.*, 1995). Acetábulo situado del extremo anterior a alrededor de un cuarto de la longitud total del cuerpo, 0.38-0.66 (Yu y Lee, 1983), 0.57-0.64 (Kim *et al.*, 1995) de largo por 0.51-0.63 de ancho (Kim *et al.*, 1995). Relación ventosa oral/acetábulo: 1: 1.2-1.5 (Yu y Lee, 1983), 1: 1.26-1.4 (Kim *et al.*, 1995) (relación promedio 1:1.3). Esófago 0.16 (Yu y Lee, 1983), 0.08-0.17 (Kim *et al.*, 1995) en longitud. Ciegos intestinales usualmente finalizan en el extremo posterior del testículo posterior. Testículos arreglados oblicuamente en tandem o directamente en tandem; usualmente ovales o alargados, de superficie irregular en adultos y acentuada en ejemplares jóvenes. Ocasionalmente los testículos de ejemplares adultos son pequeños o son ausentes; 0.16-0.25 de largo por 0.09-0.12 de ancho (Yu y Lee, 1983), 0.19-0.45 de largo por 0.17-0.63 de ancho

(Kim *et al.*, 1995). La posición de los testículos es muy variable: en los adultos más grandes se encuentran en la porción anterior o a la mitad de la región postacetabular, y en los ejemplares adultos más jóvenes, se localizan en la región posterior de la región postacetabular. Vesícula seminal oval o transversalmente alargada, formas bipartitas son frecuentemente encontradas, situada justo al nivel del margen anterior del acetábulo. Pars prostática amplia, algunas veces enrollada y rodeada por muchas células glandulares. Conducto eyaculador corto y angosto. Poro genital situado justo al nivel de la bifurcación cecal. Ovario irregular en forma, usualmente reniforme y ligeramente lobulado, situado justo posteriormente a las glándulas vitelógenas y ligeramente fuera de la línea media del cuerpo; 0.14-0.30 de largo por 0.07-0.17 de ancho (Yu y Lee, 1983), 0.08-0.27 de largo por 0.15-0.39 de ancho (Kim *et al.*, 1995). Oviducto iniciándose en el lado interno del ovario. Canal de Laurer corre transversalmente. Glándula de Mehlis situada entre o justo enfrente de las glándulas vitelógenas. Glándulas vitelógenas enteras, ovales, situadas a una distancia considerable del margen del acetábulo, 3 en número (0.13-0.25) (Yu y Lee, 1983), 2 en número (0.06-0.12 por 0.06-0.28, 0.05-0.14 por 0.09-0.3) (Kim *et al.*, 1995). Útero ocupando todo el espacio de la región postacetabular, incluso entre los espacios extracecales. Metratermo tubular y ligeramente curvado. Huevos globulares o elípticos, numerosos y variables en talla, de cáscara muy delgada y carecen de opérculo; 0.026-0.032 de largo por 0.016-0.019 de ancho (Yu y Lee, 1983), 0.03-0.033 de largo por 0.018-0.02 de ancho (Kim *et al.*, 1995).

Hábitat: vejiga urinaria

Huéspedes y distribución:

Bombina orientalis – Korea: Yu y Lee (1983); Kim *et al.* (1995).

Material tipo: No disponible para su revisión.

Nota: Descripción original no disponible; datos obtenidos de la redesccripción de Kim *et al.* (1995).

Vouchers: Kim *et al.* (1995), colección y números de catálogo no citados.

***Gorgoderina bufonis* (Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971**

(Lámina II, Fig. 9)

Sinónimos: *Phyllodistomum bufonis*: Frandsen (1957).

Redesccripción basada en la descripción original y en la consulta de 18 ejemplares. Cuerpo lanceolado, dorsoventralmente aplanado, LC 7.5-9 (8.0), en el holotipo 9.0, 2-2.75 (2.07) de ancho máximo, en el holotipo 2.5. Ventosa oral subterminal, 0.425-0.555 (0.475) de diámetro, 0.555 en el holotipo; acetábulo 0.875-1.00 (0.992) de diámetro, 0.95 en el holotipo; relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.73-1: 2 (1.95), 1: 1.73 en el holotipo. Esófago sinuoso; bifurcación cecal a 0.2-0.4 (0.276) del extremo anterior corporal, 0.4 en el holotipo. Ciegos intestinales prominentes, de

calibre uniforme, tienden a situarse en los márgenes laterales del cuerpo, con más de un tercio del ancho corporal entre ellos. La distancia entre el extremo posterior del cuerpo al extremo posterior de los ciegos varía entre los ejemplares con longitud corporal similar y no es el mismo para cada uno de los ciegos, las medidas se dan con la longitud corporal entre paréntesis: 0.62 (7.5), 0.75 (8.0), 1.00 (8.0), 0.65 (7.5) y 0.57 (8.0), con un promedio de 0.72. En el holotipo es de 0.75. Testículos en tandem, conspicuos y divididos en lóbulos prominentes. Testículo anterior 1.00-1.37 (1.23) de largo por 0.4-0.82 (0.54) de ancho, en el holotipo 1.37 por 0.82. Testículo posterior 1.15-1.75 (1.48) de largo por 0.4-0.8 (0.562) de ancho, 1.5 por 0.8 en el holotipo. Vasos eferentes iniciándose en el extremo anterior de cada testículo. El conducto deferente se une a la vesícula seminal en su extremo posterior, ésta última se localiza anteriormente del borde anterior del acetábulo. Poro genital situado en la línea media corporal entre la bifurcación cecal y el acetábulo. Ovario irregularmente lobulado, dextral o sinistral, dextral en el holotipo, puede o no estar solapado con las glándulas vitelógenas, 0.63 de largo por 0.43 de ancho en el holotipo. Canal de Laurer no observado por la gran cantidad de huevos en el útero. Glándulas vitelógenas divididas en lóbulos profundos, alargados, que van de tres a nueve por vitelógena; los conductos vitelinos se unen transversalmente para dirigirse a la glándula de Mehlis que es media a la longitud corporal. Útero con asas inter y extracecales, no lográndose distinguir el útero descendente del ascendente por el grado alto de gravidez que presentan los ejemplares. Metratermo largo. Huevos ovales, 0.028-0.034 (0.0312) de largo por 0.022-0.026 (0.0242) de ancho. Poro excretor en el extremo posterior corporal; vesícula excretora tubular, se divide al nivel del testículo posterior, dirigiéndose hacia la región anterior en dos conductos laterales internamente a los ciegos intestinales.

Hábitat: vejiga urinaria

Huésped y distribución geográfica:

Ambystoma tigrinum – Estados Unidos: Ubelaker y Kimbrough (1970) (Colorado; Utah); Tonn (1961) (Colorado); Ubelaker (1966) (Colorado); Yamaguti (1971) (como *Gorgoderina*); Ubelaker y Olsen (1972) (Colorado, ciclo biológico).

Bufo boreas (huésped tipo) – Estados Unidos: Frandsen (1957) (Silver Lake, Big Cottonwood Canyon, Salt Lake County).

Material tipo: holotipo y paratipos: depositados en el Zoological Museum, University of Utah (no disponibles para su revisión)

Material revisado: HWML 21309, 21310, 21311, 21312, 21313, 21314, 21315 (“vouchers”).

***Gorgoderina capsensis* Joyeux y Baer, 1934**

(Lámina II, Fig. 10)

Sinónimos: *Phyllodistomum capsensis*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) capsensis*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en el trabajo original: cuerpo cilíndrico, robusto, de extremos agudos, 6 de largo por 0.9 de ancho en promedio. Ventosa oral subterminal, 0.3 de diámetro; acetábulo situado en el primer tercio corporal, 0.6 de diámetro. Esófago con 0.2 de longitud. Ciegos intestinales de contorno liso, paralelos a las paredes laterales del cuerpo, finalizan antes del extremo posterior corporal. Testículos de contornos ligeramente lobulados, en tandem, intercecales, cercanos entre sí, pero sin llegar a tocarse; testículo anterior 0.6 de largo, testículo posterior 0.8 de largo. Vesícula seminal entre la bifurcación intestinal y el acetábulo, sin llegar a solaparse con este último; sacular, fusiforme, 0.3 de largo por 0.17 de ancho. Ovario dextral, oval, de contorno ligeramente irregular, 0.3 de longitud. Glándulas vitelógenas enteras o lobuladas, pero no presentan más de dos lóbulos. El útero ocupa la mayor parte de la región postacetabular disponiéndose en asas transversales. Poro genital posterior a la bifurcación cecal. Huevos ovales embrionados, 0.032 de largo por 0.021 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria

Huésped y distribución geográfica:

Rana ridibunda – Tunes: Joyeux y Baer (1934); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original. No disponible para su revisión.

***Gorgoderina carioca* Fernandes, 1958**

(Lámina III, Fig. 11, A-C)

Sinónimos: *Gorgoderina (Metagorgoderina) carioca* Fernandes (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en el material tipo: cuerpo alargado, robusto, con los extremos agudos; 6.0-11.95 de largo, 1.29-1.82 de ancho. Glándulas de penetración dorsales y laterales a la ventosa oral. Ventosa oral subterminal, con papilas en su superficie no lográndose observar la disposición ni el número, 0.51-0.74 de diámetro. Acetábulo con seis papilas en su borde externo, 0.88-1.12 de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.5-1.72. Esófago corto, con glándulas esofágicas a su alrededor. Ciegos intestinales de bordes lisos, paralelos entre sí, se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo. Testículos situados dorsalmente, intercecales en diagonal, cercanos llegando a solaparse entre sí; de contorno ligeramente irregular, ovales o triangulares; testículo anterior en la zona del ovario pero siempre del lado contrario no llegando a

solaparse con él, pero si con la glándula vitelógena correspondiente; 0.36-0.99 de largo; testículo posterior 0.49-1.04 de largo. Conducto deferente corto, conductos eferentes unidos en la base de la vesícula seminal. Vesícula seminal sacular, alargada en dirección ventral-dorsal del cuerpo. Poro genital ventral exactamente al nivel de la bifurcación cecal. Ovario oval, ventral, dextral o sinistral; 0.36-0.61 de largo. Glándulas vitelógenas arregladas en dos racimos de folículos, alejados una del otro; vitelógena derecha con 7 folículos; vitelógena izquierda de 12 a 13 folículos. Los folículos son piriformes, con 0.18-0.33 de largo por 0.08-0.11 de ancho. Los folículos de la vitelógena izquierda se disponen más compactamente, mientras que los de la vitelógena derecha se encuentran más libres. Útero disponiéndose generalmente en asas transversales, anteriormente a las glándulas vitelógenas forma asas voluminosas, totalmente grávidas. Huevos ovales, 0.038-0.042 de largo por 0.025-0.029 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria

Huésped y distribución geográfica:

Leptodactylus ocellatus – Brasil: Fernandes (1958) (Jacarepaguá, Río de Janeiro); Travassos *et al.* (1969).

Material tipo: CHIOC 22017 (holotipo), CHIOC 22018 (5 ejemplares paratipos).

Material revisado: CHIOC 22017, 22018.

***Gorgoderina carli* Baer, 1930**

(Lámina III, Fig. 12)

Sinónimos: *Phyllodistomum carli*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgorimma) carli*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Descripción original basada en un solo ejemplar. Redesccripción basada en la descripción original y redesccripción de Cruz y Santiapillai (1982). Cuerpo cónico con los extremos redondeados, 2.27-3.96 (3.28) de largo, 3 en el holotipo; ancho acetábular 0.28, 0.56 en el holotipo. Región preacetabular 0.475-0.54 de largo por 0.46 de ancho; región postacetabular 2.22-2.3 de largo por 0.76-1.06 (1.0) de ancho al nivel del testículo anterior. Ventosa oral subterminal; 0.23-0.39 (0.24) de largo por 0.27-0.31 (0.28) de ancho, 0.38 de diámetro en el holotipo. Esófago corto, 0.06-0.08 (0.04) de largo. Bifurcación cecal a 0.3-0.5 del extremo anterior corporal, 0.5 en el holotipo. Ciegos intestinales paralelos a las paredes laterales del cuerpo, llegan a 0.31-1.0 el ciego derecho y 0.27-0.86 el ciego izquierdo del extremo posterior corporal. Acetábulo 0.46-0.65 (0.52) de largo por 0.44-0.62 (0.54) de ancho, 0.63 de largo por 0.25 de ancho en el holotipo, aunque el ejemplar parece estar contraído lateralmente. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.7. Distancia entre la ventosa oral y el acetábulo 0.11-0.28, 0.11 en el holotipo. Testículos situados oblicuamente uno

detrás del otro en la mitad anterior del cuerpo; compactos, alargados, de contorno ligeramente irregular; testículo anterior de forma circular, 0.23-0.47 (0.46) de largo (0.28 en el holotipo) por 0.07-0.25 (0.16) de ancho (0.13 en el holotipo); testículo posterior alargado, 0.23-0.54 (0.34) de largo (0.27 en el holotipo) por 0.08-0.34 (0.23) de ancho (0.12 en el holotipo). Distancia del acetábulo al testículo anterior 0.03; distancia del acetábulo al testículo posterior 0.22-0.27. Distancia del extremo posterior del testículo posterior al extremo final de los ciegos intestinales 0.56-0.81. Vesícula seminal grande, globosa; 0.11-0.19 de largo por 0.04-0.08 de ancho. Poro genital situado a 0.46-0.56 del extremo anterior corporal, 0.46 en el holotipo. Ovario compacto, de bordes lisos, de forma triangular, dextral, 0.14-0.25 (0.24) de largo por 0.07-0.2 (0.18) de ancho (0.16 por 0.11 en el holotipo). Distancia entre el acetábulo y el ovario 0-0.12. Glándulas vitelógenas esféricas, de contorno liso, compactas, muy cercanas o solapándose con la porción posterior del acetábulo; glándula vitelógena derecha 0.11-0.17 (0.14) de largo por 0.07-0.11 (0.08) de ancho, 0.11 por 0.08 en el holotipo; glándula vitelógena izquierda 0.11-0.2 (0.14) de largo por 0.07-0.11 (0.08) de ancho (0.11 por 0.08 en el holotipo). Útero ocupando la región posterior corporal. Huevos 0.063-0.029 (0.012) de largo por 0.008-0.025 (0.016) de ancho (0.27 por 0.019 en el holotipo).

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Uraeotyplhus oxyuris – India: Baer (1930) (Palmi Hills); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*);
Crusz y Santiapillai (1982) (Sri Lanka).

Material tipo: No disponible para su revisión. Lugar de depósito no citado en la descripción original.

***Gorgoderina cedroi* Travassos, 1924**

(Lámina III, Fig. 13)

Sinónimos: *Phyllodistomum cedroi*: Pande (1937); *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cedroi*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción del material revisado, datos de la descripción original señalados entre paréntesis. Cuerpo fusiforme, de extremos redondeados, 4.3 a 6.0 de largo por 1.0 de ancho (descripción original), 13.16 de largo por 1.92 de ancho máximo al nivel del acetábulo en el ejemplar revisado. Región preacetabular 1.99 de largo por 1.92 de ancho; región postacetabular 10.75 de largo por 1.76 de ancho. Relación entre las regiones preacetabular/postacetabular 1: 5. Ventosa oral subterminal, 0.43 de largo por 0.41 de ancho (0.4-0.45 de diámetro). Acetábulo protuido en el primer tercio del cuerpo a 1.32 del borde posterior de la ventosa oral; 0.67 de diámetro (0.70-0.75 de diámetro). Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.56. Esófago corto. Ciegos intestinales de contorno liso,

paralelos a la pared corporal lateral, finalizan a 0.76 el derecho y a 0.85 el izquierdo del extremo posterior del cuerpo. Testículos intercecales en tandem en el tercio medio del cuerpo, ovales o circulares de contorno liso, compactos (0.4-0.5 de diámetro); testículo anterior circular a 0.81 del acetábulo, 0.26 de largo por 0.49 de ancho; testículo posterior oval a 1.74 del acetábulo, 0.5 de largo por 0.42 de ancho. Distancia entre ambos testículos 0.67. No se observan los conductos eferentes y deferente. Vesícula seminal sacular dorsal a la porción anterior del acetábulo. Poro genital al nivel de la bifurcación cecal. Ovario dextral a 0.28 del borde posterior del acetábulo, a 0.28 del testículo anterior, llega a solaparse con las glándulas vitelógenas; oval, compacto de bordes lisos, 0.35 de largo por 0.46 de ancho (0.35-0.50 de diámetro). Glándulas vitelógenas intercecales, inmediatamente posteriores al acetábulo o dorsales a esta estructura; enteras, compactas, de contorno liso; vitelógena derecha 0.2 de largo por 0.31 de ancho, vitelógena izquierda 0.21 de largo por 0.3 de ancho (0.25 de diámetro). Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Útero ocupando toda la región postacetabular con asas mayormente transversales, tapando parcialmente a los órganos reproductores. Huevos ovales, 0.035 a 0.040 de largo por 0.021 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Elosia nasus (huésped tipo) – Brasil: Travassos (1924b) (Angra dos Reis, Estado do Rio); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*); Travassos, *et al.* (1969) (como *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *cedroi*).

Hyloides sp. – Brasil: Lutz, (no publicado, material consultado CHIOC 25254) (Copacabana, Río de Janeiro).

Material tipo: CHIOC 4786 (holotipo).

Material revisado: CHIOC 4786; CHIOC 25254 (“voucher”).

***Gorgoderina cryptorchis* Travassos, 1924**

(Lámina III, Fig. 14)

Sinónimos: *Phyllodistomum cryptorchis*: Pande (1937); *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cryptorchis*: Pigulevsky (1953); Dollfus (1958); *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *cryptorchis*: Fernandes (1958).

Redescripción basada en la descripción original: cuerpo fusiforme, robusto, extremo anterior redondeado, extremo posterior en punta; 4.0-4.7 de largo por 0.9 a 1.0 de ancho. Ventosa oral subterminal, 0.4-0.5 de diámetro. Esófago corto, rodeado de células glandulares. Bifurcación cecal situada posteriormente a la ventosa oral a un tercio de la distancia ambas ventosas. Ciegos intestinales anchos y lisos, finalizan cerca del extremo posterior del cuerpo. Acetábulo al final del primer tercio del cuerpo, 0.54-0.7 de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.25-1.4.

Testículos dorsales en tandem, reniformes, 0.3-0.4 de largo por 0.2 de ancho. Vesícula seminal sacular, intercecal. Lugar de unión de los conductos eferentes con el deferente no observado. Ovario oval, dextral, ventral al ciego derecho, 0.4 de largo por 0.3 de ancho. Glándulas vitelógenas compactas, de bordes ligeramente lobulados, 0.25-0.35 de diámetro. Útero dispuesto en todo el espacio de la región postacetabular, cubriendo parcialmente a los órganos reproductores. Huevos ovales, 0.035-0.040 de largo por 0.021 de ancho.

Datos morfométricos del ejemplar USNPC 78717: Longitud corporal 9.84; ancho corporal al nivel del esófago 1.36; ancho corporal al nivel del acetábulo 1.64; ancho corporal al nivel del testículo anterior 1.72. Ventosa oral 0.51 de largo por 0.54 de ancho. Acetábulo 0.35 de largo por 0.38 de ancho. Distancia entre ambas ventosas 1.64. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 0.69-0.7. Poro genital a 1.8 del extremo anterior corporal. Testículo anterior 0.39 de largo por 0.46 de ancho; testículo posterior 0.3 de largo por 0.41 de ancho; distancia entre ambos testículos 0.61. Ovario 0.39 de largo por 0.58 de ancho; distancia entre el acetábulo y el ovario 0.45; distancia entre el ovario y el testículo anterior 0.4. Distancia del extremo posterior de los ciegos intestinales al extremo posterior corporal 0.34.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Atelopus ignescens – Ecuador: Dyer (1985; no publicado) (Pichincha).

Bufo crucifer (huésped tipo) – Brasil: Travassos (1924b) (Angra dos Reis, Estado do Rio); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*); Lent *et al.* (1946); Travassos *et al.* (1969) (como *G. (Gorgoderina) cryptorchis*).

Bufo granulosus dorbygyi – Paraguay: Lent *et al.* (1946) (Coronel Bogado).

Bufo marinus – Brasil: Travassos (1928) (Butantan, São Paulo); Lent *et al.* (1946).

Hyloides guntheri – Brasil: Travassos (1924b) (Angra dos Reis, Estado do Rio).

Leptodactylus ocellatus – Brasil: Travassos (1924b) (Angra dos Reis, Estado do Rio); Lent *et al.* (1946); Travassos *et al.* (1969) (como *G. (Gorgoderina) cryptorchis*).

Material tipo: CHIOC 4694 (holotipo en formol acético); CHIOC 4688, 4689, 4690, 4691, 4692, 4693, 4695, 4696, 4697, 4698, 4699, 4701, 4703, 4702, 4830, 4832, 4836, 4856, 4883 (paratipos en formol acético).

Material revisado: CHIOC 4688-4699, 4701-4703, 4830, 4832, 4836, 4856, 4883, 19077 (“voucher”, montado, deteriorado), 5778 (“voucher”, montado); USNPC 78717 (“voucher”, montado).

***Gorgoderina darwini* Mañe-Garzón y González, 1978**

(Lámina IV, Figs. 15, A-D)

Descripción tomada del trabajo original: cuerpo alargado, subcilíndrico, diez veces más largo que ancho, salvo al nivel del acetábulo donde éste es muy prominente; el extremo posterior es afinado; mide 2.85-3.99 de largo por 0.311-0.444 de ancho máximo tomado a nivel de los testículos. Región preacetabular 0.455-0.55 de largo, región postacetabular 1.85-2.1 de largo. Ventosa oral subterminal, ovoidea, musculosa, mide 0.27-0.42 de largo por 0.244-0.345 de ancho. Esófago corto, fino, en forma de S, sin células glandulares adyacentes. Bifurcación cecal a 0.29-0.35 del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales anchos y lobulados hasta su porción acetabular, afinándose luego para extenderse con un grosor uniforme hasta muy cerca del extremo posterior del cuerpo. Acetábulo musculoso, subesférico, situado en el tercio anterior del cuerpo, haciendo una franca saliente con el contorno de éste, mide 0.37-0.56 de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.3. Testículos ovoideos, subyúgales, postacetabulares, dispuestos en tandem, contactando uno con el otro y el anterior a su vez con el ovario, situados al nivel de la parte anterior del tercio medio del cuerpo; testículo anterior situado a 0.16-0.37 del acetábulo, 0.28-0.39 de largo por 0.13-0.23 de ancho; testículo posterior a 0.42-0.57 del acetábulo, 0.30-0.32 de largo por 0.14-0.22 de ancho. Conductos eferentes y deferente no observados. Vesícula seminal ovoidea, preacetabular, compacta; 0.16-0.23 de largo por 0.1-0.14 de ancho. Poro genital mediano, situado al nivel de la mitad anterior de la distancia que separa al acetábulo de la ventosa oral, a 0.40-0.47 del extremo anterior corporal. Ovario ovoideo, ventral, separado del acetábulo por una distancia de 0.09-0.28; 0.27-0.34 de largo por 0.16-0.22 de ancho. Glándula de Mehlis presente. Glándulas vitelógenas pequeñas, compactas, reniformes, situadas dorsalmente y por delante del ovario a 0.05-0.17 del acetábulo, 0.15-0.17 de largo por 0.10-0.15 de ancho. Útero formando numerosas asas descendentes y ascendentes que ocupan casi los dos tercios posteriores del cuerpo; el asa ascendente pasa ventralmente a los testículos y al ovario y luego se dispone dorsalmente al acetábulo finalizando en el poro genital. Huevos operculados, ovales, 0.024-0.028 de largo por 0.016-0.02 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria

Huésped y distribución:

Melanophryniscus stelzneri – Uruguay: Mañe-Garzón y González (1978) (Laguna de Rocha, Departamento de Rocha).

Material tipo: Colección Helmintológica del Departamento de Zoología de Invertebrados, Facultad de Humanidades y Ciencias H-1050 (holotipo), H-1051-1060 en a misma colección (paratipos). No disponibles para su revisión.

***Gorgoderina diaster* Lutz, 1926**

(Lámina IV, Figs. 16, 17, 18 A-C)

Sinónimos: *Gorgoderina (Gorgoderina) diaster*: Pereira y Cuocolo (1940); *Gorgoderina (Gorgorimma) diaster*: Pigulevsky (1953); Dollfus (1958); *Gorgoderina (Metagorgoderina) diaster*: Fernandes (1958).

Redescripción basada en la descripción de Fernandes (1958) y en tres ejemplares adultos recién recolectados. Longitud del cuerpo (LC) 7.82-7.91 (7.86), ancho máximo al nivel del testículo posterior 0.930 (11.8% de LC). Región preacetabular 0.81-1.02 (0.915) de largo (10.35-12.89% [11.64%] de LC) por 0.75 de ancho al nivel de la bifurcación cecal; región postacetabular 6.31 de largo (80.3% de LC) por 0.93 de ancho máximo. Ventosa oral subterminal, esférica, 0.48 de diámetro. Esófago largo y curvo. Bifurcación intestinal a 0.74 (9.35-9.5% de LC) del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales simples y lobulados; ciego derecho finalizando a 0.35-0.85 (0.62) (4.5-10.7% [7.9%] de LC) del extremo posterior del cuerpo; ciego izquierdo a 0.35-0.55 (0.46) (4.5-6.95% [5.85%] de LC) del extremo posterior del cuerpo. Cuatro glándulas de penetración a cada lado de la ventosa oral, abriendo dorsalmente anterior a esta ventosa. Acetábulo a 3.2 (41% de LC) del extremo anterior, 0.70-0.78 (0.73) de largo por 0.74-0.75 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.25-1.59 (1.49). Testículos ovales, en tandem; testículo anterior a 0.8 (10.2% de LC) del margen posterior del acetábulo, 0.64-0.73 de largo por 0.45-0.57 de ancho; testículo posterior 0.71-0.75 de largo por 0.41-0.50 de ancho. Vesícula seminal bipartita, anterior al acetábulo; porción proximal 0.13-0.25 de largo por 0.15-0.16 de ancho, porción distal 0.17 de largo por 0.19 de ancho. Poro genital a 0.89 (11.32% de LC) del extremo anterior del cuerpo. Ovario pretesticular, sinistral, a 0.45 (5.72% de LC) al margen posterior del acetábulo, 0.45-0.52 (0.47) de largo por 0.30-0.39 (0.35) de ancho. Glándulas vitelógenas arregladas en dos grupos de folículos preováricos, a 0.10-0.37 (1.3-4.7% de LC) al margen posterior del acetábulo; vitelógena derecha con 12 folículos, vitelógena izquierda con 7-8 folículos. Glándula de Mehlis dorsal a la unión del conducto vitelino. Canal de Laurer abre dorsalmente entre las vitelógenas, el ovario y el testículo anterior. Útero ocupa toda la región postacetabular. Huevos ovales, 0.027-0.032 (0.029) de largo por 0.017 de ancho. Vesícula excretora en forma de Y, bifurcándose al nivel de las glándulas vitelógenas. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Bufo marinus – Colombia: Brooks (1976b) (Neiva, Huila).

Hyla goughi (huésped tipo) – Venezuela: Lutz (1926) (Maracay).

Pseudis paradoxus – Venezuela: Lutz (1926, 1928) (Maracay); Fernandes (1958). Brasil: Travassos *et al.* (1969).

Rana palmipes (huésped tipo) – Venezuela: Lutz (1926) (Maracay); Fernandes (1958). Brasil: Travassos *et al.* (1969).

Rana vaillanti – Costa Rica: Mata-López *et al.* (2005) (Guanacaste).

Rana sp. – Venezuela: Caballero y Díaz-Hungria (1958).

Material tipo: Colección y números de catálogo no citados en el trabajo original. No disponible para su revisión.

Material revisado: voucher: CHIOC 17426 (*R. palmipes*), 25255 (*Hyla goughi*), 25256 (*Pseudis paradoxa*); DRB (“voucher”, *B. marinus*); NHM 1980.11.12.7-8 (Bundy, D. A. P.); HWML 20250.

Nota: Los datos de colecta del material CHIOC 17426, 25255 y 25256 concuerda con la información proporcionada por Lutz (1928). Se propone como lectotipo al ejemplar CHIOC 17426.

***Gorgoderina ellipticum* Dwivedi, 1968**

(Lámina V, Fig. 19)

Descripción original: cuerpo robusto, de extremos adelgazados 4.69-5.72 de largo por 1.12-2.05 de ancho máximo al nivel del testículo posterior. Ventosa oral terminal, 0.54-0.65 de largo por 0.56-0.68 de ancho. Acetábulo situado a 1.42-1.51 del extremo anterior; 0.84-0.92 de largo por 0.93-1.01 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.5. Esófago 0.27-0.35 de largo por 0.05-0.06 de ancho; glándulas esofágicas ausentes. Bifurcación intestinal a 0.84-0.91 del extremo anterior corporal, justo anteriormente al acetábulo. Ciegos intestinales finalizando a 0.12-0.91 del extremo posterior corporal. Testículos oblicuos, irregularmente lobulados, situados en el tercio medio corporal. Testículo anterior sinistral, ecuatorial, se solapa con el ciego intestinal izquierdo, 0.82-0.98 de largo por 0.22-0.34 de largo. Testículo posterior dextral, 0.89-1.0 de largo por 0.21-0.32 de ancho. Vesícula seminal en forma de “S” situada transversalmente entre la bifurcación intestinal y el acetábulo, 0.83-0.96 de largo por 0.10-0.13 de ancho. Poro genital midiendo 0.19-0.21 sobre la línea media, es submedio, ventral sinistral, se localiza entre la bifurcación intestinal y el margen anterior del acetábulo. Ovario dextral, alargado, lobulado, precuatorial, en la misma línea del testículo posterior, 0.53-0.67 de largo por 0.29-0.35 de ancho. Oviducto formado en el lado anterodorsal del ovario, recibiendo el conducto vitelino común desde el reservorio vitelino de forma triangular, dando origen al útero en este punto; unión del oviducto, útero y conducto vitelino común rodeado de células glandulares de la cáscara. Canal de Laurer medial. Útero ocupando todo el espacio postacetabular disponible. Glándulas vitelógenas directamente posteriores al acetábulo, intercecales, ovals, de superficie lisa, 0.04-0.35 de largo por 0.21-0.35 de ancho y 0.21-0.23 de

profundidad. Útero ocupando todo el espacio postacetabular disponible. Huevos distales embrionados, 0.021-0.032 de largo por 0.024-0.026 de ancho. Vesícula excretora en forma de Y, de tallo largo, delgado, sigmoidal, intertesticular, dividida en dos cortos canales al nivel anterior del testículo izquierdo. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Rana cyanophlyctis – India: Dwivedi (1968).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original. No disponible para su revisión.

***Gorgoderina festoni* Mata-López y León-Règagnon, 2005**

(Lámina V, Figs. 20, A y B)

Descripción tomada del trabajo original, basada en 6 ejemplares montados para microscopía de luz y 2 para microscopía electrónica de barrido: cuerpo alargado subcilíndrico, con el extremo anterior redondeado y el extremo posterior en punta; longitud del cuerpo (LC) 3.45–4.26 (3.75) (n = 3). Región preacetabular 0.39–1.12 (0.635) (n = 5) de largo [15.11–26.22% (19.99%) de LC (n = 3)] por 0.18–0.41 (0.28) (n = 5) de ancho al nivel de la bifurcación intestinal. Región postacetabular 2.01–2.72 (2.39) (n = 4) de largo [63.91–72.11% (67.43%) de LC (n = 3)] por 0.26–0.51 (0.4) (n = 6) de ancho máximo. Tegumento sin espinas, con anillos regulares rodeando el cuerpo. Numerosas papilas grandes presentes sobre el tegumento, concentrándose en la región ventral entre ambas ventosas. Dos pares de papilas flanquean a la cicatriz del estilete en la región apical del cuerpo, uno dorsal y otro ventral. Cuatro pares de papilas presentes entre la cicatriz del estilete y la ventosa oral. Poros de las glándulas de penetración situados alrededor de la cicatriz del estilete. Ventosa oral subterminal, esférica, 0.30–0.37 (0.34) (n = 3) de largo por 0.34–0.37 (0.36) (n = 2) de ancho; 8 papilas alrededor de la abertura oral; tercera y sexta papila acompañadas con una papila situada externamente; un par adicional en el labio anterior y otro par en el vértice de la abertura oral. Acetábulo situado a 0.24–0.40 (0.32) (n = 5) [6.73–9.36% (8.14%) de LC (n = 3)] de la ventosa oral, 0.27–0.52 (0.43) (n = 5) de largo por 0.25–0.48 (0.36) (n = 4) de ancho; extensión tegumentaria sobre el borde externo del acetábulo, 0.015 (n = 1) de ancho; 4 papilas sobre la superficie interna del acetábulo arregladas en 2 pares laterales al eje longitudinal del cuerpo. Relación de la longitud de la ventosa oral/acetábulo: 1:1.3–1.52 (1.44) (n = 3). Esófago 0.075–0.128 (0.15) (n = 5) [2.12–5.22% (3.76%) de LC (n = 3)] de largo por 0.061–0.070 (0.065) (n = 3) de ancho. Bifurcación intestinal a 0.080–0.49 (0.29) (n = 5) [2.31–12.7% (6.12%) de LC (n = 3)] del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales simples, de pared lisa; ciego derecho finaliza a

0.017–0.330 (0.280) (n = 3) [7.89% de LC (n=1)], ciego izquierdo a 0.170–0.520 (0.310) (n = 3) [5.7% de LC (n = 1)] del extremo posterior del cuerpo. Testículos ovales, compactos, enteros, en tandem, intercecales, en el segundo tercio del cuerpo; testículo anterior totalmente solapado al ovario, a 0.18–0.49 (0.33) (n = 5) [5.79–14.29% (9.26%) de LC (n = 3)] del margen posterior del acetábulo, más pequeño que el testículo posterior, 0.12–0.30 (0.24) (n = 6) [6.06–7.98% (7.02%) de LC (n = 2)] de largo por 0.090–0.29 (0.16) (n = 6) de ancho; testículo posterior a 0.32–0.68 (0.54) (n = 4) [14.33–19.84 (16.54)% de LC (n = 3)] del margen posterior del acetábulo, 0.20–0.45 (0.33) (n = 6) [4.64–10.46% (7.5%) de LC (n = 3)] de largo por 0.11–0.35 (0.19) (n = 6) de ancho. Vesícula seminal oval, antero-dorsal al acetábulo, 0.23–0.27 (0.25) (n = 2) [6.38% de LC (n = 1)] de largo por 0.07–0.10 (0.08) (n = 2) de ancho. Extremo distal de la vesícula seminal rodeado de células glándulares prostáticas, se abre al atrio genital. Poro genital medio, entre la bifurcación intestinal y el acetábulo, a 0.35–0.68 (0.55) (n = 3) [14.05% de LC (n = 1)] del extremo anterior del cuerpo. Ovario oval, compacto, entero, dextral, posterior a las glándulas vitelógenas, a 0.05–0.25 (0.30) (n = 5) [1.54–7.29% (3.9%) de LC (n = 3)] del margen posterior del acetábulo, 0.20–0.40 (0.30) (n = 6) [6.26–11.51% (8.89%) de LC (n = 3)] de largo por 0.12–0.29 (0.19) (n = 6) de ancho. Glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos con 5-7 lóbulos, situadas inmediata y posteriormente al acetábulo en la línea media del cuerpo; vitelógena derecha 0.10–0.24 (0.18) (n = 5) de largo por 0.075–0.14 (0.11) (n = 5) de ancho; vitelógena izquierda 0.12–0.20 (0.16) (n = 5) de largo por 0.06–0.16 (0.11) (n = 5) de ancho. Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Asas uterinas ocupando la mayor parte de la región postacetabular, cubriendo dorsal y ventralmente a los testículos y parcialmente al ovario, formando tres asas anchas al nivel de las glándulas vitelógenas; el útero desemboca al atrio genital. Huevos con cáscara delgada, embrionados, 0.017–0.027 (0.023) de largo por 0.010–0.017 (0.014) de ancho. Vesícula excretora no observada. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria

Huésped y distribución geográfica:

Gastrophryne usta (huésped tipo) – México (Mata-López y León-Règagnon, 2005) (Veracruz).

Leptodactylus labialis – México (Mata-López y León-Règagnon, 2005) (Veracruz; Guerrero).

Leptodactylus melanonotus – México (Mata-López y León-Règagnon, 2005) (Colima; Guerrero).

Bufo marinus – México (Mata-López y León-Règagnon, 2005) (Oaxaca).

Material tipo: CNHE: 3426 (holotipo); 3427, 5100, 5101 y 5102 (paratipos).

Material revisado: CNHE: 3426, 3427, 5100, 5101 y 5102.

***Gorgoderina frequentatum* (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982**

(Lámina V, Fig. 21)

Sinónimo: *Phyllodistomum frequentatum* Kaw, 1950.

Tomada de la descripción original: cuerpo alargado, subcilíndrico, adelgazado en ambos extremos, 1.69-3.75 de largo, 0.5-0.77 de ancho máximo. Relación ancho/largo corporal 1: 3.4-1: 4.9, 1: 4.6 en el holotipo. El tegumento es liso, pero en ambas ventosas se observa una gran cantidad de papilas diminutas. Cicatriz del estilete presente. Ventosa oral subterminal 0.19-0.37 de largo por 0.19-0.3 de ancho. Acetábulo situado a 0.43-0.68 del extremo anterior corporal, 0.28-0.46 de largo por 0.3-0.52 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.24-1.73. Abertura oral subterminal. Esófago corto, glándulas esofágicas presentes. Bifurcación cecal a un tercio de la longitud corporal del extremo anterior. Ciegos intestinales laterales a la pared corporal en todo su recorrido, sus extremos llegan a la región posterior del cuerpo a 0.09-0.32 del extremo posterior corporal. Testículos intercecales o solapándose ligeramente con los ciegos intestinales, en tandem, lisos o ligeramente lobulados; testículo anterior 0.33-0.65 de largo por 0.27-0.35 de ancho; testículo posterior 0.39-0.95 de largo por 0.28-0.42 de ancho. Dos vasos eferentes se forman a partir de los testículos y se unen anteriormente para formar el vaso deferente, el cual se dirige a la vesícula seminal bulbosa. Un conducto pequeño rodeado de células prostáticas conecta a la vesícula seminal con el atrio genital. Poro genital ventral y medio, situándose inmediatamente posterior a la bifurcación cecal. Ovario situado en el lado opuesto del testículo anterior e inmediatamente posterior a la glándula vitelógena del lado correspondiente; oval de contorno liso, 0.23-0.41 de largo por 0.17-0.3 de ancho. El oviducto se forma en el lado interno del ovario, tiene un curso sinuoso y recibe al canal de Laurer al comienzo del tercio distal de su longitud. Glándulas vitelógenas intercecales, lobuladas o lisas, raramente la lobulación puede resultar en la formación de dos o tres folículos separados; 0.2 de largo por 0.16 de ancho y 0.19 por 0.12 en el ejemplar tipo. El conducto vitelino transversal está presente y forma un receptáculo vitelino triangular pequeño, el cual es ventral a la glándula de la cáscara, ésta última bien desarrollada y sus células rodean la unión del oviducto con el conducto vitelino común. Útero tanto inter como extracecal, las asas uterinas llenan la mayor parte del cuerpo posterior al ovario; anteriormente, forma dos asas entre el conducto vitelino transversal y el acetábulo y se abre a un atrio genital común, el cual es tubular y alargado dorsoventralmente. Huevos ovales, 0.034-0.041 de largo por 0.02-0.025 de ancho. Vesícula excretora en forma de Y con un tallo largo y ramas laterales cortas, el tallo es sigmoidal, se extiende por arriba del testículo anterior y se dilata a ambos extremos en el gusano vivo. Poro excretor subterminal, situándose dorsalmente cerca del extremo posterior corporal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Bufo viridis – India: Kaw (1950) (Kashmir); Fotedar (1969) (s. o. *vitelliloba*).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original, no disponible para su revisión.

***Gorgoderina gracilis* Wongsawad, Sey, Rojanapaibul, Wongsawad, Marayong, Rojtinnakorn, Suwattanacoupt y Pachanawan, 1999**

(Lámina V, Fig. 22)

Descripción original basada en cuatro ejemplares montados (medidas del dibujo de la descripción original entre paréntesis). Cuerpo alargado, en forma de huso, extremo anterior redondeado, el extremo posterior en punta; 2.25-2.4 de largo (2.351) por 0.25-0.55 (0.439) de ancho al nivel del testículo anterior. El ancho corporal representa del 11-30% de la longitud corporal (región preacetabular 0.63 de largo, 0.28 de ancho; región postacetabular 1.57 de largo, 0.44 de ancho; ancho al nivel del acetábulo 0.32). Ventosa oral terminal, casi esférica, 0.22-0.25 (0.2) de largo por 0.27 (0.19) de ancho. Acetábulo en el tercio anterior del cuerpo, esférico, 0.17-0.22 de diámetro (0.18 de largo, 0.15 de ancho). Relación ventosa oral/acetábulo 1: 0.75-1 (distancia entre ambas ventosas 0.418). Esófago corto, 0.05-0.07 (0.22) de largo; bifurcación intestinal a 0.23-0.25 del borde anterior del acetábulo (0.39 del extremo anterior corporal); ciegos intestinales paralelos a la pared corporal lateral en todo su recorrido, finalizan cerca del extremo posterior (a 0.30 del extremo posterior corporal, y a 0.60 del extremo posterior del testículo posterior). Gónadas en el tercio medio del cuerpo; testículos alargados, cuadrangulares en forma de contorno sigmoidal, pero sin lóbulos, situados en diagonal intercecalmente. Testículo anterior dextral justo posteriormente a la glándula vitelógena izquierda, 0.23-0.37 (0.34) de largo por 0.09-0.2 (0.11) de ancho; testículo posterior sinistral inmediatamente posterior al ovario, 0.4-0.42 (0.32) de largo por 0.10-0.2 (0.10) de ancho. Vaso deferente dirigiéndose anteriormente hasta la vesícula seminal, 0.1 de largo por 0.07-0.09 de ancho, anterior al acetábulo. (Poro genital a 0.392 del extremo anterior corporal). Ovario ovoide, sinistral, entre la vitelógena izquierda y el testículo posterior (a 0.15 del acetábulo), 0.11-0.2 (0.18) de largo por 0.11-0.75 (0.07) de ancho. Glándulas vitelógenas ovoides, compactas, de bordes lisos, situadas justo posteriormente al acetábulo (a 0.03 del ovario); vitelógena derecha 0.09-0.1 (0.11) de largo por 0.06 de ancho; vitelógena izquierda 0.06-0.09 (0.11) de largo por 0.06-0.075 (0.06) de ancho. Útero distribuyéndose en la región postacetabular, consistiendo de asas descendentes y ascendentes, ocupando el espacio disponible entre el poro genital y el extremo posterior. Huevos pequeños, de cáscara delgada, embrionados, 0.02-0.023 de largo, 0.011-0.013 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Ichthyophis supachaii – Tailandia: Wongsawad, *et al.* (1999) (Parque Nacional Chiang Mai, Doi Suthep-Pui).

Material tipo: Parasitology Research Laboratory, Department of Biology, Chiang Mai University, holotipo: CMU-T-0001, paratipos: CMU-T-0002-4 (no disponibles para su revisión).

***Gorgoderina guptai* Jahan, 1973**

(Lámina V, Figs. 23, A y B)

Descripción tomada del trabajo original, basada en un solo ejemplar. Cuerpo alargado, 3.58 de largo por 0.62 de ancho al nivel del testículo anterior, ancho al nivel del acetábulo 0.66. Región preacetabular 0.91 de largo por 0.48 de ancho; región postacetabular 2.3 de largo por 0.62 de ancho. Ventosa oral terminal, subsférica, 0.39 de longitud por 0.35 de anchura. Acetábulo esférico, a un tercio corporal del extremo anterior del cuerpo, a 0.52 de la ventosa oral, 0.5 a 0.9 de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1:1.29-1.46. Bifurcación cecal a 0.57 del extremo anterior corporal. Esófago corto, 0.13 de largo. Ciegos intestinales simples, tubulares, finalizan un poco antes del extremo posterior del cuerpo, finalizando del extremo posterior del cuerpo a 0.26 el ciego derecho y 0.19 el ciego izquierdo. Testículos alargados, enteros, situados en diagonal, intercecales, muy cercanos entre sí en la mitad posterior del cuerpo; testículo anterior a 1.9 del extremo anterior del cuerpo y a 0.91 del acetábulo, 0.49 de largo por 0.31 de ancho, testículo posterior a 2.22 del extremo anterior del cuerpo y a 0.89 del acetábulo, 0.57 de largo por 0.33 de ancho. Vesícula seminal sacular preacetabular, 0.18 de largo por 0.16 de ancho. Pars prostática corta, 0.06 de largo, se abre al poro genital por un pequeño conducto eyaculador. Poro genital submedio, justo posterior a la bifurcación cecal, sobre el ciego intestinal izquierdo, a 0.65 del extremo anterior del cuerpo. Ovario ovoide, submedio, ecuatorial, dextral a 1.7 del extremo anterior del cuerpo y a 0.36 del acetábulo, 0.16 de largo por 0.18 de ancho. Glándulas vitelógenas lobuladas, pareadas, anteriores al ovario, a 0.11 del acetábulo; vitelógena derecha 0.38 de largo por 0.16 de ancho; vitelógena izquierda 0.25 de largo por 0.15 de ancho. Útero ocupando todo el espacio disponible en la región posterior del cuerpo, introduciéndose en los campos extracecales, extendiéndose también anteriormente al acetábulo. Huevos ovales, no operculados, 0.01-0.02 de largo por 0.008-0.01 de ancho. Vesícula excretora tubular; poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Bufo sp. – India: Jahan (1973) (Lucknow).

Material tipo: Prudhoe y Bray (1982) citan que presumiblemente es un renombramiento de *Gorgoderina indica* Gupta y Jehan, 1971; sin embargo, Jahan (1973) cita haber depositado el único ejemplar tipo en la Colección Helmintológica del Dr. G. S. Tapar en Luknow, India (no disponible para su revisión).

***Gorgoderina infundibulata* Dwivedi, 1968**

(Lámina V, Fig. 24)

Redescripción tomada del trabajo original: cuerpo semicilíndrico, robusto, la parte anterior angosta y la posterior más ancha, 5.58-6.01 de largo por 0.43-0.67 de ancho. Ventosa oral terminal, 0.56-0.73 de largo por 0.43-0.67 de ancho. Acetábulo infundibuliforme por fuera de la superficie del cuerpo situado a 2.08-2.2 del extremo anterior corporal, 1.01-1.2 de diámetro. Glándulas esofágicas ausentes. Esófago 0.41-0.59 de largo, 0.058-0.061 de ancho. Bifurcación cecal a 0.91-1.12 del borde anterior del acetábulo y a 1.02-1.2 del extremo anterior corporal. Poro genital a 0.06-0.07 de la línea media, submedio, sinistral, inmediatamente posterior a la bifurcación cecal. Testículos oblicuos, lobulados irregularmente, situados en el tercio medio corporal; testículo anterior sinistral ventral al ciego intestinal izquierdo, 0.64-0.78 de largo por 0.31-0.46 de ancho; testículo posterior dextral, inmediatamente posterior al ovario, situado internamente al ciego intestinal derecho, 1.22-1.49 de largo por 0.45-0.47 de ancho. Distancia intertesticular 0.33-0.54. Vesícula seminal medial, bipartita, 0.34-0.43 de largo por 0.11-0.13 de ancho. Ovario oval de contorno liso, dextral, ecuatorial entre el lóbulo de la vitelógena derecha y el testículo derecho, 0.39-0.43 de largo por 0.19-0.26 de ancho. Oviducto formado en el lado anterodorsal del ovario, recibiendo el conducto vitelino común desde el reservorio vitelino de forma triangular, dando origen al útero en este punto; unión del oviducto, útero y conducto vitelino común rodeado de células glandulares de la cáscara. Canal de Laurer medial. Útero ocupando todo el espacio posacetabular disponible. Glándulas vitelógenas ovales, directamente posteriores al acetábulo, 0.201-0.208 de diámetro. Huevos 0.036-0.042 de largo por 0.022-0.024 de ancho, distales embrionados. Vesícula excretora en forma de Y, de tallo largo, delgado, sigmoidal, intertesticular, dividida en dos cortos canales al nivel anterior del testículo izquierdo. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Bufo melanostictus – India: Dwivedi (1968).

Material tipo: Lugar de depósito y números de catálogo no citados en la descripción original.

***Gorgoderina insularis* Richard, Chabaud y Brygoo, 1968**

(Lámina V, Fig. 25)

Descripción tomada del trabajo original (medidas entre paréntesis tomadas del ejemplar de la descripción original). Cuerpo pequeño, delgado y alargado; 1.9-2.2 (2.18) de largo por 0.3-0.38 (0.36) de ancho al nivel del testículo posterior. (Región preacetabular 0.28 de largo por 0.27 de ancho; región postacetabular 1.51 de largo por 0.36 de ancho). Sin espinas en el tegumento. Ventosa oral terminal, 0.17-0.2 (0.17) de largo por 0.16-0.17 (0.17) de ancho. Acetábulo situado al final del primer tercio corporal (a 0.11 de la ventosa oral), sobrepasa los límites laterales del cuerpo, 0.39-0.52 (0.4) de largo, 0.38-0.42 (0.42) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 2.3-2.4. Esófago 0.11-0.12 (0.12) de largo. Bifurcación cecal justo en el borde anterior del acetábulo. Ciegos intestinales paralelos a las paredes laterales del cuerpo, finalizan a 0.13 (ciego derecho a 0.14 y ciego izquierdo a 0.15) del extremo posterior corporal (a 0.56 del testículo posterior). Testículos ovales un poco alargados, en tandem, intercecales; testículo anterior 0.13-0.15 (0.15) de largo por 0.09-0.12 (0.12) de ancho; testículo posterior 0.16-0.2 (0.2) de largo por 0.11-0.2 (0.12) de ancho. Espacio intertesticular 0.11-0.19 (0.19). Vesícula seminal sacular posterior a la bifurcación cecal, dorsal al acetábulo, 0.12 de largo por 0.08 de ancho. Poro genital situado justo al nivel de la bifurcación cecal (a 0.15 del extremo anterior corporal). Ovario oval, compacto de bordes lisos, sinistral. ventral al ciego intestinal izquierdo, solapado con la porción posterior de la vitelógena izquierda (a 0.11 del acetábulo), 0.16-0.22 (0.22) de largo por 0.126-0.175 (0.17) de ancho. Glándulas vitelógenas reniformes (distancia entre ambas vitelógenas 0.03); vitelógena derecha con dos lóbulos externos, 0.12-0.15 (0.15) de largo por 0.1-0.11 (0.1) de ancho; vitelógena izquierda 0.08-0.15 (0.15) de largo por 0.1 (0.1) de ancho. Glándula de Mehlis no observada. Útero ocupando todo el espacio disponible en la región postovárica, se dirige hacia el poro genital en medio de las glándulas vitelógenas. Huevos 0.03-0.032 de largo por 0.019-0.21 de ancho. Vesícula excretora tubular; poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Ptychadena mascareniensis – Malasia: Richard *et al.* (1968).

Material tipo: Lugar de depósito y números de catálogo no citados en la descripción original (no disponible para su revisión).

***Gorgoderina intermedia* Holl, 1928**

(Lámina V, Fig. 26)

Sinónimos: *Phyllodistomum intermedia*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) intermedia*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en la información obtenida de la revisión del ejemplar holotipo incompleto. Cuerpo fusiforme, de extremos redondeados, 1.44-2.76 de largo. Holotipo 2.01 de largo por 0.42 de ancho (0.22 de ancho justo por debajo de la ventosa oral). Región posterior al acetábulo cilíndrica, el ancho varía de una a tres quintas partes del largo corporal. El cuerpo es aplanado dorsoventralmente en la región del acetábulo. Ventosa oral terminal, 0.24 de diámetro. Acetábulo entre el primero y segundo tercios corporales, 0.39 de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.56-1.87 (1.7), en el holotipo 1: 1.84. Esófago 0.15 de largo. Bifurcación intestinal a la mitad de la distancia entre ambas ventosas. Ciegos intestinales extendiéndose hasta el quinto posterior corporal; las ramas intestinales varían en diámetro en todo su recorrido, siendo más anchas en la región de las gónadas. Testículos ovales, de bordes ligeramente lobulados, intercecales, en diagonal; testículo anterior ligeramente lobulado, ventral, posterior o solapado al ovario sobre la línea media del cuerpo, 0.16 de largo por 0.11 de ancho; testículo posterior alargado y ligeramente lobulado, dextral, 0.11 de largo por 0.08 de ancho. Vesícula seminal sacular, dorsal al acetábulo. Poro genital a la mitad de la distancia entre la bifurcación cecal y el acetábulo. Ovario dextral, 0.17 de largo por 0.11 de ancho. Oviducto originándose en el lado dorsal del ovario y alrededor de la mitad entre el origen del oviducto y de la glándula de Mehlis comienza el canal de Laurer. Glándulas vitelógenas compactas, de bordes lobulados, los conductos vitelinos de cada una se unen para formar el conducto vitelino común lateral al ovario. Útero confinado al tercio posterior del cuerpo, totalmente grávido, varias asas transversales pueden ser anteriores a las glándulas vitelógenas. Poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Notophthalmus viridescens viridescens (= *Triturus viridescens*, huésped tipo) – Estados Unidos: Holl (1928, 1932) (Carolina del Norte); Kelley (1934) (Pennsylvania); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*).

Material tipo: USNPC 7996 (holotipo, ejemplar incompleto).

Material revisado: USNPC 7996.

***Gorgoderina kajika* (Ozaki, 1926) Ozaki, 1935**

(Lámina VI, Fig. 27)

Sinónimos: *Microlecithus kajika*: Ozaki (1926); *Phyllodistomum kajika*: Bhalerao (1937); *Phyllodistomum (Microlecithus) kajika*: Pigulevsky (1953); *Gorgoderina (Microlecithus) kajika*: Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original. Cuerpo alargado, robusto, aplanado dorsoventralmente, extremos redondeados, 4.55 de largo (LC), 1.53 de ancho al nivel medio del acetábulo (AC), proporción LC-AC 32.31%; región preacetabular 0.9 de largo, 0.87 de ancho al nivel de la bifurcación cecal (proporción ancho-largo 97%); región postacetabular 3 de largo, 1.47 de ancho (proporción largo-ancho 30%). Ventosa oral subterminal, globosa, 0.52 de diámetro. Acetábulo entre el primero y segundo cuartos corporales, inmerso totalmente en el cuerpo, 0.74 de diámetro. Relación ventosa oral-acetábulo: 1: 1.42; proporción ventosa oral/acetábulo 70.27%. Distancia entre la ventosa oral y el acetábulo 0.47 (10.32% de la LC). Esófago corto y curvo, de pared delgada. Bifurcación intestinal posterior a la ventosa oral, a 0.53 del extremo posterior (11.65% de la LC). Ciegos intestinales finalizan en el extremo posterior corporal. Testículos en la segunda mitad del cuerpo, tendiendo a situarse diagonalmente, oblongos, ligeramente lobulados; testículo anterior dextral, a 0.53 (11.6% de la LC) del acetábulo; 0.76 de largo (17% de la LC) por 0.38 de ancho, testículo posterior sinistral, a 1.00 (22%) del acetábulo, 0.88 de largo (19% de la LC) por 0.54 de ancho. Poro genital situado en la línea media corporal, posterior a la bifurcación cecal, a 0.8 del extremo anterior corporal (17% de la LC). Vesícula seminal simple, sacular, alargada, a 0.57 (12% de la LC); 0.22 de largo (5% de la LC) por 0.1 de ancho. Conducto eyaculador 0.07 de largo por 0.035 de ancho. Pars prostática 0.14 de largo por 0.06 de ancho. Ovario sinistral, a 0.2 (4% de la LC) del borde posterior del acetábulo, posterior a las glándulas vitelógenas; reniforme, ligeramente lobulado, 0.5 de largo (11% de la LC) por 0.38 de ancho. Glándulas vitelógenas postacetabulares, a 0.13 del acetábulo (3% de la LC), la izquierda está sobre la línea media corporal y la derecha se encuentra totalmente en el lado derecho corporal, 0.1 (6.8 del AC) entre ellas; son ovoides o elipsoidales, pareadas; vitelógena derecha 0.27 de largo y 0.2 de ancho, vitelógena izquierda 0.26 de largo y 0.24 de ancho. Oviducto iniciándose en el lado interno ventral del ovario. Útero distribuyéndose en asas largas anteroposteriores en los dos tercios posteriores corporales, intercecal y extracecalmente. Huevos ovales, ligeramente amarillos, 0.017-0.019 de largo por 0.010-0.012 de ancho; proporción del ancho con respecto al largo de los huevos de 59% al 63%.

Hábitat: vejiga urinaria

Huéspedes y distribución:

Rhynchophorus buergeri (= *Polypedates buergeri*) – Japón: Ozaki (1926) (Yasuhara, Islá Shikoku).

Material tipo: Zoological Institute, Science Faculty, Imperial University, Tokio, 220. No disponible para su revisión.

***Gorgoderina loossi* (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982**

(Lámina VI, Fig. 28)

Sinónimos: *Phyllodistomum loossi*: Kaw (1950); *Gorgoderina loossi*: Prudhoe y Bray (1982).

Redescripción tomada de la descripción original: cuerpo alargado, dorsoventralmente aplanado, región postacetabular dos veces más ancha que la región preacetabular, ambos extremos corporales redondeados, 3.05-4.82 de largo, 0.95-1.56 de ancho al nivel del testículo posterior. Proporción del ancho con respecto del largo corporales 31.15-32.37. Ventosa oral subterminal 0.40-0.50 de largo, 0.43-0.47 de ancho. Esófago 0.94-1.00 de largo. Bifurcación cecal a 0.51-0.80 del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales paralelos a las paredes corporales laterales, dorsales, a 0.30-0.50 del extremo posterior del cuerpo y a 0.43-0.74 del testículo posterior. Acetábulo 0.43-0.50 de largo, 0.43-0.50 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1:1. Testículos compactos, lobulados, intercecales en diagonal; testículo anterior dextral, al mismo nivel del ovario, sus bordes tocan el nivel de las glándulas vitelógenas, 0.43-0.74 de largo, 0.30-0.52 de ancho; testículo posterior sinistral, inmediatamente posterior al testículo anterior, 0.47-1.01 de largo, 0.35-0.55 de ancho. Conductos eferentes y deferente no observados. Vesícula seminal globosa. Ovario compacto, lobulado, sinistral, 0.28-0.45 de largo, 0.19-0.36 de ancho. Glándulas vitelógenas situadas a 0.16-0.35 del acetábulo, lobuladas profundamente y pueden estar divididas; vitelógena derecha 0.35 de largo por 0.16 de ancho; vitelógena izquierda 0.35 de largo por 0.16 de ancho. Oviducto formándose en el lado interno del ovario. Glándula de Mehlis y canal de Laurer situados en el ecuador del cuerpo entre las glándulas vitelógenas. Útero dispuesto en asas transversales y longitudinales llenando la región postacetabular, cubriendo los órganos reproductivos. Huevos ovales, 0.028-0.036 de largo por 0.022-0.028 de ancho. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Schizothorax socinus (huésped tipo) – India: Kaw (1950) (Río Jhelum a Shalteng y el lago Dal).

Material tipo: depositado en la colección helmintológica del Dr. Thapar, en Lucknow, India (no disponible para su revisión).

***Gorgoderina malaysiensis* Fischthal y Kuntz, 1965**

(Lámina VI, Fig. 29)

Redescripción basada en la descripción original y en un ejemplar completo y un ejemplar sin la región posterior a los testículos. Cuerpo alargado, 3.57 de largo por 0.67-0.84 de ancho. Región preacetabular 0.57-0.72 de largo, región postacetabular 2.24 de largo. Cicatriz del estílete ligeramente evidente. Ventosa oral subterminal, con papilas en la superficie, 0.44-0.50 de largo por 0.47-0.54 de ancho. Acetábulo protuido del cuerpo, con papilas en su borde externo, 0.45-0.57 de largo por 0.62-0.77 de ancho. Relación ventosa oral-acetábulo 1: 1.02-1.4. Esófago 0.15 de largo. Glándulas esofágicas presentes. Ciegos lobulados y anchos, finalizan a 0.42 del extremo posterior. Testículos en la región media corporal, en diagonal, solapándose entre sí, dorsales al útero; testículo anterior sinistral, inmediatamente postacetabular, dorsal al ciego intestinal izquierdo, su margen anterior solapándose con la vitelógena izquierda, 0.54-0.61 de largo por 0.23-0.24 de ancho; testículo posterior a 0.09-0.19 del acetábulo, intercecal, solapándose parcialmente con el ciego intestinal derecho, anteriormente en contacto con la vitelógena derecha y/o con el ovario, 0.76-0.77 de largo por 0.22 de ancho. Vesícula seminal bulbosa, preacetabular, postbifurcal, media, 0.09 de largo por 0.11 de ancho. Poro genital medio a 0.11 del acetábulo. Ovario oval, compacto, de bordes lisos, dextral, parcialmente intercecal, se solapa con el margen posterior del acetábulo o a 0.02 del acetábulo, posterior a la vitelógena derecha y anteroventral a y en contacto con el testículo derecho o posterior, o se solapa parcialmente con la vitelógena derecha y el testículo posterior. Vitelógenas con 5 a 6 lóbulos superficiales, dorsales a la parte posterior del acetábulo; vitelógena derecha 0.17-0.20 de largo por 0.12-0.15 de ancho, vitelógena izquierda 0.17-0.21 de largo por 0.12 de ancho. Útero ocupando el espacio posttesticular, extendiéndose al margen del cuerpo así como al nivel del ovario, ventral a las gónadas y a las vitelógenas, asciende ondulante por la línea media corporal hacia el poro genital. Huevos 0.016-0.019 de largo, huevos en la parte distal del útero con miracidios desarrollados.

Hábitat: Intestino delgado.

Huéspedes y distribución:

Rana khuli – Borneo: Fischthal y Kuntz (1965) (Ranau).

Material tipo: USNPC 60935 (holotipo y paratipo).

Material revisado: USNPC 60935.

***Gorgoderina megacetabularis* Mata-López, León-Règagnon y Brooks, 2005**

(Lámina VI, Figs. 30, A-D)

Descripción original basada en 46 ejemplares, medidas basadas en 13 ejemplares adultos. Cuerpo fusiforme, redondeado anteriormente y en punta posteriormente; longitud del cuerpo (LC) 2.78-3.17 (2.92) (n=7). Región preacetabular 0.34-0.68 (0.52) de largo (12.2-21.4% [17.8%] de LC) (n=7) por 0.16-0.22 (0.19) (n=7) de ancho al nivel de la bifurcación cecal. Región postacetabular 1.11-1.77 (1.58) de largo (39.9-55.8% [51.1%] de LC) (n=7) por 0.24-0.29 (0.27) (n=7) de ancho al nivel del testículo anterior. Tegumento con numerosos anillos regulares. Papilas grandes y numerosas presentes en la superficie del tegumento, concentrándose en la ventosa oral y en la región ventral entre ambas ventosas. Ventosa oral subterminal, esférica, 0.18-0.25 (0.21) de largo por 0.17-0.22 (0.20) de ancho (n= 9); 5 pares de papilas rodeando la abertura oral, 4 pares adicionales de papilas flanqueando la cicatriz del estilete en la region apical del cuerpo; 1 par de papilas en el borde dorsal de la abertura oral y 1 par sobre los bordes laterales de la abertura oral; 2 pares extra están localizados en la cavidad oral. Papilas pequeñas sobre la superficie de la ventosa oral, cuyo arreglo varía entre los ejemplares examinados. Esófago curvo, de pared delgada, 0.14-0.23 (0.19) de largo (5-7.25% [6.5%] de LC) (n= 10). Bifurcación intestinal a 0.25-0.36 (0.33) (8.99-11.35% [11.3%] de LC) (n= 10) del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales simples, más anchos y lobulados en su porción inicial, finalizando a 0.17-0.40 (0.26) (6.1-12.6% [8.9%] de LC) (n=8) del extremo posterior corporal. Acetábulo en el tercio anterior del cuerpo; 0.38-0.74 (0.56) de largo por 0.51-0.73 (0.60) de ancho (n= 6). Ocho papilas sobre la superficie interna del acetábulo; 2 pares laterales al eje longitudinal, cubiertas con escamas aplanadas; 1 par de papilas simples localizadas en la línea media del eje longitudinal de la ventosa y un par adicional en el eje transversal. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 3.1-3.7 (3.43). Testículos alargados, de bordes irregulares, algunas veces bilobulados, en tandem, intercecales, postecuatoriales, a 0.084-0.57 (0.215) (3-18% [7.36%] de LC) (n=10) del margen posterior del acetábulo; testículo anterior algunas veces solapándose con el posterior, su extremo anterior se solapa con el extremo posterior del ovario; 0.20-0.43 (0.34) de largo por 0.09-0.25 (0.17) de ancho por 0.15-0.22 (0.18) de profundidad (n= 12); testículo posterior 0.33-0.73 (0.53) de largo por 0.14-0.27 (0.18) de ancho por 0.13-0.22 (0.17) de profundidad (n= 11). Vesícula seminal oval o esférica, dorsal al borde anterior del acetábulo; 0.057-0.21 (0.13) de largo por 0.07-0.14 (0.11) de ancho por 0.09-0.21 (0.14) de profundidad (n= 10). Extremo distal de la vesicular seminal rodeado por células prostáticas, abriendo al atrio genital. Poro genital anterior al acetábulo, medio, a 0.40-0.52 (0.57) (14.4-16.4% [19.5%] de LC) (n= 5) del extremo anterior del cuerpo. Ovario oval, dextral (en 39 de 46 ejemplares), posterior a las glándulas vitelógenas, a 0.05-0.16 (0.10) (1.8-5.0% [3.42%] de LC) (n=

3) del extremo posterior del acetábulo, 0.18-0.25 (0.22) de largo por 0.13-0.17 (0.14) de ancho por 0.13-0.16 (0.14) de profundidad (n= 11). Glándulas vitelógenas compactas, ovales, de contorno liso, inmediatamente posteriores al acetábulo sobre la línea media del cuerpo. Vitelógena derecha 0.081-0.13 (0.11) de largo por 0.079-0.12 (0.09) de ancho por 0.08-0.13 (0.11) de profundidad (n= 12); vitelógena izquierda 0.08-0.14 (0.11) de largo por 0.07-0.13 (0.10) de ancho por 0.06-0.12 (0.09) de profundidad (n= 12). Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Asas uterinas llenando toda la región postacetabular y cubriendo dorsal y ventralmente a los testículos, cubriendo parcialmente al ovario y a las glándulas vitelógenas; abre al atrio genital. Huevos ovales, embrionados, 0.025-0.032 (0.028) de largo por 0.015-0.020 (0.017) de ancho. Vesícula excretora no observada. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución:

Rana vaillanti – Costa Rica: Mata-López *et al.* (2005) (Guanacaste).

Material tipo: CNHE: 5000 (holotipo); 5001 (paratipos). USNPC 94751, 94752, CHCR 115 (paratipos). CNHE 5002, USNPC 94793, 94754 (“vouchers”).

Material revisado: CNHE: 5000, 5001, 5002; USNPC 94751, 94752, 94793, 94754; CHCR 115.

***Gorgoderina megacysta* Mañé-Garzón y González, 1978**

(Lámina VII, Fig. 31)

Sinónimos: *Gorgoderina* (*Gorgoderimma*) *megacysta*: Mañé-Garzón y González (1978).

Redescripción tomada de la descripción original, datos del holotipo entre paréntesis: cuerpo alargado, subcilíndrico, seis veces más largo que ancho; extremo posterior afinado; 3.97-4.84 (4.39) de largo por 0.64-0.84 de ancho máximo tomado al nivel del acetábulo. Región preacetabular 0.79; ancho corporal al nivel de la bifurcación cecal 0.46; relación ancho/largo de la región preacetabular 58.45; ancho corporal al nivel del acetábulo 0.56; relación ancho acetabular/ancho máximo 172.70; región postacetabular 2.77; ancho corporal al nivel del testículo anterior 0.57; relación ancho/largo región postacetabular 20.58; relación largo región preacetabular/región postacetabular 28.41; relación ancho corporal máximo/longitud corporal 12.98. Tegumento liso, de grosor uniforme. Ventosa oral subterminal, ovoidea, musculosa, 0.44-0.59 de largo por 0.47-0.59 de ancho. Acetábulo subs esférico, situado al final del primer tercio del cuerpo, 0.29-0.34 en diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 0.57-0.65; distancia ventosa oral/acetábulo 0.79. Esófago 0.16 de largo, sin células glandulares adyacentes. Ciegos intestinales anchos y de bordes lisos en su inicio, afinándose luego para extenderse con un grosor uniforme hasta muy cerca del extremo posterior del cuerpo. Testículos ovoideos, subyúgales, compactos de bordes lisos, postacetabulares, en tandem,

sus porciones laterales son ventrales a los ciegos intestinales; testículo anterior separado del ovario por 0.148, distancia acetábulo-testículo anterior 0.87, mide 0.18-0.32 de largo por 0.26-0.4 de ancho; testículo posterior a 1.45 del acetábulo, 0.27-0.31 de largo por 0.25-0.37 de ancho. Distancia intertesticular 0.22, espacio ocupado por asas uterinas. Vesícula seminal a 0.79 del extremo anterior; subesférica, preacetabular y compacta, 0.23-0.4 de largo por 0.22-0.4 de ancho. Poro genital a 0.83 del extremo anterior corporal. Ovario a 0.49 del acetábulo, ovoideo, ventral, 0.16-0.27 de largo por 0.19-0.24 de ancho. Glándula de Mehlis presente. Glándulas vitelógenas a 0.45 del acetábulo, ovoideas, compactas de bordes lisos, situadas dorsalmente y por delante del ovario, 0.148-0.207 de largo por 0.178-0.222 de ancho. Útero formando numerosas asas descendentes y luego ascendentes que ocupan casi los dos tercios posteriores del cuerpo, terminando en un metratermo en el poro genital. Huevos 0.016 a 0.024 de diámetro. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Leptodactylus ocellatus – Uruguay: Mañé-Garzón y González (1978) (Laguna del Diario, Departamento de Maldonado).

Material tipo: Colección Helmintológica de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo, Uruguay; H-1085 (holotipo), H-1086-1096 (paratipos) (no disponibles para su revisión).

***Gorgoderina megalorchis* Bravo, 1948**

(Lámina VII, Fig. 32)

Sinónimos: *Gorgoderina (Gorgoderina) megalorchis*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en el material tipo. Cuerpo fusiforme, robusto, de extremos adelgazados, siendo el extremo anterior más atenuado que el posterior; 4-8.7 (7.2) de largo corporal (LC), 1.08-1.63 (1.4) de ancho al nivel del acetábulo [14.73-25% (1.7%) de la LC]. Región preacetabular 1.08-1.58 (1.3) de largo por 0.97-1.25 (1.3) de ancho al nivel de la bifurcación cecal. Proporción del ancho/largo de la región preacetabular 64.55-92.6% (81.7%). Región postacetabular 2.21-5.95 (5.0) de largo por 0.14-1.5 (0.9) de ancho al nivel del testículo anterior. Proporción ancho/largo de la región postacetabular 2.52-27.6% (18.7%). Proporción del largo de la región preacetabular con respecto al largo de la región postacetabular 19.81-48.87% (29.2%). Ventosa oral casi esférica, subterminal, 0.42-0.72 (0.6) de diámetro antero-posterior por 0.41-0.64 (0.5) de diámetro transversal. Acetábulo al final del primer cuarto corporal, 0.7-0.98 (0.9) de diámetro antero-posterior por 0.73-1.23 (0.9) de diámetro transversal; la franja de bandas

musculares citada en la descripción original corresponde al grado de contracción del acetábulo. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.74. Distancia entre la ventosa oral y el acetábulo 0.68-0.91 (0.7) [8.62-16.5% (11%) de la LC]. Abertura oral subterminal, 0.07-0.18 de largo por 0.14-0.019 de ancho. Esófago corto y grueso, de consistencia muscular, 0.15-0.33 (0.2) de largo por 0.09-0.11 de ancho. Bifurcación cecal a 0.64-0.82 (0.7) [8.62-15.75% (10.7%) de la LC] del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales paralelos a las paredes laterales corporales en todo su recorrido, llegan a 0.41-0.57 (0.5) del extremo posterior del cuerpo y a 1.37-2.36 (1.4) del borde posterior del testículo posterior. Testículos compactos de bordes lobulados, situados diagonalmente en el tercio medio del cuerpo, intercecales; testículo anterior siempre en el lado contrario al del ovario a 0.8-1.67 (1.3) [9.19-41.75% (20.7%) de la LC] del borde posterior del acetábulo, presenta lóbulos no muy marcados, 0.46-1.13 (0.7) [5.83-20% (11.3%) de la LC] de largo por 0.42-0.71 (0.6) de ancho; testículo posterior a 1.34-2.37 (2.0) [15.4-59.25% (31.5%) de la LC] del borde posterior del acetábulo, con lóbulos más evidentes que el testículo anterior, 0.65-1.41 (1.0) [8.23-27.25% (15%) de la LC] de largo por 0.6-0.65 (0.6) de ancho. Vesícula seminal voluminosa, en la línea media del cuerpo, 0.25-0.65 (0.4) [3.41-7.47% (5.3%) de la LC] de largo por 0.18-0.37 (0.2) de ancho. Poro genital a 0.74-1.12 (0.95) del extremo anterior del cuerpo. Ovario oval, compacto de bordes lisos o ligeramente lobulados, dextral o sinistral a 0.6-0.8 (0.7) [8.18-15.25% (10.2%) de la LC] del borde posterior del acetábulo, 0.42-0.6 (0.5) [5.51-11% (6.9%) de la LC] de largo por 0.3-0.42 (0.3) de ancho. Glándula de Mehlis situada en la línea media corporal entre las dos vitelógenas, de allí parte el útero hacia la región postovárica, donde forma numerosas asas ocupando todo el espacio disponible en esta región sin un orden definido, asciende en medio de las glándulas vitelógenas formando dos o cuatro asas transversales entre éstas y el acetábulo, para dirigirse de manera sinuosa al poro genital situado en la línea media inmediatamente después de la bifurcación cecal. Glándulas vitelógenas con dos a tres lobulaciones no muy profundas, intercecales, a 0.37-0.57 (0.4) [5.01-9.5% (6.2%) de la LC] del borde posterior del acetábulo, a 0.03-0.08 (0.05) del borde anterior del ovario. Espacio entre ambas vitelógenas 0.24-0.37 (0.3). Vitelógena derecha 0.21-0.37 (0.3) de largo por 0.18-0.3 (0.2) de ancho; vitelógena izquierda 0.22-0.32 (0.3) de largo por 0.18-0.32 (0.2) de ancho. Huevos embrionados, de cáscara delgada, 0.029-0.033 de largo por 0.02-0.021 de ancho. Poro excretor en el extremo posterior corporal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo marinus – México: Bravo (1948) (Oaxaca); Mata-López y León-Règagnon (2005) (Oaxaca; estudios de microscopía electrónica de barrido). Puerto Rico – Carroll y Ubelaker (1974).

Bufo marinus – Costa Rica: Caballero *et al.* (1957) (Provincia de San José).

Hyla miotypanum – México: Lamothe *et al.* (1997) (Nuevo León).

.. *Rana berlandieri* – México: Mata-López y León-Règagnon (2005) (Oaxaca).

Material tipo: CNHE 810 (holotipo), 811 (2 paratipos).

Material revisado: CNHE 810, 811, 1447.

***Gorgoderina multilobata* Ingles y Langston, 1933**

(Lámina VII, Figs. 33, A y B)

Sinónimos: *Phyllodistomum multilobata*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) multilobata*: Pereira y Cuocolo (1940); Pigulevsky (1953); Dollfus (1958); *G. (Metagorgoderina) multilobata*: Fernandes (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en la revisión del material tipo. Cuerpo alargado, delgado, subcilíndrico en sección transversal, de extremos romos, el anterior más atenuado que el posterior; 7.1-11.7 de largo por 0.9-2.3 de ancho máximo. Proporción del ancho máximo corporal con respecto a la longitud corporal 1: 9.23. Región preacetabular 1.15 de largo por 0.67 de ancho; proporción del ancho con respecto del largo de la región preacetabular 58.37%. Región postacetabular 7.3 de ancho por 1.08 de ancho; proporción del ancho con respecto del largo de la región postacetabular 14.79%. Proporción del largo de la región preacetabular con respecto al largo de la región postacetabular 15.75%. Cicatriz del estilete no evidente en el extremo anterior del cuerpo, flanqueada por un par de papilas. Ventosa oral subterminal, 0.35-0.69 (0.47) de diámetro. Acetábulo 0.6-1.09 (0.82) de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.69. Distancia ambas ventosas 0.534-0.71. Abertura oral transversal al extremo anterior de la ventosa oral, sin papilas en su región dorsal. Esófago rodeado de glándulas esofágicas; 0.17 de largo por 0.07 de ancho. Bifurcación cecal a 0.57 del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales de contorno liso se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo. Testículos ovales, más largos que anchos, compactos de contorno liso o ligeramente lobulado, situados oblicuamente en la mitad posterior del cuerpo; testículo anterior siempre del lado contrario a la posición del ovario, inmediatamente posterior a él, a 2.16 del acetábulo, 0.58 de largo por 0.39 de ancho; testículo posterior situado en el mismo lado que el ovario, a 3.33 del acetábulo, 0.64 de largo por 0.36 de ancho. Espacio intertesticular 0.36-0.59. Conductos eferentes unidos posteriormente al acetábulo. Vesícula seminal bipartita, intercecal, anterior al acetábulo, 0.36 de largo por 0.2 de ancho. Poro genital en la línea media corporal a 0.91 del extremo anterior corporal. Ovario oval, compacto de contorno liso, dextral o sinistral, a 1.74 del acetábulo; 0.27 de largo. Oviducto formándose en la región dorsal del ovario. Canal de Laurer presente. Glándula de Mehlis en la unión de los conductos vitelinos.

Glándulas vitelógenas arregladas en dos racimos de 7 a 9 folículos, la mayoría de los ejemplares presentan 8 folículos en cada vitelógena. Distancia entre el acetábulo y las glándulas vitelógenas 1.16-1.41. Distancia entre las vitelógenas y el ovario 0.095. Útero distribuyéndose en todo el espacio postacetabular con asas delgadas y laxas, sin cubrir a los órganos reproductivos, presenta asa longitudinales extracecales que llegan hasta el nivel anterior de las glándulas vitelógenas, anteriormente a las vitelógenas, el útero forma solo asas transversales intercecales, hasta llegar al poro genital. Huevos ovals, 0.027 de largo por 0.02 de ancho. Vesícula excretora en forma de Y. Poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rana aurora – Estados Unidos: Ingles y Langston (1933) (California); Ingles (1936) (California); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*).

Rana boylei (huésped tipo) – Estados Unidos: Ingles y Langston (1933) (California); Ingles (1936) (California).

Rana pretiosa – Estados Unidos: Ingles (1936) (California). Turner (1958) consideró que estos huéspedes pertenecen a la especie *Rana cascadae*.

Material tipo: USNPC 8665 (holotipo); HWML 23428 (paratipo).

Material revisado: USNPC 8665, HWML 23428, HWML 23427 (“voucher”).

***Gorgoderina orientalis* Sthröm, 1940**

(Lámina VII, Figs. 34, A-C)

Sinónimos: *Gorgoderina (Gorgoderina) orientalis*: Pigulevsky (1953); *Gorgoderina (Metagorgoderina) orientalis*: Fernandes (1958); *Gorgoderina (Gorgoderina) orientalis*: Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original: cuerpo fino y delgado, fusiforme con ambos extremos redondeados, longitud 7.8-11.9 (LC); anchura máxima a nivel de los testículos 0.69, ancho corporal al nivel del acetábulo 0.35-0.4; proporción ancho corporal máximo/longitud corporal 7.5-8.95%. Región preacetabular 0.925-1.2 de largo, 0.35-0.4 de ancho al nivel de la bifurcación cecal; proporción ancho/largo región preacetabular 33-38%. Región postacetabular 5.4-6.12 de largo, 0.7-0.9 de ancho al nivel del testículo posterior; proporción ancho/largo región postacetabular 11.4-16.6%. Cicatriz del estilete muy evidente. Ventosa oral subterminal, 0.34-0.38 de diámetro. Acetábulo en el primer tercio del cuerpo, sobresaliendo a los márgenes laterales del cuerpo a 0.55-1.02 de la ventosa oral (7-8.6% de LC), 0.75-0.91 de largo, 0.65-0.73 de ancho máximo. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 2.2-2.4. Abertura oral subterminal. Esófago 0.28-0.5 de

largo. Bifurcación cecal a 0.67-0.85 del extremo anterior corporal (7.14-8.6% de LC). Ciegos intestinales amplios y tubulares, en el tercio medio del cuerpo son paralelos a las paredes corporales laterales, finalizando muy cercanos uno del otro a niveles diferentes, a 0.6-0.74 el ciego derecho y 0.45-0.49 el ciego izquierdo del extremo posterior del cuerpo y a 1.47-1.61 del testículo posterior, en algunos ejemplares los ciegos intestinales son continuos. Testículos alargados de contornos irregulares, dispuestos en diagonal; testículo anterior lobulado irregularmente, sinistral, situado del lado contrario al ovario, con el cual sus niveles contrarios se solapan, pero sin llegar a tocarse físicamente, a 1.35-1.55 (11.3-19.8% de LC) del acetábulo, 0.67 de largo por 0.15 de ancho; testículo posterior situado en la línea media del cuerpo a 2.7-2.8 del acetábulo (23.5-34.5% de LC), 0.98 de largo por 0.25 de ancho. Vesícula seminal anterior al acetábulo. Poro genital situado al nivel de la bifurcación cecal en la línea media corporal, a 0.86-1.37 del extremo anterior corporal. Ovario oblongo, compacto de contorno liso o ligeramente bilobulado, dextral, ventral al ciego intestinal en algunos ejemplares, localizado a la mitad del cuerpo inmediatamente posterior a las glándulas vitelógenas, a 0.9-1.05 del acetábulo, 0.35-0.67 de largo por 0.19-0.24 de ancho. Glándulas vitelógenas lobuladas, a 0.56 del acetábulo (4.6-7% de LC); vitelógena derecha con tres lóbulos, vitelógena izquierda con 5 lóbulos; distancia entre ambas vitelógenas 0.125. Útero distribuyéndose en toda la región postacetabular, cubriendo parcial y ventralmente a los órganos reproductores. Huevos no operculados, pequeños, 0.032-0.035 de largo por 0.019-0.022 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rana ridibunda – USSR: Ström (1940) (Osh, Turkestan); Skarvilovich (1950) (Kirghizia); Sosnina (1952) (Tadzhikstan); Tokobaev y Dunganova (1975) (Kirghizia).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original. No disponible para su revisión.

***Gorgoderina parvicava* Travassos, 1922**

(Lámina VIII, Figs. 35, 36 A-C, 37)

Sinónimos: *Gorgoderina parvicava*: Lutz (1926); *Phyllodistomum parvicava*: Pande (1937); *Gorgoderina parvicava* [sic]: Olsen (1937); *Gorgoderina (Neogorgoderina) parvicava*: Cuocolo (1942); *Gorgoderina (Gorgorimma) parvicava*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958); *Gorgoderina (Gorgorimma) parvicava*: Faria (1978); *Gorgoderina (Gorgoderimma) parvicava*: Mañé-Garzón y González (1978a).

Redescripción basada en la descripción original, en el material tipo revisado y en material biológico recientemente colectado. Datos morfométricos del material recientemente colectado. Cuerpo

fusiforme, atenuado en las extremidades, 8.13-8.25 de longitud corporal (LC) por 0.85-0.89 (10.45-10.78% de LC) de ancho máximo. Región preacetabular 0.209-0.217 (25.75-26.30% de LC) de largo por 0.085-0.088 de ancho al nivel de la bifurcación cecal; región postacetabular 5.59-5.62 (68.12-68.12% de LC) de largo por 0.807-0.867 (0.834) de ancho. Ventosa oral subterminal, 0.62-0.70 de largo y 0.64 de ancho. Esófago curvo. Bifurcación cecal a 0.8-0.86 (9.8-10.42% de LC) del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales simples, amplios y de contornos irregulares; extremo posterior del ciego derecho a 0.53-0.75 (6.5-9.1% de LC) y extremo posterior del ciego izquierdo a 0.48-0.53 (5.9-6.42% de LC) del extremo posterior del cuerpo. Acetábulo en el primer tercio del cuerpo, a 1.32-1.65 (1.48) [16.23-20% (17.96%) de LC] de la ventosa oral, 0.42-0.46 (0.44) de largo y 0.45-0.5 (0.47) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 0.64-0.78 (0.72). Testículos compactos de contorno liso, circulares u ovals transversalmente, a 0.817-0.967 (0.937) [10-11.72% (11.37%) de LC] del margen posterior del acetábulo; testículo anterior 0.33-0.45 (0.40) de largo por 0.31-0.45 (0.37) de ancho, testículo posterior 0.41-0.57 (0.47) de largo por 0.41-0.53 (0.45) de ancho. Vesícula seminal oval, anterior al acetábulo; 0.38 de largo y 0.20-0.23 de ancho. Poro genital a 1.38-1.55 (16.97-18.78% de LC) del extremo anterior del cuerpo. Ovario a 0.032-0.052 (0.042) [3.9-6.32% (5.1%) de LC] del extremo posterior del acetábulo, 0.40-0.46 (0.43) de largo por 0.30-0.34 (0.32) de ancho. Glándulas vitelógenas arregladas en dos masas compactas, cercanas al acetábulo (0.08-0.30) [0.98-3.6% de LC], vitelógena derecha 0.21-0.24 (0.22) de largo por 0.20 de ancho, vitelógena izquierda 0.21-0.27 (0.24) de largo por 0.20 de ancho. Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Asas uterinas llenando todo el espacio en la región postacetabular. Huevos 0.027-0.032 (0.031) de largo y 0.02 de ancho. Vesícula excretora no observada. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo crucifer – Brasil: Travassos (1924b) (Angra dos Reis, Estado do Rio); Lent *et al.* (1946); Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná).

Bufo marinus – Brasil: Travassos (1928) (São Paulo, Paraty); Artigas (1935); Lent *et al.* (1946); Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná). Colombia: Ucrós-Guzmán y Flórez (1961).

Bufo paracnemis – Paraguay: Lent *et al.* (1946). Brasil: Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná).

Leptodactylus ocellatus (huésped tipo) – Brasil: Travassos (1922a, 1922b, 1924b, 1928) (Manguinhos, Angra dos Reis; redescipción, original de 1919); Cuocolo, 1942 (São Paulo); Lent *et al.* (1946); Dobbin (1957a) (Pernambuco); Travassos *et al.* (1964);

Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná); Vicente y Dos Santos (1976) (Volta Redonda, Río de Janeiro); Faria (1978) (Río de Janeiro). Uruguay, Mañé-Garzón y González (1978) (Bañado Tropa Vieja, Departamento de Canelones).

Leptodactylus pentadactylus labyrinthicus – Brasil: Travassos (1928); Lent *et al.* (1946); Fahel (1952); Dobbin (1957) (Recife y Cavaleiro, Pernambuco); Fernandes (1958); Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná).

Pseudis paradoxus – Venezuela: Lent *et al.* (1946). Brasil: Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná).

Rana palmipes – Venezuela: Lent *et al.* (1946). Brasil: Travassos *et al.* (1969) (Curitiba, Paraná).

Rana vaillanti - México: Guillén-Hernández *et al.* (2000) (Veracruz). Costa Rica: Mata-López *et al.* (2005) (Guanacaste).

Rana sp. – Guatemala: Caballero (1946) (Suchitepequez).

Telmatobius jelskii – Perú: Iannacone (2003) (Lima).

Otros anfibios – Brasil: sapo, no publicado (Belém, Pará).

Material tipo: holotipo no designado en la descripción original.

Material revisado: CHIOC 3276, 4460, 4677-4679, 4685, 4687, 4834, 4835, 4837, 4857, 4858, 4859, 4903, 4915, 5582, 5589, 5675, 5686, 5702, 5735, 5793, 6080, 6081, 6188, 6209, 6283, 8874, 8875, 8880, 8881, 8882, 8883, 8884, 8885, 8886, 8887, 8888, 8889, 8890 (la información de este material concuerda con los datos proporcionados por Travassos en la descripción original; sin embargo, este material se encuentra preservado en formol acético); 14105, 14264-14267, 14272, 19132, 19141, 19153, 19636, 19639, 19656, 19658, 19680, 19688 (preservado en formol acético), 19696, 19699, 19705, 19709, 19715, 19721, 19723, 19779, 21076a-b, 21474, 21475, 21509-21511, 21824-21830, 21871-21874, 21875a-g, 21876a-b, 21877a-f, 25257-25261, 25262a-e, 25263-25280, 25282-25290, 27329, 27338, 27341, 29043, 29430, 2952, 29568, 30505, , 33467, 34171 (“vouchers”, montados); CNHE 1177, 2415; NHM 1988.9.15.9; CNHE 1177, 2415 (“vouchers”, montados).

***Gorgoderina permagna* Lutz, 1926**

(Lámina VIII, Fig. 38)

Sinónimos: *Gorgoderina* [sic] *permagna*: Lutz (1926); *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *permagna*: Pigulevsky (1953); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en la revisión de material biológico preservado: cuerpo alargado, tubular, circular en corte transversal, el extremo anterior del cuerpo es redondeado

y más amplio que el posterior, el cual también es redondeado; 8.46-21.08 (11.59) de largo por ancho al nivel de la bifurcación cecal 1.16-2.11 (1.62), ancho al nivel del acetábulo 1.39-2.28 (1.79), ancho al nivel del testículo posterior 1.19-1.97 (1.64). Cicatriz del estilete atenuada. Ventosa oral subterminal, esférica, 0.38-1.09 (0.82) de largo por 0.36-1.04 (0.78) de ancho. Abertura oral circular. Esófago corto, 0.06-0.38 (0.24). Bifurcación cecal a 0.46-1.19 (0.93) del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales anchos y de contorno lobulado en su porción inicial, su calibre se reduce en su recorrido hacia la región posterior del cuerpo; ciego intestinal derecho finaliza a 0.46-1.26 (0.88) del extremo posterior corporal; ciego intestinal izquierdo finaliza a 0.46-1.05 (0.80) del extremo posterior corporal. Acetábulo esférico en el segundo tercio del cuerpo, ecuatorial, 0.59-0.89 (0.74) de largo por 0.52-0.91 (0.75) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 0.82-1.0 (1: 0.94). Distancia entre ambas ventosas 1.19-2.24 (1.63). Testículos compactos de bordes lobulados ligera o evidentemente, situados intercecalmente en el tercio medio corporal en tandem; testículo anterior 0.66-1.25 (0.89) de largo por 0.56-1.19 (0.96) de ancho; testículo posterior 0.67-1.77 (1.15) de largo por 0.78-1.19 (1.01) de ancho. Espacio intertesticular 0.14-1.02 (0.54). Conductos eferentes unidos casi inmediatamente a la vesícula seminal formando un corto conducto deferente dorsalmente al acetábulo. Vesícula seminal bipartita, alargada al eje longitudinal del cuerpo, anterior al acetábulo sin llegar a tocarlo. Poro genital en la línea media corporal a 1.32-2.38 (1.92) del extremo anterior corporal. Ovario ovalado, compacto de contorno liso o ligeramente lobulado, situado intercecalmente en la misma línea que los testículos a 0.151-1.036 (0.46) del borde posterior del acetábulo y a 0-0.85 (0.35) al testículo anterior; 0.18-0.714 (0.38) de largo por 0.224-0.714 (0.40) de ancho. Glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos pareados, compactos de bordes lobulados, pero nunca divididas en folículos, a 0.08-0.74 (0.27) del borde posterior del acetábulo; vitelógena derecha 0.09-0.34 (0.20) de largo por 0.12-0.43 (0.25) de ancho; vitelógena izquierda 0.10-0.29 (0.19) de largo por 0.11-0.46 (0.25) de ancho. Distancia entre las glándulas vitelógenas y el acetábulo 0-0.07 (0.04). Útero ocupando toda la región postacetabular con asas apretadas pero de calibre pequeño, en su mayoría transversales; anteriormente al acetábulo las asas transversales solo son intercecales, forma alrededor de 6 asas en el espacio entre las el acetábulo y el poro genital, cerca del cual forma un asa que sobrepasa el nivel del poro genital y regresa para desembocar en él. El metratermo es poco evidente. Huevos 0.027-0.032 (0.031) de largo y 0.02 de ancho. Vesícula excretora no observada. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Leptodactylus pentadactylus – Brasil: Lutz (1926) (Belo Horizonte, Minas Gerais; como *Gorgoderina permagna* y *Gorgoderia permagna*); Fernandes (19589 (s.o. *parvicava*).

Material tipo: Holotipo no designado en la descripción original.

Material revisado: CHIOC 25291-25300; material depositado como *G. parvicava*: CHIOC 5874, 5878, 25281.

Nota: Los datos de colecta de los ejemplares CHIOC 25291-25300 concuerdan con la información proporcionada en la descripción original, por lo que se propone utilizar al ejemplar 25300 como lectotipo.

***Gorgoderina rhyacosiredonis* (Bravo, 1943) Prudhoe y Bray, 1982**

(Lámina IX, Fig. 39)

Sinónimos: *Phyllostomum rhyacosiredonis*: Bravo (1943); *Gorgoderina rhyacosiredonis*: Prudhoe y Bray (1982) (como *Gorgoderina*).

Redescripción basada en 4 ejemplares del material tipo. Cuerpo fusiforme, robusto, región postacetabular más ancha que la preacetabular; 3.22-3.94 de largo, 0.6-0.76 de ancho en la región preacetabular, 0.72-1.08 de ancho en la región postacetabular. Relación largo/ancho máximo corporal 1: 3.62. Tegumento con ligeras estriaciones transversales. Cicatriz del estilete en protuberancia, flanqueada por dos o tres pares de papilas. Ventosa oral casi esférica, 0.26-0.33 de diámetro anteroposterior, 0.27-0.32 de diámetro transversal. Acetábulo situado en el primer tercio corporal, 0.51-0.62 de diámetro longitudinal, 0.55-0.68 de diámetro transversal. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 2. Esófago dispuesto en S, 0.26-0.52 de largo por 0.04-0.08 de ancho. Ciegos intestinales gruesos y ligeramente lobulados en su porción inicial, finalizando a 0.31-0.35 del extremo posterior del cuerpo. Testículos en el tercio posterior corporal, intercecales, ventrales, dispuestos en diagonal, sus campos se tocan y en ocasiones se sobrepasan, con 3 a 7 lobulaciones en la mayoría muy marcadas; testículo anterior 0.4-0.72 de largo por 0.32-0.46 de ancho; testículo posterior 0.4-0.97 de largo por 0.34-0.54 de ancho. Los conductos eferentes y deferente no se distinguen. Vesícula seminal globosa, 0.11-0.12 de largo por 0.12-0.25 de ancho. Poro genital al mismo nivel de la vesícula seminal o al nivel de la bifurcación cecal. Ovario esférico, de bordes lisos o con pocas lobulaciones, intercecal y colocado en la misma dirección que el testículo posterior, generalmente dextral, a 0.143-0.52 del borde posterior del acetábulo; 0.25-0.33 de diámetro longitudinal por 0.22-0.30 de diámetro transversal. En algunos ejemplares se tocan y aún se solapan los bordes del testículo anterior, los del ovario y los de las glándulas vitelógenas. Glándulas vitelógenas ovoides lisas o presentan hasta tres lóbulos, intercecales y en posición oblicua, separadas entre sí por la glándula de Mehlis. Canal de Laurer presente. Útero formando numerosas asas gruesas transversales ascendentes y descendentes que llegan hasta el extremo posterior del cuerpo, llenando todo el espacio disponible en la región postacetabular; asas

longitudinales extracecales llegando hasta el nivel de las glándulas vitelógenas, útero ascendente formando solo una asa longitudinal a la línea media del cuerpo. Huevos distales embrionados, 0.033-0.04 de largo por 0.02-0.024 de ancho. Vesícula excretora no observada. Poro excretor terminal.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rhyacosiredon altamirani (actualmente *Ambystoma rhyacosiredonis*) – México: Bravo (1943) (Contreras, México, D. F.).

Material tipo: CNHE 1214, 1219, 1374.

Material revisado: CNHE 1214 (holotipo); CNHE 1219 (paratipos); CNHE 1374 (“vouchers”).

***Gorgoderina rochalimai* Pereira y Cuocolo, 1940**

(Lámina IX, Figs. 40, A-C)

Sinónimos: *Gorgoderina (Gorgoderina) rochalimai*: Pereira y Cuocolo (1940); Dollfus (1958); *Gorgoderina (Metagorgoderina) rochalimai*: Fernandes (1958).

Redescripción basada la descripción original y en 18 ejemplares revisados: cuerpo alargado, fusiforme, robusto, con extremos afilados; 4.53-13.77 (10.29) de largo por 1.33-1.43 (1.37) de ancho al nivel de la bifurcación cecal, 1.56-1.7 (1.63) de ancho al nivel del acetábulo, 1.53-1.83 (1.66) de ancho al nivel del testículo anterior. Ventosa oral subventral, de contorno subcircular; 0.49-0.71 (0.59) de largo por 0.5-0.66 (0.58) de ancho. Abertura oral transversalmente oval, subterminal, ventral, próxima al extremo anterior. Esófago delgado, 0.13-0.39 (0.22) de largo. Bifurcación cecal a 0.57-0.84 (0.74) del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales inicialmente anchos y de contornos ligeramente lobulados en todo su recorrido, ciego derecho finalizando a 0.41-0.57 (0.48) y el ciego izquierdo 0.27-0.64 (0.46) del extremo posterior del cuerpo. Acetábulo 0.77-1.05 (0.93) de largo por 0.82-1.08 (0.94) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.7; distancia entre ambas ventosas 0.32-0.81 (0.56). Testículos grandes, ovals, lobulados, intercecales en tandem; testículo anterior trilobulado ligeramente sinistral, 1.02-2.56 (1.57) de largo por 0.46-1.6 (0.94) de ancho; testículo posterior bilobulado medio, 1.22-2.48 (1.74) de largo por 0.58-1.32 (0.91) de ancho. Espacio intertesticular 0-0.83 (0.49). Conductos eferentes intercecales, uniéndose a 0.05-0.31 (0.16) de la vesícula seminal para formar el conducto deferente. Vesícula seminal sacular. Poro genital al nivel de la bifurcación cecal, medio, a 0.89-1.47 (1.06) del extremo anterior corporal. Ovario oval, de contorno ligeramente lobulado, dextral situado extracecalmente; 0.42-0.84 (0.60) de largo por 0.31-0.63 (0.50) de ancho. Distancia del ovario al acetábulo 0.79-2.8 (1.43), distancia del ovario al testículo anterior 0-1.56 (0.33). Glándulas vitelógenas arregladas en dos grupos de

foliculos, pareadas, intercecales; vitelógena derecha con 7 a 9 foliculos, aunque de los ejemplares revisados solo uno presento nueve foliculos en esta vitelógena; vitelógena izquierda con 10-12 foliculos, sólo un ejemplar presento 12 foliculos en esta vitelógena. Distancia de las glándulas vitelógenas al acetábulo 0.33-1.96 (0.94), al ovario 0-0.07 (0.01). Útero ocupando todo el espacio postacetabular, cubriendo totalmente a los órganos reproductores, las asas del útero descendente son de menor calibre al útero ascendente, cuyas asas son de más de tres veces el calibre del descendente; entre las glándulas vitelógenas y el ovario forma tres asas transversales de gran calibre, que sobrepasan lateralmente a los ciegos intestinales; sin embargo, disminuye su calibre al pasar dorsalmente al acetábulo hasta llegar al poro genital. Huevos ovals, 0.041 de largo por 0.033 de ancho. Vesícula excretora tubular dividiéndose al nivel de las glándulas vitelógenas; poro excretor terminal.

Medidas citadas en la descripción original: Largo del cuerpo 16.6; ancho máximo del cuerpo al nivel del ovario 2.7; ventosa oral 0.87 de largo por 0.81 de ancho; abertura oral 0.32 de ancho; cavidad bucal 0.49 de ancho por 0.54 de largo; esófago 0.08 de diámetro; ciegos intestinales 15.5 de largo por 0.27 de ancho; acetábulo 0.9 de largo por 1.4 de ancho; distancia entre la ventosa oral y el acetábulo 0.7. Testículo anterior 1.5 de largo por 0.82 de ancho; testículo posterior 1.6 de largo por 0.93 de ancho; vesícula seminal 0.43 de largo por 0.22 de ancho; ovario 1.00 de largo por 0.62 de ancho; foliculos de las glándulas vitelógenas 0.15-0.35 de largo: huevos: 0.041 de largo por 0.033 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo arenarum – Brasil: Dobbin (1957) (Recife, Pernambuco); Fernandes (1958) (Recife, Pernambuco); Lent *et al.* (1946).

Bufo marinus – Jourdane y Theron (1975) (ciclo de vida experimental).

Bufo paracnemis (huésped tipo) – Brasil: Pereira y Cuocolo (1940) (Umbuzeiro, Estado de Paraíba); Travassos *et al.* (1969).

Leptodactylus ocellatus – Brasil: Dobbin (1957); Fernandes (1958) (Maranguape, Ceará; Recife); Travassos *et al.* (1969).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original; no disponible para su revisión.

Material revisado: CHIOC 22019a-m (ejemplar 22019a propuesto como lectotipo), 22020, 22021 (“vouchers”).

***Gorgoderina schistorchis* Steelman, 1938**

(Lámina IX, Fig. 41)

Sinónimos: *Phyllodistomum schistorchis*: Goodchild (1943); *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *schistorchis*: Pigulevsky (1953); Dollfus (1958); *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *schistorchis*: Fernandes (1958).

Cuerpo fusiforme, 1.58 a 3.28 (2.3070) de largo por 0.29 a 0.57 (0.40) de ancho. Cicatriz del estile atenuada, dorsal a la ventosa oral, con remanentes de glándulas de penetración. Ventosa oral subterminal, con papilas evidentes en la superficie, 0.21-0.36 (0.27) de diámetro. Acetábulo con seis papilas en su borde externo, 0.29-0.47 (0.35) de diámetro. Relación ventosa oral-acetábulo 1: 1.27. Esófago sinuoso, ligeramente más largo que la ventosa oral. Ciegos gruesos y de contorno liso. Testículos irregulares en contorno, con 3 a 10 lóbulos primarios compuestos de numerosos lóbulos secundarios, intercecales, dorsales, ligeramente en diagonal, en la mitad posterior del cuerpo; testículo anterior del lado opuesto al ovario, sin embargo, sus niveles pueden coincidir aunque no se solapen físicamente, 0.18-0.43 (0.27) de largo; testículo posterior del mismo lado al ovario, situado al nivel medio del testículo anterior, sin tocarlo, 0.23-0.47 (0.38) de largo. Vesícula seminal sacular dorsal al extremo posterior del útero. Ovario ovalado, de contorno liso, posterior a las glándulas vitelógenas, dextral en seis ejemplares, sinistral en cuatro, 0.13-0.19 (0.15) de largo por 0.09-0.18 (0.11) de ancho, oviducto iniciándose en la región dorsal del ovario. Glándula de Mehlis entre y al nivel de las glándulas vitelógenas. Glándulas vitelógenas ovoides o con dos o tres lóbulos. Útero distribuyéndose en toda la región postacetabular sin cubrir a los órganos reproductores, se dirige anteriormente por la línea media corporal para desembocar en el atrio genital común. Poro genital justo anteriormente al acetábulo. Huevos 0.024-0.03 (0.027) de largo por 0.015-0.019 (0.017) de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Necturus maculosus maculosus - Estados Unidos: Steelman (1938) (Oklahoma); Goodchild (1943) (a *Phyllodistomum*); Rosen y Manis (1976) (Arkansas).

Material tipo: holotipo no designado por el autor; sin embargo, los datos del material USNPC 9255 concuerdan con los datos proporcionados en la descripción original.

Material revisado: USNPC 9255 (3 "vouchers").

***Gorgoderina shandrai* (Bhalerao, 1937) Prudhoe y Bray, 1982**

(Lámina IX, Fig. 42)

Sinónimos: *Phyllodistomum shandrai*: Bhalerao (1937); *Gorgoderina shandrai*: Prudhoe y Bray (1982).

Redescripción tomada del trabajo original, basada en ocho ejemplares. Cuerpo aplanado y elíptico, 2-3.02 de largo por 0.78-0.87 de ancho máximo. Esófago 0.14 de largo. Ciegos intestinales se dirigen a la región posterior del cuerpo paralelamente a las paredes laterales corporales, finalizan a 0.33-0.47 del extremo posterior del cuerpo. Ventosa oral terminal, 0.4-0.46 en diámetro. Abertura oral terminal. Acetábulo 0.55-0.58 en diámetro. Testículos alargados, profundamente lobulados, situados en diagonal uno con respecto del otro, sus bordes laterales pueden llegar a ser ventrales a los ciegos intestinales, miden 0.47-0.61 de largo por 0.28-0.35 de ancho; testículo anterior situado inmediatamente posterior al acetábulo algunas veces tocándolo o solapándose ligeramente con él, sinistral o dextral pero siempre del lado contrario al ovario; testículo posterior situado ligeramente posterior al ovario, siempre situado del mismo lado que éste. Vesícula seminal 0.13 de largo por 0.065 de ancho, su mitad posterior es dorsal a la región anterior del acetábulo. Poro genital situado en la línea media del cuerpo, ligeramente anterior al acetábulo. Ovario redondo o ligeramente oval, compacto de bordes lisos, sinistral o dextral, inmediatamente posterior a las glándulas vitelógenas, 0.26-0.3 de largo por 0.20-0.25 de ancho. Glándulas vitelógenas inmediatamente posteriores al acetábulo, ovals, compactas de bordes lisos. Canal de Laurer presente, Glándula de Mehlis no observada. Útero distribuyéndose en toda el área de la región postacetabular del cuerpo. Huevos 0.026-0.028 de largo por 0.0165-0.018 de ancho. Vesícula excretora tubular. Poro excretor situado en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: recto.

Huésped y distribución geográfica:

Rana tigrina – India: Bhalerao (1937) (Bombay).

Material tipo: Lugar de depósito y números de catálogo no citados en la descripción original.

***Gorgoderina simplex* (Looss, 1899) Looss, 1902**

(Lámina IX, Fig. 43)

Sinónimos: *Distoma cygnoides* var. B de Bensley (1897); *Gorgodera simplex*: Looss (1899); *Phyllodistomum simplex*: Pande (1937); *Gorgoderina* (*Neogorgoderina*) *simplex*: Pereira y Cuocolo (1940); *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *simplex*: Pigulevsky (1953); *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex*: Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en material "voucher". Cuerpo fusiforme, extremos anterior y posterior redondeados, 5.45 de largo (Bensley, 1897), 7-8 de largo (Stafford, 1902), 6.58 de largo (LC); el ancho máximo se encuentra cerca de la mitad de la región posterior. Región preacetabular 1.0 de largo por 0.71 de ancho; proporción ancho/largo de la región preacetabular 71%. Región postacetabular 4.84 de largo por 1.36 de ancho máximo al nivel del testículo posterior; proporción ancho/largo de la región postacetabular 28.10%. Ancho al nivel del acetábulo 1.0. Proporción del largo de la región preacetabular/región postacetabular 20.66%; proporción ancho máximo/longitud corporal 20.67%. Ventosa oral subterminal, con papilas en la superficie, 0.465 de diámetro (Stafford, 1902), 0.45 de largo por 0.38 de ancho. Abertura oral ventro-terminal, se observan papilas en el borde superior y en ambos vértices. Esófago en línea recta, 0.38 de largo. Bifurcación cecal a 0.43 del extremo anterior del cuerpo (6.53% de la LC). Ciegos intestinales de paredes continuas y lisas y paralelos a la pared corporal en todo su recorrido, no se observa dónde finalizan debido a la gravidez del útero. Acetábulo de forma esférica, 0.62 de diámetro (Stafford, 1902), 0.61 de largo por 0.60 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.5-2; proporción ventosa oral/acetábulo 73.77%. Distancia entre ambas ventosas 0.67; proporción de la distancia entre ambas ventosas con respecto a la LC 10.18%. Poro genital a 1.0 del extremo anterior corporal. Testículos intercecales, situados en diagonal, ovals, compactos de bordes lisos; testículo anterior siempre del lado contrario al ovario a 2.1 (31.91% de la LC) del acetábulo, 0.45 de largo (6.84% de la LC) por 0.33 de ancho; testículo posterior siempre del mismo lado al ovario a 2.38 del acetábulo (36.17% de la LC), 0.43 de largo (6.53% de la LC) por 0.35 de ancho. Vesícula seminal sacular, su mitad posterior es dorsal a la porción anterior del acetábulo. Poro genital a la mitad de la distancia entre la bifurcación cecal y el acetábulo. Ovario reniforme u oval, sinistral en 17 de 23 ejemplares, a 1.48 del acetábulo (22.49% de la LC), 0.38 de largo (5.78% de la LC) por 0.29 de ancho. Glándulas vitelógenas intercecales, compactas, alargadas, lobuladas, a 0.98 del acetábulo (14.89% de la LC) y a 0.13 del ovario, espacio entre las vitelógenas 0.38; vitelógena derecha 0.43 de largo por 0.18 de ancho; vitelógena izquierda 0.44 de largo por 0.20 de ancho. Glándula de Mehlis y Canal de Laurer no observados. Útero distribuyéndose en toda la región postacetabular, cubriendo los órganos reproductivos, asas uterinas entre el acetábulo y las vitelógenas 4-5 en número, transversales, de calibre mayor al resto del útero. Huevos 0.065 de largo por 0.042 de ancho en ejemplares vivos, 0.37 de largo por 0.025 de ancho en ejemplares fijados (Stafford, 1902), 0.4 de largo por 0.28 de ancho. Vesícula excretora no observada.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo americanus - America del Norte: Walton (1946c); Fantham y Porter (1948) (Canadá).

Bufo fowleri – Estados Unidos: Brandt (1936) (Carolina del Norte); Brooks (1976) (Nebraska).

Bufo hemiophrys – Canadá: Bursey y Goldberg (1998) (Alberta).

Bufo woodhousii – Estados Unidos: (Nebraska; no publicado).

Rana blairi – Estados Unidos: Brooks (1976) (Nebraska); Goldberg *et al.* (2000) (Yuma, Colorado; Sarpy, Nebraska).

Rana catesbeiana - America del Norte: Bensley (1897) (como *Distoma cygnoides* var. B); Stafford, 1902 (Canadá); Cort (1912) (Ontario, Canadá); Pande (1937) (para *Phyllodistomum*); Najarian (1955) (Michigan); Brooks (1976) (Nebraska).

Rana clamitans - America del Norte: Bensley (1897) (como *Distoma cygnoides* var. B); Bouchard (1951) (Maine); Najarian (1955) (Michigan); Williams y Taft (1980) (Red Cedar River, Barron CO, Wisconsin).

Rana pipiens - America del Norte: Bensley (1897) (como *Distoma cygnoides* var. B); Ulmer (1970) (Iowa); Brooks (1976) (Nebraska).

Rana septentrionalis – Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Material tipo: Holotipo no disponible para su revisión.

Material revisado: NBM 784, 788, 789, 790, 2 no catalogadas; USNPC 51645 (Cort, 1912), 75453; HWML 20112, 20113, 20114, 20115, 20116, 20117, 20118, 20119, 20120.

***Gorgoderina sphincterostoma* Fischthal, 1977**

(Lámina X, Figs. 44, A-C)

Descripción tomada del trabajo original: cuerpo alargado, 2.96-3.02 de largo por 0.59-0.67 de ancho. Región preacetabular 0.28-0.40 de largo; región postacetabular 2.08-2.13 de largo. Relación largo región preacetabular/región postacetabular 1: 5.1-1: 7.5. Ventosa oral subterminal, 0.27-0.32 de largo por 0.27-0.30 de ancho, esfínter distintivo en su extremo anterior, banda de músculo circular interna, lateral, anterior y posterolateral. Acetábulo grande, proyectándose por fuera de la superficie del cuerpo longitudinalmente alargado con una apertura longitudinal, 0.47-0.58 de largo por 0.44-0.59 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo largo 1: 1.46-2.13, ancho 1: 1.62-1.93. Esófago corto, 0.13 de largo. Bifurcación cecal justo preacetabular en un ejemplar y dorsal a la parte anterior del acetábulo en los demás ejemplares. Ciegos intestinales extendiéndose a 0.10-0.18 del extremo posterior corporal. Testículos en tandem o ligeramente en diagonal, contiguos, contorno liso a ligeramente ondulado, longitudinalmente alargados; testículo anterior 0.42-0.55 de largo por 0.21-0.37 de ancho; testículo posterior 0.50-0.67 de largo por 0.24-0.30 de ancho, espacio posttesticular 0.58-1.06. Vesícula seminal sacular totalmente dorsal al acetábulo 0.11-0.20 de largo

por 0.13-0.19 de ancho. Poro genital medio, justo preacetabular. Ovario oval, compacto de contorno liso, medio ventral, solapándose en la mitad de su volumen al testículo anterior, 0.20-0.28 de largo por 0.24-0.32 de ancho. Glándulas vitelógenas globulares a alargadas, ambas lisas o ambas con una muesca media, cercana una de la otra, solapándose dorsalmente a la parte anterior del ovario; vitelógena derecha 0.11-0.21 de largo por 0.10-0.15 de ancho; vitelógena izquierda 0.18-0.24 de largo por 0.09-0.11 de ancho. Útero llenando todo la región postacetabular. Huevos numerosos, amarillos en la parte proximal del útero, café amarillentos en la parte distal, 0.031-0.037 (0.034) de largo por 0.02-0.022 (0.022) de ancho, huevos en la parte distal del útero conteniendo un miracidio totalmente desarrollado. Vesícula excretora no observada, poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: recto.

Huésped y distribución geográfica:

Phrynobatrachus sp. – Zaire: Fischthal (1977) (Reserve forestière de Kosonguere, Benin).

Material tipo: Holotipos y paratipos: depositados en Helminthological Collection of the Musée Royal de l'Afrique Centrale 34.648. No disponibles para su revisión.

***Gorgoderina symmetriorchis* Dwivedi, 1968**

(Lámina X, Fig. 45)

Descripción tomada del trabajo original: cuerpo alargado, oval, de extremos redondeados, 2.81-3.39 de largo por 0.82-0.98. Ventosa oral circular, terminal, 0.48-0.53 en diámetro. Acetábulo a 1.42-1.56 del extremo anterior; 0.72-0.87 de largo por 0.53-0.65 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.6. Esófago 0.53-0.65 de largo por 0.10-0.12 de ancho; glándulas esofágicas ausentes. Testículos ovales, simétricos uno junto al otro, intercecales o parcialmente solapados con los ciegos intestinales sobre sus márgenes externos, postecuatoriales, voluminosos, de superficie y contorno lisos; testículo izquierdo 0.79-0.89 de largo por 0.37-0.39 de ancho; testículo derecho 0.77-0.88 de largo por 0.33-0.42 de ancho. Espacio intertesticular 0.01-0.02. Vesícula seminal en forma de S, situada entre la bifurcación cecal y el acetábulo, paralela a la longitud corporal; 0.79-0.84 de largo por 0.09-0.11 de ancho. Poro genital a 0.33-0.37 del margen anterior del acetábulo, medio posterior al nivel de la bifurcación cecal. Ovario oval, compacto de contorno liso, dextral, solapado dorsalmente al ciego intestinal derecho; 0.29-0.34 de largo por 0.16-0.18 de ancho. Glándulas vitelógenas esféricas, compactas de contorno liso, intercecales inmediatamente posteriores al acetábulo; 0.21-0.23 en diámetro. Útero ocupando solo la región postesticular tanto intercecal como extracecalmente, el útero asciende en medio de ambos testículos en un asa longitudinal, pasando en medio de las glándulas vitelógenas se dirige al poro genital. Huevos 0.040-

0.041 de largo por 0.024-0.026 de ancho, huevos distales embrionados. Vesícula excretora en forma de Y, de tallo largo, mediano, delgado, sigmoidal, pasa en medio de los dos testículos, se bifurca en dos conductos cortos al nivel del margen anterior de los testículos. Poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rana limnocharis – India: Dwivedi (1968).

Material tipo: Lugar de depósito no citado en la descripción original.

***Gorgoderina tanigawaensis* Uchida e Itagaki, 1974**

(Lámina X, Figs. 46, A y B)

Redescripción basada en la descripción original y en dos ejemplares del material tipo. Datos del holotipo citados entre paréntesis. Cuerpo alargado o elipsoidal, robusto; 6.5-8.5 (6.82) de largo por 2.0-2.25 de ancho. Región preacetabular 1.53 de largo por 0.99 de ancho al nivel de labifurcación intestinal; proporción ancho/largo de la región preacetabular 64.71; ancho al nivel del acetábulo 1.45, proporción ancho al nivel del acetábulo/ancho acetabular 172.62. Región postacetabular 4.37 de largo por 2.05 de ancho al nivel del testículo anterior; proporción ancho/largo región postesticular 46.91. Proporción largo región preacetabular/región postacetabular 35.01. Proporción ancho máximo/longitud corporal 30.06. Ventosa oral subterminal y globular, 0.73-0.75 (0.66) de largo por 0.73-0.77 (0.69) de ancho. Acetábulo situado en la unión del primero y segundo cuartos anteriores, 0.95-1.0 (0.84) de diámetro. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.3. Distancia entre ambas ventosas 0.9. Esófago curvo, 0.13 (0.39) de longitud. Bifurcación intestinal situada justo anteriormente al acetábulo, a 0.85 del extremo anterior del cuerpo. Ciegos intestinales de contorno liso, siendo más anchos en su extremo posterior, paralelos a las paredes laterales del cuerpo en todo su recorrido, finalizan a 0.6 y 0.42, ciego derecho y ciego izquierdo respectivamente, del extremo posterior corporal. Testículos oblongos e irregularmente lobulados, intercecales, en diagonal, a 0.3 del extremo posterior de los ciegos; testículo derecho (a 1.04 del acetábulo), 1.68 (1.26) de largo por 0.47 (0.66) de ancho; testículo posterior (a 2.3 del acetábulo), 1.73 (1.26) de largo por 0.75 (0.66) de ancho. Vesícula seminal irregular en forma, alargada al eje corporal, tiende a ser sinistral, a 1.23 del extremo anterior del cuerpo; 0.55 (0.24) de largo por 0.35 (0.42) de ancho. Poro genital abre en la línea media corporal, posterior a la bifurcación intestinal y a 1.08 del extremo anterior corporal. Ovario compacto, bilobulado o trilobulado, lóbulos solo en el lado externo, tiende a ser sinistral, solapándose ventralmente al ciego intestinal izquierdo solo en su porción más externa; (0.6 de largo por 0.33 de ancho). (Distancia entre el acetábulo y el ovario 0.8). Glándulas vitelógenas

compactas elipsoidales o bilobuladas a 0.54 del borde posterior del acetábulo, intercecales, coincidiendo sus niveles posteriores con el nivel anterior del ovario, pero sin solaparse físicamente; vitelógena derecha 0.20 (0.25) de largo por 0.15 (0.31) de ancho; vitelógena izquierda 0.30 (0.24) de largo por 0.15 (0.36) de ancho. Distancia entre ambas vitelógenas 0.2. Útero distribuyéndose con asas laxas y de calibre pequeño solo entre el espacio disponible entre los órganos reproductivos, mayormente en los campos extracecales, forma asas longitudinales extracecales que llegan a la mitad de la distancia entre las glándulas vitelógenas y el acetábulo, asciende intercecalmente por la línea media corporal en asas transversales de calibre mayor, hasta llegar al poro genital. Huevos ovals 0.029-0.03 (0.03) de largo por 0.019-0.02 de ancho. Vesícula excretora no observada, poro excretor en el extremo posterior del cuerpo.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo bufo japonicus – Japón: Uchida e Itagaki (1974) (Tanigawa, Gumma).

Material tipo: holotipo: MPM 19090.

Material revisado: MPM 19090 (holotipo y un ejemplar paratipo en la misma preparación).

***Gorgoderina tanneri* Olsen, 1937**

(Lámina XI, Figs. 47, A-F)

Sinónimos: *Phyllodistomum tanneri*: Kaw (1950); *Gorgoderina (Gorgoderina) tanneri*: Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en el material tipo: cuerpo subcilíndrico, 2.07-7.67 (5.25) de largo por 0.46 de ancho. Holotipo 7.70 por 0.52. Relación largo-ancho 1:6-1: 14.5 (1: 11.37). Ventosa oral terminal, 0.207-0.34 (0.27) de largo por 0.20-0.31 (0.26) de ancho. Acetábulo en el cuarto anterior corporal, 0.45-0.80 (0.62) en diámetro. Relación ventosa oral-acetábulo 1: 2.25. Esófago 0.51 de largo por 0.15 de ancho, no presenta glándulas esofágicas. Ciegos intestinales finalizan hasta poco antes del extremo posterior del cuerpo. Testículos en tandem, intercecales, en la mitad posterior corporal; testículo anterior 0.47 de largo por 0.27 de ancho; testículo posterior 0.56 de largo por 0.24 de ancho. Conductos eferentes no apreciados, conducto deferente se une a la vesícula seminal sobre el lado medio posterior entre los extremos dorsal y ventral. Vesícula seminal sacular, alargada dorsoventralmente. Poro genital ventral, sagital, postbifurcal. Ovario lobulado, posterior a las glándulas vitelógenas, 0.28 de largo por 0.23 de ancho. Oviducto inicia en la superficie dorsal del ovario. Canal de Laurer formándose cerca del final del primer tercio del oviducto, extendiéndose a la derecha; glándula de Mehlis en la unión de las glándulas vitelógenas y el ootipo. Útero distribuyéndose en toda el área de la región postacetabular, sin cubrir los órganos

reproductivos; anteriormente al ovario, el útero asciende incrementando su diámetro, formando de seis a ocho asas para finalizar en el metratermo corto y angosto. Vitelógenas lobuladas, de cuatro a seis -raramente tres- lóbulos dorsales; generalmente una glándula, usualmente la derecha, posee uno o más lóbulos que la otra. Huevos 0.027-0.030 (0.03) de largo y 0.0195-0.0234 (0.0222) de ancho. Glándula excretora en forma de Y, con brazos cortos y tallo largo, bifurcándose ventralmente al testículo anterior.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rana clamitans - Estados Unidos: Odlaug (1954) (Ohio).

Rana pretiosa (huésped tipo) - Estados Unidos: Olsen (1937) (Utah).

Rana pretiosa pretiosa - Estados Unidos: Turner (1958) (Wyoming).

Material tipo: USNPC 9044 (2) (sintipos).

Material revisado: USNPC 9044.

***Gorgoderina tenua* Rankin, 1937**

(Lámina XI, Fig. 48)

Sinónimos: *Phyllodistomum tenua*: Goodchild (1943); *Gorgoderina (Gorgorimma) tenua*: Pigulevsky (1953); Dollfus (1958); *Gorgoderina (Gorgoderina) tenua*: Fernandes (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en un ejemplar paratipo. Longitud 3.06-3.32, anchura 0.79-0.85. Relación del ancho/largo corporales 1:3.8. Región preacetabular 0.73 de largo por 0.53 de ancho; región postacetabular 2.22 de largo por 0.79 de ancho. Tegumento con estriaciones finas transversales. Cicatriz del estilete en protuberancia con una papila a cada lado, flanqueándola. Ventosa oral terminal, 0.40-0.42 de diámetro longitudinal, 0.37-0.39 de diámetro transversal. Acetábulo inmerso en el cuerpo localizado entre el primero y segundo tercio corporales, a 0.34 del borde posterior de la ventosa oral, 0.51-0.57 de diámetro longitudinal por 0.53-0.54 de diámetro transversal con seis papilas muy evidentes en el borde externo. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.3. Abertura oral terminal, no presenta papilas en el labio dorsal. Esófago cubierto por glándulas esofágicas, 0.04-0.08 de largo. Ciegos intestinales lobulados, siendo más largo el ciego izquierdo. Testículos situados oblicuamente en la unión del segundo y tercer tercio corporales, de contorno irregular; testículo anterior dextral inmediatamente posterior al testículo anterior, promedia 0.25 de largo por 0.24 de ancho; testículo posterior sinistral, promedia 0.38 de largo por 0.20 de ancho. Distancia entre el borde posterior del testículo posterior y el extremo posterior del cuerpo 0.88. Unión de los conductos eferentes inmediata y anteriormente a las glándulas vitelógenas. Vesícula seminal globosa, situada transversalmente a la longitud del cuerpo,

se comunica al conducto eyaculador que finaliza en el atrio genital común. Poro genital en la línea sagital del cuerpo, entre la bifurcación cecal y el acetábulo. Ovario sinistral, en el ecuador del cuerpo, a 0.08 del borde posterior del acetábulo, su borde anterior toca el borde posterior de la vitelógena izquierda; esférico o piriforme, promedia 0.26 de largo por 0.23 de ancho. Glándulas vitelógenas inmediatamente posteriores al acetábulo; glándula vitelógena izquierda generalmente dorsal al ovario, una o ambas glándulas vitelógenas pueden estar lobuladas, con nunca más de cuatro lóbulos superficiales, conductos vitelinos unidos en la línea media corporal justo anteriormente al ovario. Útero cubriendo toda la región postacetabular, asciende en asas transversales muy largas casi del ancho del cuerpo por el lado izquierdo del cuerpo hasta el poro genital. Huevos ovoides, promedian 0.0294 de largo por 0.018 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria

Huéspedes y distribución:

Eurycea longicauda guttolineata - Estados Unidos: Rankin (1937a, 1937b) (Carolina del Norte); Goodchild (1943) (transferida a *Phyllodistomum*).

Material tipo: USNPC 8976.

Material revisado: USNPC 8976 (paratipo).

***Gorgoderina translucida* (Stafford, 1902) Stafford, 1905**

(Lámina XI, Fig. 49)

Sinónimos: *Gorgoderina translucida*: Stafford (1902); *Phyllodistomum translucida*: Pande (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) translucida*: Pigulevsky (1953); Pereira y Cuocolo (1940); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la descripción original y en en dos ejemplares. Cuerpo fusiforme, extremo anterior redondeado y extremo posterior en punta, 4.16-9.45 de largo por 1.55-1.2 de ancho, el ancho máximo corporal se encuentra al nivel del testículo anterior. Región preacetabular 1-3.74 de largo por 0.452-2.44 de ancho; relación ancho/largo de la región preacetabular 1: 4.5-6.5. Región postacetabular 2.42-19.0 de largo por 0.9-5.43 de ancho al nivel del testículo anterior; relación ancho/largo de la región postacetabular 1:2.85-3.71. Relación largo de la región preacetabular/postacetabular 1:1.96-4.13. Ancho corporal al nivel del acetábulo 0.97-3.6. Ventosa oral subterminal, 0.37-0.46 de largo por 0.31-0.42 de ancho. Acetábulo a 0.62-1.03 del borde posterior de la ventosa oral, 0.73-0.74 de diámetro longitudinal por 0.73-0.88 de diámetro transversal. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.5-1.75. Bifurcación cecal a 1.95-2.0 del extremo anterior corporal. Los órganos reproductores son transparentes aún teñidos, se sitúan intercecalmente en el tercio medio corporal. Testículos más largos que anchos, de contorno

lobulado; testículo anterior inmediatamente posterior al ovario pero del lado contrario de dónde éste se sitúa, a 4.22 del borde posterior del acetábulo, 2.92 de largo por 1.00 de ancho; testículo posterior del mismo lado que el ovario, a 6.98 del borde posterior del acetábulo, 4.1 de largo por 1.00 de ancho. Vesícula seminal sacular, dorsal por la mitad de su volumen a la parte anterior del acetábulo, 0.12 de largo por 0.13 de ancho. Poro genital a 0.82-3.0 del extremo anterior corporal. Ovario sinistral o dextral, su lado externo toca al ciego intestinal izquierdo o derecho, es oblongo, compacto y de contorno ligeramente lobulado, distancia del borde posterior del acetábulo a la ventosa oral 0.38-2.7; 0.13-1.62 de largo por 0.25-0.8 de ancho. Útero distribuido mayormente en los campos laterales extracecales, siendo muy laxo intercecalmente, el asa ascendente aumenta su calibre en medida que se acerca al poro genital. Glándulas vitelógenas lobuladas, generalmente dos o tres lóbulos muy pronunciados, pero pueden encontrarse las variantes de ambas glándulas con tres lóbulos o ambas glándulas de contorno altamente irregular, distancia entre el borde posterior del acetábulo a las glándulas vitelógenas 0.31-0.95. Huevos 0.027-0.04 de largo por 0.017-0.028 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bufo americanus - Estados Unidos: Walton (1946); Bouchard (1951) (Maine).

Bufo boreas - Estados Unidos: Waitz (1961) (Idaho).

Bufo fowleri - Estados Unidos: Brand (1936) (Carolina del Norte).

Bufo terrestris terrestris - Canadá: Stafford (1902); Pande (1937) (a *Phyllodistomum*).

Nothophthalmus viridescens - Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Rana pipiens - Canadá: Stafford (1902). Estados Unidos: Brooks (1976) (Nebraska).

Rana pretiosa - Estados Unidos: Waitz, 1961 (Idaho).

Rana pretiosa x *Rana sylvatica* - Estados Unidos: Waitz (1961) (Idaho).

Rana septentrionalis - Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Rana sylvatica - Estados Unidos: Bouchard (1951) (Maine).

Material tipo: No disponible para su revisión. Colección y números de catálogo no citados en la descripción original.

Material revisado: DRB (1 ejemplar recobrado de *Rana pipiens*); HWML 20111 ("voucher").

***Gorgoderina valdiviensis* Puga, 1979**

(Lámina XI, Fig. 50)

Redescripción basada en la descripción original: cuerpo alargado, fusiforme, con el extremo posterior más angosto que el anterior, 4.63-9.86 (6.2) de largo por 0.53-1.17 (0.7) de ancho.

Ventosa oral terminal, 0.26-0.46 (0.3) de largo por 0.25-0.48 (0.3) de ancho. Esófago corto, 0.21-0.42 (0.2) de largo. Bifurcación cecal a nivel de la vesícula seminal. Acetábulo en la porción media del tercio anterior corporal, 0.45-0.76 (0.5) de largo por 0.42-0.75 (0.5) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.75. Testículos alargados de contorno irregular, intercecales, en tandem; testículo anterior circular, situado en el tercio medio corporal, inmediatamente posterior al ovario, 0.42-0.83 (0.6) de largo por 0.25-0.74 (0.3) de ancho; testículo posterior oval, situado en el tercio posterior corporal, 0.42-1.24 (0.6) de largo por 0.21-0.61 (0.3) de ancho. Vesícula seminal globosa, 0.08-0.26 (0.19) de largo por 0.1-0.26 (0.1) de ancho. Poro genital a la mitad de la distancia que separa ambas ventosas. Ovario triangular, compacto de bordes lisos, 0.35-0.63 (0.4) de diámetro en sus vértices. Glándulas vitelógenas ovals, compactas, de bordes lisos; vitelógena derecha 0.16-0.62 (0.2) de largo por 0.14-0.21 (0.1) de ancho; vitelógena izquierda 0.15-0.37 (0.2) de largo por 0.09-0.18 (0.1) de ancho. Glándulas vitelógenas, ovario y testículo anterior a gran distancia del acetábulo. Útero totalmente grávido, cubre por completo la región corporal posterior al ovario, su extremo proximal llega al poro genital anteriormente al ovario. Huevos 0.03 de largo por 0.02 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huésped y distribución geográfica:

Caudiververa caudiververa – Chile: Puga (1979, 1982).

Material tipo: Instituto de Parasitología, Facultad de Medicina, Universidad Austral de Chile IPUA-00100 (holotipo); IPUA-00101, 00115 (paratipos). Material no disponible para su revisión.

***Gorgoderina vitelliloba* (Olsen, 1876) Looss, 1902**

(Lámina XI, Fig. 51)

Sinónimos: *Distoma vitelliloba*: Olsson (1876); *Distoma (Dicrocoelium) vitelliloba*: Stossich (1889); *Gorgoderina vitelliloba*: Ssinitzin (1906); *Phyllodistomum vitelliloba*: Pande, (1937); *Gorgoderina (Gorgoderina) vitelliloba*: Pereira y Cuocolo (1940); Pigulevsky (1953); Fernandes (1958); Dollfus (1958).

Redescripción basada en la revisión de seis individuos. Cuerpo fusiforme, robusto, ambos extremos corporales redondeados; longitud corporal 4.10-8.04 (6.42). Región preacetabular 0.80-1.31 (0.98) de largo, 0.48-1.02 (0.74) de ancho al nivel de la bifurcación cecal. Región postacetabular 2.80-5.88 (4.80) de largo, 0.57-1.60 (1.13) de ancho al nivel del testículo anterior; ancho corporal al nivel del acetábulo 0.71-1.60 (1.12). Ventosa oral subterminal, globosa, 0.30-0.64 (0.44) de largo, 0.31-0.57 (0.42) de ancho. Esófago 0.14-0.65 (0.31) de largo. Bifurcación cecal a 0.43-0.78 (0.58) del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales anchos en toda su extensión, pegados a las paredes laterales del cuerpo en la región ecuatorial, tienden a la línea sagital del cuerpo al final de su

recorrido, finalizan a 0.16-0.52 (0.36) el ciego derecho y 0.17-0.80 (0.46) el ciego izquierdo del extremo posterior del cuerpo y a 1.72-2.94 (2.30) del extremo posterior del testículo posterior. Acetábulo a 0.31-0.74 (0.55) del borde posterior de la ventosa oral; 0.48-0.86 (0.63) de largo, 0.48-0.77 (0.62) de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.33-1.62 (1.48). Testículos compactos, de bordes ligeramente lobulados, intercecales. Testículo anterior solapándose dorsalmente a la porción anterior del ovario o a 0.22 (0.11) de él; 0.30-1.35 (0.67) de largo, 0.25- 0.45 (0.33) de ancho. Testículo posterior a 0.03-0.62 (0.22) del testículo anterior; 0.51-1.28 (0.76) de largo, 0.31-0.46 (0.36) de ancho. Conductos deferentes y conducto eferente no observados debido a la gravidez del útero. Vesícula seminal globosa, justo anterior al acetábulo; 0.12-0.14 (0.13) de largo, 0.14-0.23 (0.19) de ancho. Poro genital a 0.65-0.90 (0.76) del extremo anterior del cuerpo sobre la línea sagital. Ovario oval, compacto, de bordes lisos, dextral, a 0.58-1.43 (1.03) del acetábulo; 0.30-0.68 (0.43) de largo, 0.25-0.35 (0.30) de ancho. Glándulas vitelógenas arriñonadas, compactas, de bordes lisos, a 0.33-1.08 (0.71) del acetábulo; vitelógena derecha solapada o muy cercana a la porción posterior del ovario, 0.20-0.23 (0.22) de largo, 0.10-0.20 (0.15) de ancho; vitelógena izquierda 0.20-0.23 (0.22) de largo, 0.11-0.14 (0.13) de ancho; distancia entre ambas glándulas 0.06-0.46 (0.22). Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Útero ocupando toda la región postacetabular, tres asas uterinas transversales entre las vitelógenas y el acetábulo. Huevos 0.031-0.035 de largo por 0.018-0.0217 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Bombina bombina – USSR: Shadin (1921) (Murom); Bychowsky (1932) (Ucrania); Golikova (1960) (región de Kalingrado = Königsbera, Este de Prussia). Polonia: Sandner (1949); Szulc (1962). Rumania: Capuse y Dancau (1957). Checoslovaquia: Vojtková (1961); Vojtková *et al.* (1963); Volná-Nábelková (1964); Kozák (1971); Vojtková (1972); Kozák (1973); Vojtková (1974).

Bombina variegata – Francia: Joyeux y Baer (1953); Lees y Hristovski (1968) (los registros de Joyeux y Baer se refieren a *Gorgoderina alobata*). Checoslovaquia: Vojtková *et al.* (1963); Volná-Nábelková (1964); Vojtková (1972, 1974). Bulgaria: Bacvarov *et al.* (1975a).

Bufo bufo – USSR: Bychowsky (1932) (Ucrania). Inglaterra: Baylis (1939) (Hertfordshire); Elkan (1960). Latvia: Viksne (1959). Francia: Combes (1968) (Ciclo de vida, Pirineos). España: Soriano *et al.* (1996) (Sierra de Gredos, Avila).

Bufo bufo gredosicola – España: Combes y Knoepffler (1966) (Sierra de Gredos).

Bufo viridis – India: Fotedar (1969) (Kashmir).

Hyla arborea – Checoslovaquia: Vojtková (1974); Hoole y Mitchell (1984) (ciclo biológico).

Rana arvalis – USSR: Bychowsky (1933) (Ucrania); Danilovskii y Okorokov (1962) (región de Chelyabinsk). Polonia: Grabda-Kazubska (1972). Checoslovaquia: Vojtková (1972, 1974); Prokopic y Krivanec (1975). Dinamarca: Frandsen (1974).

Rana arvalis issaitschikovi – USSR: Issaitschikov (1923, 1926, 1933) (Archangelsk; Ártico de Rusia).

Rana cyanophlyctis – India: Fotedar (1969) (Kashmir).

Rana dalmatina – Bulgaria: Bozkov (1965).

Rana esculenta – Italia: Sonsino (1893) (Pisa Mus.). Polonia: Ssinitzin (1907) (cercaria); Sandner (1949). Alemania: Lühe (1909); Bittner y Sprehn (1928); Odening (1955). USSR: Shadin (1921) (Murom); Issaitschikov (1926) (Cuenca del Río Don); Issaitschikov y Zakharov (1929) (Cuenca del Río Don); Issaitschikov (1933) (Ártico ruso); Layman (1933) (área del mar Lúhite); Mazurmovich (1951) (Ucrania); Sevcenko (1966) (región de Kharkov). Checoslovaquia: Freund (1934); Volná-Náberková (1964); Kozák (1968, 1973); Prokopic y Krivanec (1975). Francia: Joyeux y Baer (1948); Dollfus (1963). Dinamarca: Frandsen (1974).

Rana iberica – España: Combes y Knoepffler (1966) (sierra de Gredos).

Rana macrocnemis – USSR: Dinnik (1926) (Gwileti, Georgian SSR); Popov (1957) (sureste de Rusia); Kalabekov (1973, 1976) (Caucaso central); Kalabekov y Bigulov (1983) (Georgia); Yildirimhan *et al.* (1997) (Turquía).

Rana perezi – España: Lluch *et al.* (1985) (Valencia); Jiménez *et al.* (2001) (Provincia de Avila); Galeano *et al.* (1996) (Sistema Ibérico, Norte de España).

Rana ridibunda – USSR: Issaitschikov (1923) (Moscú); (1926) (región de Moscú); Vlasenko (1930) (Kharkov); Beliaeva *et al.* (1937) (Tashkent); Dubinina (1950) (Volga delta); Mazurmovich (1951) (región de Kiev); Popov (1957) (sureste de Rusia); Sevcenko (1966) (Kharkov); Soboleva (1975) (Kazakstan); Tokobaev y Dunganova (1975) (Kirghizia). Bulgaria: Bozkov (1957, 1965, 1967); Bacvarov *et al.* (1975b). Iraq: Asan y Sulaimaniya, Prudhoe y Bray (1982). Rumania: Capuse y Dancau (1957). Polonia: Grabda-Kazubska (1972). Morocco: Dollfus (1958). Turquía: Yildirimhan *et al.* (1996).

Rana ridibunda perezi – España: Combes y Knoepffler (1966) (Sierra de Gredos).

Rana temporaria – Suecia: Olsson (1876) (Osterslund). Polonia: Ssinitzin (1907) (cercaria); Szulc (1962); Grabda y Kazubska (1972). Alemania: Lühe (1909); Bittner y Sprehn (1928). USSR: Bychowsky (1933); Kotová (1937) (Río Klyazma); Markov y Rogoza (1949); Mazurmovich (1951) (Ucrania); Markov y Rogoza (1953a, 1953b, 1955)

(región de Leningrado); Ginetsinskaya y Golubeva (1991). Checoslovaquia: Freund (1934); Vojtková *et al.* (1963); Vojtková (1972, 1974); Prokopic y Krivanec (1975). Gran Bretaña: Walker (1937) (Wales); Lees (1953) (metacercaria en renacuajos); Lees y Bass (1960); Lees (1962) (Yorkshire); Lees y Mitchell (1964) (ciclo de vida experimental); Mitchell (1966, 1973) (migración, desarrollo y alimentación en ranas); Mitchell y Mason (1975) (metacercaria en renacuajos). Rumania: Capuse y Dancau (1957). Francia: Combes (1964) (Pireneos); (1968) (Pireneos; ciclo de vida; metacercaria en renacuajos, adultos en ranas); Combes *et al.* (1972) (estabilidad en los pireneos); Combes y Triquell (1972) (Pirineos; miracidio). Bulgaria: Stoikova (1971). Bélgica: Bray, R. A. (Prudhoe y Bray, 1982)

Huésped ¿? – Polonia: Ssinitzin, 1905 (Warsaw; ciclo de vida).

Material tipo: No disponible para su revisión.

Material revisado: MNHN BD36, 89 BD38; NHM 1976.4.9.18-22, 1984.10.9.16, 1983.6.9.3, 1975.9.16.113-114, 1937.6.8.151, 1933.7.19.22, 1946.5.8.182; HWML 34301.

***Gorgoderina zigzagorchis* Chin, 1963**

(Lámina XI, Fig. 52)

Sinónimos: *Gorgoderina* (*Neogorgoderina*) *zigzagorchis*: Chin (1963).

Redescripción basada en la descripción original y en la revisión del ejemplar holotipo. Cuerpo fusiforme, robusto, 3.30 de largo por 0.61 de ancho al nivel acetábulo. Región preacetabular 0.88 de largo por 0.61 de ancho al nivel de la bifurcación cecal. Proporción del ancho con respecto del largo de la región preacetabular 69.32%. Región postacetabular 1.80 de largo por 0.57 de ancho al nivel del testículo anterior. Proporción del ancho con respecto del largo de la región postacetabular 31.67%. Proporción del largo de la región preacetabular con respecto del largo de la región postacetabular 48.89%. Proporción del ancho máximo corporal con respecto a la longitud corporal 17.27%. Ventosa oral subterminal, globosa, 0.39 de largo por 0.40 de ancho. Esófago 0.11 de ancho. Bifurcación cecal a 0.50 del extremo anterior corporal. Ciegos intestinales paralelos a las paredes laterales del cuerpo en todo su recorrido, finalizan a 0.43 del extremo posterior del cuerpo y a 1.80 del testículo posterior. Acetábulo a 0.12 de la ventosa oral, 0.63 de largo por 0.55 de ancho. Relación ventosa oral/acetábulo 1: 1.38-1: 1.62. Testículos situados diagonalmente, intercecales, alargados, compactos de bordes lisos, presentan varias curvaturas en forma de zigzag; testículo anterior a 0.25 del acetábulo; 0.60 de largo por 0.16 de ancho; testículo posterior a 1.58 del acetábulo; 0.90 de largo por 0.13 de ancho. Espacio intertesticular 0.01. Conductos eferentes y deferente no observados. Vesícula seminal bipartita, 0.18 de largo por 0.26 de ancho. Poro genital

sobre la línea media sagital a 1.17 del extremo anterior del cuerpo. Ovario compacto de bordes lisos, largo, curvo con el vértice hacia el interior del cuerpo, dextral, sus bordes anterior y posterior son ventrales al ciego intestinal derecho, a 0.11 del acetábulo; 0.24 de largo por 0.19 de ancho. Glándulas vitelógenas de bordes irregulares, a 0.09 del acetábulo o inmediatamente posteriores a él; vitelógena derecha 0.17 de largo por 0.08 de ancho; vitelógena izquierda 0.12 de largo por 0.15 de ancho. Distancia entre ambas vitelógenas 0.07. Glándula de Mehlis y canal de Laurer no observados. Útero ocupando toda la región postacetbular, cubriendo a los órganos reproductivos. Huevos 0.025-0.03 de largo por 0.016-0.019 de ancho.

Hábitat: vejiga urinaria.

Huéspedes y distribución:

Rana spinosa – China: Chin (1963) (Kweiyang).

Material tipo: NHM 1997.7.31.1.

Material revisado: NHM 1997.7.31.1 (holotipo).

Especies *inquerendae*

G. almorai (Pande, 1937) Prudhoe y Bray, 1982

G. carangis (MacCallum, 1913) Yamaguti, 1971

G. chauhani Prasad y Prasad, 1990

G. chilensis Dioni, 1947

G. indica Gupta y Jehan, 1971

G. pigulevskyi Fernandes, 1958

G. olssoni Sandner, 1949

G. skarvilovitschi Pigulevsky, 1953

G. skrjabini Pigulevsky, 1953

G. stricta (Oshmarin, 1965) Yamaguti, 1975

P. duncani Brooks, 1977

Discusión

El presente estudio morfológico está constituido por 47 descripciones taxonómicas de las 59 especies de *Gorgoderina* propuestas hasta el momento (Mata-López *et al.*, 2005); de éstas, 30 son redescriptiones basadas en el material tipo y/o en material “voucher” y en las descripciones originales y/o redescriptiones y 19 son descripciones tomadas de los trabajos originales de cada una de las especies correspondientes; solo en pocos casos se anexó información proveniente de material biológico recién colectado.

En primer lugar, las especies *G. almorai* (Pande, 1937) Prudhoe y Bray, 1982, *G. chauhani* Prasad y Prasad, 1990, *G. indica* Gupta y Jehan, 1971, *G. olssoni* Sandner, 1949, *G. skarvilovitschi* Pigulevsky, 1953, *G. skrjabini* Pigulevsky, 1953 y *G. stricta* (Oshmarin, 1965) Yamaguti, 1975 son consideradas como *inquerendae* debido a que no se tuvo acceso al material tipo y tampoco a la literatura relacionada. *Gorgoderina chilensis*, también se considera en esta situación debido a que en la filogenia propuesta se relaciona más cercanamente con las especies de *Gorgoderina*. *Distomum carangis* fue descrita por McCallum (1913) como parásita de la vejiga urinaria de peces marinos (*Caranx* sp.) y posteriormente fue incluida dentro del género *Gorgoderina* por Yamaguti (1971); sin embargo, en el análisis filogenético de las especies del género ésta se situó fuera de *Gorgoderina*, estando más relacionada con las especies de *Phyllodistomum* y *Gorgoderina*, por lo que esta especie debe permanecer con su identidad original hasta que se realice un estudio taxonómico más detallado.

De las especies de *Gorgoderina* en sentido estricto, la mayoría se han registrado en solo en una ocasión (*G. frequentatum*, *G. loossi*, *G. tanigawaensis*, *G. kajika*, *G. zigzagorchis*, *G. guptai*, *G. darwini*, *G. beninensis*, *G. sphincterostoma*, *G. insularis*, *G. malaysiensis*, *G. megacetabularis*, *G. gracilis*, *G. ellipticum*, *G. shandrai*, *G. infundibulata*, *G. symmetriorchis*, *G. africana*, *G. tanneri*, *G. valdiviensis*, *G. megacysta*, *G. cedroi*, *G. pigulevskyi*, *G. carioca* y *G. capsensis*); siendo *G. vitelliloba*, *G. attenuata* y *G. parvicava* las especies que se encuentran más ampliamente distribuidas. Sin embargo, los registros de *G. attenuata* en México son ambiguos debido a que se han observado características morfológicas variables que han generado controversia. Por una parte, han resultado en la erección de una especie nueva, *G. skarvilovitschi* (Pigulevsky, 1953) y, por otro lado, autores como Pérez-Ponce de León *et al.* (2000) las consideran variaciones intraespecíficas. La redescipción de *G. attenuata* que se presenta en esta revisión está basada en la redescipción de Cort (1912) y en el material usado por este mismo autor, proveniente de *Rana catesbeiana* (especie tipo) de Rice Lake, localidad muy cercana a la localidad tipo (Toronto). En su trabajo, Cort cita que además del material de *R. catesbeiana*, revisó material de esta misma especie de gusano proveniente de *Rana pipiens*, observando que los gusanos provenientes de *R. catesbeiana* eran más pequeños y atenuados que los provenientes de *R. pipiens*, pero que en general eran muy similares, por lo que no tenía duda acerca de que ambos lotes pertenecieran a *G. attenuata*. Sin embargo, en la revisión que se realizó de material biológico asignado a esta especie de varias localidades en México se observaron las variaciones citadas por Pigulevsky (1953), habiéndose reconocido seis morfotipos (Capítulo IV, pag. 88); proponiendo la hipótesis de que posiblemente *G. attenuata* sea un complejo de especies, y no una especie ampliamente distribuida, basándonos además, en la información obtenida en el análisis molecular.

De *G. vitelliloba* y *G. parvicava* no se han realizado estudios de variación intraespecífica. *Gorgoderina translucida*, *G. simplex*, *G. festoni*, *G. alobata*, *G. rochalimai*, *G. aurora*, *G. megalorchis*, *G. multilobata*, *G. cryptorchis*, *G. diaster*, *G. orientalis* y *G. schistorchis* se han registrado en varias ocasiones en más de una especie de huésped. En general, el género no es característico de un grupo de anfibios en particular, ya que varias especies –como *G. translucida*, *G. alobata*, *G. festoni* y *G. diaster*– se han registrado en al menos 4 especies de anuros y 2 especies de caudatos. En cuanto al hábitat, de acuerdo a los registros de las especies el órgano preferencial de las especies de este género es la vejiga urinaria, pudiéndose encontrar formas inmaduras en los uréteres; los registros en intestino posterior son considerados migración *postmortem*.

Considerando los problemas taxonómicos de cada una de las especies de *Gorgoderina*, solo *G. attenuata*, *G. parvicava*, *G. permagna*, *G. diaster* y *G. pigulevskyi* han presentado problemas taxonómicos debidos principalmente al número mínimo de caracteres referidos en las descripciones originales. En la primera especie, el problema ha surgido por la gran variación en el material asignado a ella, citado ya anteriormente. *Gorgoderina permagna* y *G. diaster* fueron descritas por Lutz (1926) como parásitas de *Leptodactylus ocellatus* en Brasil y *Rana palmipes* en Venezuela, respectivamente, proporcionándose de ellas una descripción muy ambigua y no asignándose el ejemplar holotipo para ninguna de ellas. Travassos (1928) sinonimizó a *G. permagna* con *G. parvicava*; posteriormente, Baer (1934) sinonimizó a *G. permagna* con *G. diaster*; contrariamente, Bravo (1948) propuso a estas dos especies como *inquerendae*. Fernandes (1958) realizó una redescrición de *G. diaster* basándose en un solo ejemplar depositado en la Colección Helminológica del Instituto Oswaldo Cruz en Brasil (CHIOC) en la que incluyó solo datos merísticos. En la revisión que se realizó del material biológico de *G. permagna* y *G. diaster* depositado en el CHIOC, se observó que el material con número de catálogo CHIOC 25291-25300 determinado como *G. permagna* concuerda en fechas de colecta, localidad y huéspedes con los citados en el trabajo de Lutz (1926), por lo que al carecer de material tipo (holotipo y paratipos) asignado, se propone a esta serie como sintipos, eligiéndose al ejemplar con número de catálogo CHIOC 25299 como el lectotipo y a los ejemplares con número de catálogo CHIOC 25291-25298 y 25300 como paralectotipos. Una situación semejante es la que presenta *G. diaster*, en la cual tampoco se asignó el material tipo y en la que también se determinó que el material con número de catálogo CHIOC 17426, 25255 y 25256 concuerdan con los datos citados por Lutz (1926), por lo que se propone como serie sintipo al material con estos números de catálogo, eligiéndose al ejemplar CHIOC 17426 de *Rana palmipes* como el lectotipo y a los ejemplares CHIOC 25255 de *Hyla goughi* y CHIOC 25256 de *Pseudis paradoxa* como paralectotipos. En cuanto a *G. pigulevskyi*, esta especie fue descrita por Fernandes (1958) a partir de la descripción que Pigulevsky

(1953) hizo de *G. permagna* sin consultar el material biológico, debido a esta situación *G. pigulevskyi* es considerada como *inquerendae*.

Finalmente, las especies válidas para el género *Gorgoderina* son: *G. africana* Meskal, 1970; *G. alobata* Lees y Mitchell, 1966; *G. attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905; *G. aurora* Ingles, 1936; *G. beninensis* Bourgat, Dossou y Gasc, 1976; *G. bilobata* Rankin, 1937; *G. bombinae* Yu y Lee, 1983; *G. bufonis* (Frandsen, 1957) Yamaguti, 1971; *G. capsensis* Joyeux y Baer, 1934; *G. carioca* Fernandes, 1958; *G. carli* Baer, 1930; *G. cedroi* Travassos, 1924; *G. cryptorchis* Travassos, 1924; *G. darwini* Mañe-Garzón y González, 1978; *G. diaster* Lutz, 1926; *G. ellipticum* Dwivedi, 1968; *G. festoni* Mata-López y León-Régagnon, 2005; *G. frequentatum* (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982; *G. gracilis* Wongsawad, *et al.*, 1999; *G. guptai* Jahan, 1973; *G. infundibula* Dwivedi, 1968; *G. insularis* Richard, Chabaud y Brygoo, 1968; *G. intermedia* Holl, 1928; *G. kajika* (Ozaki, 1926) Ozaki, 1935; *G. loossi* (Kaw, 1950) Prudhoe y Bray, 1982; *G. malaysiensis* Fichtal y Kuntz, 1965; *G. megacetabularis* Mata-López, León-Régagnon y Brooks, 2005; *G. megacista* Mañe-Garzón y González, 1978; *G. megalorchis* Bravo, 1949; *G. multilobata* Ingles y Langston, 1933; *G. orientalis* Ström, 1940; *G. parvicava* Travassos, 1922; *G. permagna* Lutz, 1926; *G. rhyacosiredonis* (Bravo, 1943) Prudhoe y Bray, 1982; *G. rochalimai* Pereira y Cuocolo, 1940; *G. schistorchis* Steelman, 1938; *G. shandrai* (Bhalerao, 1937) Prudhoe y Bray, 1982; *G. simplex* (Looss, 1899) Looss, 1902; *G. sphincterostoma* Fischthal, 1977; *G. symmetriorchis* Dwivedi, 1968; *G. tanigawaensis* Uchida y Itagaki, 1974; *G. tanneri* Olsen, 1937; *G. tenua* Rankin, 1937; *G. translucida* (Stafford, 1902) Stafford, 1905; *G. valdiviensis* Puga, 1979; *G. vitelliloba* (Olsson, 1876) Ssinizin, 1905 Chin, 1963 y *G. zigzagorchis* Chin, 1963.

LITERATURA CITADA

- Andrews, K. D., R. L. Lampley, M. A. Gillman, D. T. Corey, S. R. Ballard, M. J. Blasczyk y W. G. Dyer. 1992. Helminths of *Rana catesbeiana* in Southern Illinois with a checklist of helminths in bullfrogs of North America. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, **85**: 147-172.
- Artigas, P. d. T. 1935. Sobre uma variedade de *Gorgoderina parvicava* observado no *Bufo marinus*. *Brasil Medica*, **49**: 42.
- Bacvarov, G. K., P. Petrov y B. Chochev. 1975a. To the question about helminthofauna of amphibious acaudate (Amphibia: Acaudata) of Plovdiv's district. *Nauchnye Trudy Plovdiv. Univ. Paisii Khil.*, **13**: 41-51.

- Bacvarov, G. K. P. Petrov y B. Chochev. 1975b. To the question about helminthofauna of amphibious ecaudate (Amphibia: Ecaudata) of Velingrad's district. Nauchni Trud. Plovdiv. Univ. Paisii Khil., **13**: 53-64.
- Baer J. G. 1930. Deux helminthes nouveaux, parasites de *Uraeotyphlus oxyurus* (Gray), Gymnophione de l'Inde méridionale. Revue Suisse de Zoologie, **37**: 43-52.
- Baylis, H. A. 1939. Further records of parasitic worms. Annals and Magazine of Natural History, **4**: 473-498.
- Beliaeva, K., P. Kovyilkova y Kobaidova. 1937. On the fauna of parasitic worms of *Rana ridibunda* (Pall.) in the neighborhood of Tashkent. Acta Universitatis Asiae Mediae, **32**: 3-7.
- Bensley R. R. 1897. Two forms of *Distomum cygnoides*. Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, **21**: 326-331.
- Bhalerao, G. D. 1937. Studies on the helminths of India. Trematoda IV. Journal of Helminthology, **15**: 97-124.
- Bittner, H. y C. E. W. Sprehn. 1928. Trematodes. Saugwürmer. Biol. Tiere Deutschl., **27**: 133.
- Bouchard, J. L. 1951. The platyhelminthes parasitizing some northern Maine Amphibia. Transactions of the American Microscopical Society, **70**: 245-250.
- Bourgat R., C. Dossou y C. Gasc. 1976. Trematodes d'amphibiens du sud Bénin. Description de *Gorgoderina benninensis* n. sp. Annales de l'Université d'Bénin, Togo, **2**: 63-68.
- Bozkov, D. 1957. Ueber die helminthenfauna der *Rana ridibunda* Pall. in der Umgebung von Sofia. Izvestiya Zoologische na Instituta Sofia, **6**: 491-518.
- Bozkov, D. 1965. Helminthen von lurchen in Thrakien. Faunia Trakiya, **2**: 157-182.
- Bozkov, D. 1967. Helminthen in schwazlosen Amphibien in Bezirk Burgas und im Strandza-Gebirge. Izvestiya Zoologische na Instituta Sofia, **24**: 24-37.
- Brandt, B. B. 1936. Parasites of certain North Carolina Salientia. Ecological Monographs, **6**: 491-532.
- Bravo, H., M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los "ajolotes" de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología, **14**: 141-159.
- Bravo, H., M. 1949. Descripción de dos especies de tremátodos parásitos de *Bufo marinus* L. Procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología, **19**: 153-161.
- Brooks, D. R. 1976a.
- Brooks, D. R. 1976b. Five species of platyhelminths from *Bufo marinus* L. (Anura: Bufonidae) in Colombia with descriptions of *Cretotrema lynchi* sp. n. (Digenea: Allocreadiidae) and

- Glythelmins robustus* sp. n. (Digenea: Macroderoididae). *Journal of Parasitology*, **62**: 429-433.
- Brooks D. R. y R. L. Buckner. 1976. Some platyhelminth parasites of sirens (Amphibia: Sirenidae) from North America. *Journal of Parasitology*, **62**: 906-909.
- Brooks, D. R. y C. A. MacDonald. 1986. A new species of *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Digenea: Gorgoderidae) in a neotropical catfish, with discussion of the generic relationships of the Gorgoderidae. *Canadian Journal of Zoology*, **64**: 1326-1330.
- Bychowsky, B. E. 1932. Die Amphibientrematoden aus der Umgegend von Kyjiw. *Zh. Bio.-zool. Tsyklu, Kiev*, 3: 23-38, *Zoological Anzeiger*, **102**: 44-58.
- Caballero y C., E. 1942. Tremátodos de las ranas de la Ciénaga de Lerma, Estado de México IV. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología*, **13**: 635-40.
- Caballero y C., E. 1946. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Trematoda II. Presencia de *Paragonimus* en reservorios naturales y descripción de un nuevo género. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología*, **17**: 137-165.
- Caballero y C., E., R. R. Brenes y O. Jiménez-Quiróz. 1957. Helminthos de la República de Costa Rica. Algunos tremátodos de animales domésticos y silvestres. *Revista de Biología Tropical*, **5**: 135-155.
- Caballero y C., E. y C. Díaz-Hungria. 1958. Intento de un catálogo de los tremátodos digéneos registrados en territorio venezolano. *Memorias de la Sociedad Científica Lasalle*, **18**: 19-36.
- Campbell, R. A. 1968. A comparative study of the parasites of certain Salienta from Pocahontas State Park, Virginia. *Virginia Journal of Science*, **19**: 13-20.
- Capuse, I. y D. Dancau. 1957. Contributii la studi ul helmintofaunei anurelor diu R. P. R. *Annales dell'Universita di 'C. I. Parhon'*, **16**: 141-151.
- Carroll, M. D. y J. E. Ubelaker. 1974. Fine morphology of the trematode surface by scanning electron microscopy. *Proceedings of the 3rd International Congress of Parasitology*, **1**: 422.
- Chin, T. H. 1963. Three new species of trematodes of the family Gorgoderidae from Kweiyang. *Acta Zoológica Sinica*, **15**: 397-402.
- Coggins J. R. y R. A. Sajdak. 1982. A survey of helminth parasites in the salamanders and certain anurans from Wisconsin. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **89**: 99-102.
- Combes, C. 1964. Trématodes parasites de *Rana temporaria* L. dans la Haute-Vallee de Carenca. *Vie et Milieu, sup.* **17**: 91-95.

- Combes, C. 1968. Biologie, ecologie des cycles et biogeographie de digènes et monogènes d'amphibiens dans l'Est des Pyrenees. *Memories of the Museum National d'Histoire Naturele*, **51**: 1-195.
- Combes, C. y L. R. Knoepffler. 1966. Sur quelques platyhelminthes d'amphibiens et de reptiles de la Sierra de Gredos. *Vie et Milieu*, **16C**: 487-495.
- Combes, C., N. Leger y B. Pesson. 1972. Variations dans le temps des populations d'helminthes parasites de *Rana temporaria* L. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, **46**: 685-698.
- Combes, C. y A. Triquell. 1972. A comparative study of miracidia of two genera of Gorgoderidae (Trematoda, Digenea). *Bulletin de la Societe Neuchateloise des Sciences Naturelles*, **95**: 113-120.
- Cort, W.W. 1912. North American frog bladder flukes. *Transactions of the American Microscopical Society*, **31**: 151-166.
- Crusz, H. y A. Santiapillai. 1982. Parasites of the relict fauna of Ceylon. VIII. Helminths from *Ichthyophis* spp. (Amphibia: Gymnophiona). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, **57**: 317-327.
- Cuocolo, R. 1942. Relatório helmintológico da excursão científica a Juquiá realizada pelo Departamento de Zoologia em Setembro e Outubro de 1940. *Archivos do Instituto de Biologia de São Paulo*, **13**: 305-326.
- Danilovskii, G. A. y V. I. Okorokov. 1962. Helminth fauna of Anura in the Chelyabinsk region. *Tez. Dokl. Mater. Nauch. Konf. Vses. Obshch. Gelmint.*, **1**: 52-53.
- Davis, D. A. y B. J. Bogitsch. 1971. *Gorgoderina attenuata*: cytochemical and biochemical observations on the digestive tract of digenetic trematodes. *Experimental Parasitology*, **29**: 320-329.
- Dinnik, I. A. 1926. Les helminthes parasites de *Rana macrocnemis* Blgr. Des environs de Gwileti (Route Militaire Georgienne): *Rab. Sev. Kavk. Hidrobiol. Sta. Gorsk. Sel'-Khoz. Inst.*, **1**: 46-53.
- Dioni, W. 1947. *Gorgoderina chilensis* n. sp., tremátodo de la vejiga urinaria del sapito vaquero *Rhinoderma darwini* D. B. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **2**: 1-11.
- Dobbin, J. E. 1957. Fauna Helmintológica de batráquios de Pernambuco, Brasil. I. Trematoda. *Separata dos Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco*, **15**: 29-61.

- Dollfus, R. P. 1958. Miscellanea Helminthologica Maroccana XXVIII. Sur deux espèces de Gorgoderidae (Trematoda Digenea) de la vessie de *Rana ridibunda* Pallas, au Maroc. Archives de l'Institut Pasteur du Maroc, **5**: 551-562.
- Dollfus, R. P. 1963. Trématodes Digenea adultes chez des Batraciens, Reptiles, Oiseaux. Annales de Parasitologie Humaine et Comparee, **38**: 29-61.
- Dubinina, M. N. 1950. Ecological investigation of the parasite fauna of *Rana ridibunda* Pallas in the Volga Delta. Parazitologicheskii Sbornik, **12**: 300-350.
- Dwivedi, M. P. 1967. Three new species of *Gorgoderina* Looss, 1902. Indian Journal of Helminthology, **19**: 132-140.
- Elkan, E. 1960. The common toad (*Bufo bufo* L.) in the laboratory. British Journal of Herpetology, **2**: 177-182.
- Fanthom, H. B. y A. Porter. 1948. The parasitic fauna of vertebrates in certain Canadian freshwaters, with some remarks on their ecology, structure and importance. Proceedings of the Helminthological Society of London, **117**: 609-649.
- Fahel, J. 1952. Fauna helmintológica das "guas" de Salvador (*Leptodactylus pentadactylus* (Laur.)). Anais da Academia Brasileira das Ciencias, **24**: 389-436.
- Faria, M. J. de. 1978. The prevalence of trematode parasites in anuran amphibia in Rio de Janeiro State. Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, **19**: 55-57.
- Fernandes, J.C. 1958. Notas sobre algumas espécies do genero *Gorgoderina* Looss, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, **56**: 1-15.
- Fischthal, J. H. 1955. Helminths of salamanders from Promised Land State Forest Park, Pennsylvania. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, **22**: 46-48.
- Fischthal, J. H. 1977. Some digenetic trematodes of anurans from Central and West Africa. Revue de Zoologie Africaine, **91**: 117-130.
- Fischthal J. H. y R. E. Kuntz. 1965. Digenetic trematodes of Amphibians and Reptiles from North Borneo (Malaysia). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, **32**: 124-136.
- Fortner, H. C. 1923. The distribution of frog parasites of the Douglas Lake region, Michigan. Transactions of the American Microscopical Society, **42**: 79-90.
- Fotedar, D. N. 1969. Notes on some gorgoderid trematodes of fishes and amphibians in Kashmir and other parts of India, and notes on the classification of the family Gorgoderidae Looss, 1901. Kashmir Science, **6**: 89-100.

- Frandsen, J. C. 1957. *Phyllodistomum bufonis* sp. nov. (Trematoda: Gorgoderidae) from the urinary bladder of the western toad, *Bufo boreas* Baird & Girard, 1852. Transactions of the American Microscopical Society, **76**: 329-332.
- Frandsen, F. 1974. A study of Danish amphibians parasite fauna. Acta Parasitologica Polonica, **22**: 49-66.
- Freund, L. 1934. Saug- und Rundwürmer unserer Frösche. Natur Heimat., **2**: 105-111.
- Galeano, M. P. Navarro y J. Lluch. 1996. Helminth fauna of some amphibians and reptiles from the Spanish "Sistema Iberico" mountains. Anales de Biología, **21**: 23-30.
- García, A. I., G. Pérez-Ponce de León y L. García P. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilii*. Cuadernos Mexicanos de Zoología, **1**: 73-80.
- Ginetsinskaya, T. A. y E. B. Golubeva. 1991. Changes in the helminth fauna of *Rana temporaria* in the Peterhof Park over fifty years. Evolyutsiya Parazitov. Materialy Pervogo Vsesoyuznogo Simpoziuma (Tol'yatti, 16-19 Oktyabrya 1990 g.). 211-215.
- Goldberg, S. R. y C. R. Bursey. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. Western North American Naturalist, **62**: 160-169.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, R. G. McKinnell, I. S. Tan. 2001. Helminths of northern leopard frogs, *Rana pipiens* (Ranidae) from North Dakota and South Dakota. Western North American Naturalist, **61**: 248-251.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey y H. Cheam. 1998. Helminths of the two native frog species (*Rana chiricahuensis*, *Rana yavapaiensis*) and one introduced frog species (*Rana catesbeiana*) (Ranidae) from Arizona. Journal of Parasitology, **84**: 175-177.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey y J. E. Platz. 2000. Helminths of the plains leopard frog, *Rana blairi* (Ranidae). Southwestern Naturalist, **45**: 362-366.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Baez y C. Cañeda. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, Mexico. Southwestern Naturalist, **47**: 293-229.
- Golikova, M. N. 1960. Ecologico-parasitological study of the biocoenosis of some lakes in Kalingrad region. I. Parasitofauna of the Anura. Zoologicheskii Zhurnal, **39**: 984-994.
- Goodchild, C. G. 1943. The life-history of *Phyllodistomum solidum* Rankin, 1937, with observations on the morphology, development and taxonomy of the Gorgoderinae. Biological Bulletin of the Marine Biology Lab. Woods. Hole, **84**: 59-86.

- Goodchild, C. G. 1954. Survival of gorgoderine trematodes in experimentally altered environments. *Journal of Parasitology*, **40**: 591-602.
- Grabda-Kazubska, B. 1972. Catalogue of Polish parasitological fauna. Part III. Parasites of amphibians and reptiles. Katalog fauny pasozytniczej polski. Czesc III. Pasozyty plazow i gadow. (Catalogus faunae parasiticae poloniae. III. Parasiti amphibiorum et reptilium.). 111 pp.
- Jourdane J. y A. Theron. 1975. Le cycle biologique de *Gorgoderina rochalimai* Pereira et Cuocolo, 1940. Digène parasite de *Bufo marinus* en Guadeloupe. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, **50**: 439-445.
- Guillén-Hernández, S., G. Salgado-Maldonado y R. Lamothe-Argumedo. 2000. Digeneans (Plathelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **35**: 10-13.
- Holl, F. J. 1928. New trematodes from the Newt *Triturus viridescens*. *Journal of Helminthology*, **6**: 175-182.
- Holl, F. J. 1932. The ecology of certain fishes and amphibians with special reference to their helminth and linguatulid parasites. *Ecological Monograph*, **2**: 83-107.
- Hollis, P. D. 1972. A survey of parasites of the bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, in Central Texas. *Southwestern Naturalist*, **17**: 198-200.
- Hoole, D. y J. B. Mitchell. 1984. *Gorgoderina vitelliloba* (Digenea: Gorgoderidae) in *Hyla arborea*. *Zeitschrift fur Parasitenkunde*, **70**: 829-831.
- Hristovski, N. D. y S. Riggio. 1973. Comparative data of the parasitic helminthofaunas in *Discoglossus pictus* Otth, *D. sardus* Tschudi and *Bombina variegata* L. (Amphibia: Discoglossidae) from southern Europe. *Folia Balcanica*, **3**: 1-19.
- Iannacone, J. 2003. Helminths parasites of *Atelopus bomolochus* Peters 1973 (Anura: Bufonidae) from Piura, Perú. *Gayana. Ediciones Universidad de Concepcion, Chillan, Chile*, **67**: 9-15.
- Ingles L. G. 1936. Worm parasites of California amphibia. *Transactions of the American Microscopical Society*, **55**: 73-92.
- Ingles L. G. y C. I. Langston. 1933. A new species of bladder fluke from California frogs. *Transactions of the American Microscopical Society*, **52**: 243-246.
- Issaitschikov, I. M. 1923. Zur Kenntnis der Helminthenfauna der Amphibien Russlands. *Zentralblatt fuer Bakteriologie*, **59**: 19-26.
- Issaitschikov, I. M. 1926. To the knowledge of the helminthofauna of amphibians in Russia. I. Parasitic worms from *Bufo viridis* Laur. from Crimea. *Trudy Veterinarii Instituta*, **7**: 61-159.

- Issaitschikov, I. M. 1933. Contributions to parasitic worms of some groups of vertebrates from the Russian Arctic. Transactions of the Oceanographic Institute of Moscow, **3**: 1-36.
- Issaitschikov, I. M. y N. P. Zakharov. 1929. Über die parasitäre Helminthenfauna von *Rana esculenta* in Dongebiet. Russian Hydrobiology Zeitschrift, **8**: 49-54.
- Jahan, A. 1973. Studies on Digenetic Trematodes of Vertebrates. Part II. A trematode, *Gorgoderina guptai* n. sp. from the urinary bladder of a toad from Lucknow. Japanese Journal of Parasitology, **22**: 259-261.
- Jiménez, M. S., L. M. Zapatero y C. Castano. 2001. Parasites of *Rana perezi* Seoane, 1885 in Avila Province, Spain. Research and Reviews in Parasitology, **61**: 73-78.
- Jinks J. L. y J. C. Jr. Johnson. 1971. Trematodes of *Rana catesbeiana* from three strip-mine lakes in southeast Kansas. Transactions of the Kansas Academy of Sciences, **73**: 519-520.
- Jourdane, J. y A. Theron. 1975. Le cycle biologique de *Gorgoderina rochalimai* Pereira et Cuocolo, 1940. Digène parasite de *Bufo marinus* en Guadeloupe. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, **50**: 439-445.
- Joyeux, C. E. y J. G. Baer. 1934. Note sur une nouvelle espece de trématode *Gorgoderina capsensis* n. sp. Revue Suisse de Zoologie, **41**: 197-201.
- Joyeux, C. E. y J. G. Baer. 1948. Sur une cercaire de *Gorgoderina* (trématodes). Bulletin della Società Neuchâteloise de Sciences Naturelles, **71**: 13-27.
- Joyeux, C. E. y J. G. Baer. 1953. Sur quelques helminthes de la region de Gannat (Allier). Bulletin Mensuel de la Societe Linneenne de Lyon, **22**: 25-32.
- Kalabekov, A. L. 1973. The helminth fauna of *Rana macrocnemis* from the northern slopes of central Caucasus. Sbornik Zoologicheskikh Rabot, 19-33.
- Kalabekov, A. L. 1976. Life-cycles of some trematodes of *Rana macrocnemis* Boul. Sbornik Zoologicheskikh Rabot. (Voprosy ekologii i biologii zhivotnykh severnykh sklonov Tsentral'nogo Kavkaza). Severo-Osetinskii Gosudarstvennyi Universitet im. K. L. Khetagurova., Ordzhonikidze, USSR. 3-42.
- Kalabekov, A. L. y A. T. Bigulov. 1983. Preliminary data on the prevalence of helminth infection in different phenotypes of the minorasiatic frog (*Rana macronemis*). Fauna i ekologiya zhivotnykh severnykh sklonov Tsentral'nogo Kavkaza. (Mezhvuzovskii Sbornik). Severo-Osetinskii Gosudarstvennyi Institut, Ordzhonikidze, USSR. 14-18.
- Kaw, B. L. 1950. Studies in helminthology: helminth parasites of Kashmir. Part I. Trematoda. Indian Journal of Helminthology, **2**: 67-126.
- Kelley, R. S. 1934. The trematode parasites of *Triturus viridescens viridescens* (Rafinesque). Bulletin of the University of Pittsburg, **31**: 201-210.

- Kim, K. H., K. H. Joo y H. J. Rim. 1995. Gorgoderid trematodes (Digenea: Gorgoderidae) from the urinary bladder of frogs in Korea. *Korean Journal of Parasitology*, **33**: 75-83.
- Kotová, E. I. 1937. Parasitic worms of fish and amphibians in the Klyazma river in the region of the Bolshev biological station. *Zap. Bolshel'vsk Biological Station*, **9**: 125-140.
- Koulish, S. 1965. Ultrastructure of differentiating oocytes in the trematode *Gorgoderina attenuata*. I. The 'nucleolus-like' cytoplasmic body and some lamellar membrane systems. *Developmental Biology*, **12**: 248-268.
- Kozák, A. 1968. Zur saisondynamik der helminthofauna des wasserfrosches *Rana esculenta* L. *Biológia Bratislava*, **23**: 872-876.
- Kozák, A. 1971. Trematoden der frösche in der Theissebene. *Helminthologia*, **10**: 277-283.
- Kozák, A. 1973. Die trematodenfauna der frösche des Karpathengebeite der CSSR. *Biológia Bratislava*, **28**: 335-350.
- Lamothe A. R., L. García P., D. Osorio S., y G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helminthos del IBUNAM. Instituto de Biología-CONABIO.
- Lank, D. R. Jr. 1971. Parasites of the bullfrog in Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Sciences*, **81**:359-364.
- Layman, E. M. 1933. Einige neue Tatsachen über die Ökologie der froshtrematoden. *Zoologischer Anzeiger*, **101**: 199-201.
- Lees, E. 1953. Life history of *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson). *Nature*, **171**: 485.
- Lees, E. 1962. The incidence of helminth parasites in a particular frog population. *Parasitology*, **52**: 95-102.
- Lees, E. y L. Bass. 1960. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs. *Nature*, **188**: 1207-1208.
- Lees, E. y N. D. Hristovski. 1968. *Gorgoderina alobata* Lees and Mitchell 1966 a sp. nov. (Trematoda: Gorgoderidae) for the fauna of Jugoslavia. *Prilozi, Vitola*, **9**: 45-48.
- Lees E. y J. B. Mitchell. 1964. The development of *Gorgoderina vitelliloba* in the definitive host. *Parasitology*, **54**: 14-15.
- Lees E. y J. B. Mitchell. 1966. *Gorgoderina alobata* sp. nov. (Trematoda: Gorgoderidae) from the toad *Bombina variegata*. *Parasitology*, **56**: 123-126.
- Lent, H., J. F. Teixeira de Freitas y M. C. Proença. 1946. Alguns helmintos de batráquios coleccionados no Paraguai. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **44**: 195-214.
- Looss, A. 1899. Weitere Beitrage zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, 605-607.
- Looss, A. 1902. Die distomen unterfamilie der Haploporinae. *Archives di Parasitologie*, **6**: 129-143.
- Lühe, M. 1909. Parasitische Plattwürmer. I. Trematoden. *Süßwasserfauna Deutschl. FET*, **17**: 215.

- Lutz, A. 1926. Trématodes et oligochètes observés dans les ganaux excréteurs du rein des batraciens de l'Amérique Méridionale. Comptes Rendus des Sciences de la Société de Biologie et des ses Filiales, **95**: 1503-1508.
- Lutz A. 1928. Estudios sobre trematodes observados en Venezuela. Estudios de Zoología y Parasitología Venezolanas. 101-105. Lám. 24, 25, 26.
- Lluch, J., V. Roca y P. Navarro. 1985. A contribution to the knowledge of the helminth fauna of Spanish reptiles and amphibians. III. Digenea, Paramphistomidae, Hemiuridae, Gorgoderidae, Plagiorchiidae, Haematoloechidae and Cephalogonimidae of *Rana perezi* Seoane, 1985 (Amphibia: Ranidae). Revista Ibérica de Parasitología, **46**: 387-392.
- Mañé-Garzón F. y L. E. González. 1978a. Dos especies del género *Gorgoderina* (*Gorgoderimma*) de la vejiga urinaria de *Leptodactylus ocellatus* (L.) del Uruguay. Revista de Biología del Uruguay, **6**: 45-50.
- Mañé-Garzón F. y L. E. González. 1978b. *Gorgoderina darwini* n. sp. Digenea parásito de la vejiga urinaria del sapito de Darwin *Melanophryniscus stelzneri* (Weyenbergh). Revista de Biología del Uruguay, **6**: 39-43.
- Markov, G. S. y M. L. Rogoza. 1949. Parasitic fauna of male and female grass-frogs. Doklady Akademii Nauk SSSR, **65**: 417-420.
- Markov, G. S. y M. L. Rogoza. 1953a. Seasonal and microzonal differences in the parasitic fauna of grass-frog. Doklady Akademii Nauk SSSR, **91**: 169-172.
- Markov, G. S. y M. L. Rogoza. 1953b. Age dynamics of the parasite fauna of the grass-frog. Doklady Akademii Nauk SSSR, **93**: 581-584.
- Markov, G. S. y M. L. Rogoza. 1955. Annual differences in the parasitic fauna of grass-frog. Zoologicheskii Zhurnal, **34**: 1203-1209.
- Mata-López R., L. García-Prieto y V. León-Régagnon. 2002. Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lermaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. Revista de Biología Tropical, **50**: 303-307.
- Mata-López R., V. León-Régagnon, and D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. Journal of Parasitology, **91**: 403-410.
- Mata-López R., and V. León-Régagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from México. Systematic Parasitology (en prensa).
- Mazurmovich, B. N. 1951. Parasitic worms of Amphibia, their relationships with the host and with the exterior environment. 99 pp.

- MacCallum, G. A. 1913. Notes on four trematodes parasites of marine fishes. *Zentralblatt fuer Bakteriologie ABT*, **70**: 407-416
- Meska, I. F. H. 1970. Trematodes of anurans from Ethiopia. *Arbok for Universitetet I Bergen. Matematisk- Naturvitenskapelig*, 73 pp.
- Mitchell, J. B. 1966. Successful transplantation of a frog bladder-fluke from one host species to another. *Nature*, **211**: 305.
- Mitchell, J. B. 1973. *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda: Gorgoderidae) in its definitive host, *Rana temporaria*. *International Journal for Parasitology*, **3**: 539-544.
- Mitchell, J. B. y A. R. Mason. 1975. The cercaria of *Gorgoderina vitelliloba* with special reference to the anterior tail chamber. *Parasitology*, **71**: xxxiv-xxxv.
- Nadakavukaren M. J. y P. M. Nollen. 1975. A scanning electron microscopic investigation of the outer surfaces of *Gorgoderina attenuata*. *International Journal for Parasitology*, **5**: 591-595.
- Najarian (1955)
- Nollen P. M. y R. A. Alberico. 1972. Absence of testis in *Gorgoderina attenuata*. *Journal of Parasitology*, **58**: 1011-1012.
- Nollen, P. M. y M. J. Nadakavukaren. 1974. Observations on ligated adults of *Philophthalmus megalurus*, *Gorgoderina attenuata*, and *Megalodiscus temperatus* by scanning electron microscopy and autoradiography. *Journal of Parasitology*, **60**: 921-924.
- Nussbaum, R. A. y O. Gans. 1980. On the *Ichthyophis* (Amphibia: Gymnophiona) of Sri Lanka. *Spolia Zsylanica*, 137-154.
- Odening, K. 1955. Über die parasitenfauna des Wasserfroches (*Rana esculenta* Linné) in einigen mitteldeutschen Biotopen. *Jena*, **4**: 487-508.
- Odlaug, T. O. 1954. Parasites of some Ohio Amphibia. *Ohio Journal of Sciences*, **54**: 126-128.
- Olsen, O. W. 1937. A new species of bladder fluke, *Gorgoderina tanneri* (Gorgoderidae: Trematoda), from *Rana pretiosa*. *Scientific Journal Series of the Minnesota Experiment Station*, **23**: 499-503.
- Olsson, P. 1876. Bidrag till skandinaviens helminthfauna. I. *Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Stockh.*, **25**: 41.
- Osborn, H. L. 1903. On *Phyllodistomum americanum* n. sp.: a new bladder distome from *Amblystoma punctatum*. *Biological Bulletin*, **4**: 252-258.
- Ozaki, Y. 1926. On the new genera of frog trematodes, *Cryptotrema* and *Microlecithus*, and a new species of *Pleurogenes*. *Journal of the Faculty of Science Imperial University of Tokio*, **1**: 33-44.

- Ozaki, Y. 1935. Trematode parasites of Indian porpoise. *Neophocaena phocaenoides* Gray. Journal of the Sciences Hiroshima University, **3**: 115-138.
- Pande, B.P. 1937. On the morphology and systematic position of a new bladder fluke from an Indian frog. Annals of the Magazine Natural History, **20**: 250-256.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Règagnon y L. García-Prieto. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Journal of Parasitology, **90**: 692-696.
- Parker, M. V. 1941. The trematode parasites from a collection of amphibians and reptiles. Journal of the Tennessee Academic of Science, **16**: 27-44.
- Pereira C. y Cuocolo, R. 1940. Trematoides vesicais de anfíbios do nordeste brasileiro. Arquivos do Instituto de Biología, **11**: 413-420.
- Pérez-Ponce de León, G., V. León-Règagnon, L. García-Prieto, U. Razo-Mendivil y A. Sánchez-Álvarez, A. 2000. Digenean fauna of amphibians from central Mexico: nearctic and neotropical influences. Comparative Parasitology, **67**: 92-106.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. In: Skrjabin K. I. (Ed) Trematodes of Animals and Man, **8**: 251-618.
- Popov, K. K. 1957. On the distribution of the amphibian trematodes in eastern Pre-Caucasus and in the central zone. En: E. N. Polyansky (Ed.) Ninth conference on parasitological problems, 28 March- 3 April 1957. Summary of reports, 203-204. Moscow, Leningrad.
- Prokopic, J. y K. Krivanec. 1975. Helminths of amphibians, their interaction and host-parasite relationships. Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae BRNO, **9**: 1-48.
- Prudhoe S. y R. Bray. 1982. Plathelminth parasites of the Amphibia. British Museum (Natural History) Oxford, University Press. New York. 135 pp.
- Puga, R., S. 1979. *Gorgoderina valdiviensis* sp. nov., un nuevo trematodo digénico (Gorgoderidae) parasito de la rana chilena (*Caudiverbera caudiverbera*). Studies on Neotropical Fauna and Environment, **14**: 227-232.
- Puga, S. 1982. Two platyhelminths from *Caudiverbera caudiverbera* (Anura; Leptodactylidae) in southern Chile. Herpetological Review, **13**: 13-14.
- Rankin J. S. 1945. An ecological study of the helminth parasites of amphibians and reptiles of Western Massachusetts and vicinity. Journal of Parasitology, **31**: 142-150
- Rankin, J. S. 1937a. New helminths from North Carolina salamanders. Journal of Parasitology, **23**: 29-42.

- Rankin, J. S. 1937b. An ecological study of parasites of some North Carolina salamanders. *Ecological Monographs*, **7**: 169-269.
- Rankin, J. S. 1938. The life cycle of the frog bladder fluke. *Gorgoderina attenuata* Stafford, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). *Journal of Parasitology*, **24**: 29.
- Rankin, J. S. 1939. The life cycle of the frog bladder fluke. *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (Trematoda: Gorgoderidae). *American Midland Natural History*, **21**: 476-488.
- Richard, J., A. G. Chabaud y E. R. Brygoo. 1968. Notes sur la morphologie et la biologie des trematodes digenes parasites des grenouilles du jardin de l'Institut Pasteur a Tananarive. *Archives de l'Institut Pasteur, Madagascar*, **37**: 31-52.
- Rosen, R. y R. Manis. 1976. Trematodes of Arkansas Amphibians. *Journal of Parasitology*, **62**: 833-834.
- Sandner, H. 1949. Contribution à la connaissance de la faune parasitaire des batraciens des environs de Varsovie. *Prace Lodz. Tow. Nauk. Acta Zoológica et Oecologica Univ. Lodz.*, **3**: 1-28.
- Sevcenko, N. N. 1966. Helminth fauna of amphibians of the Donets basin in the Kharkov region. *Roblemy Parazit. Trudy Ukr. Respubl. Nauch. Obshch. Parazit.*, **5**: 159-168.
- Shadin, W. 1921. Ueber die trematoden der Amphibien und Unioniden der Umgebung von Muron. *Rabot. Okskoi Biol. Stantsii*, **1**: 63-89.
- Skarvilovich, T. S. 1950. Notes of the helminthes of Amphibians and reptiles in Southern Kirghizia. *Trudi Gelmintologicheskoi Laboratorii Akademii Nauk SSR*, **4**: 108-132.
- Soboleva, T. N. 1975. The helminth fauna of aquatic amphibians and reptiles of Kazakhstan. *Ekologiya Parazitov Vodnykh Zhivotnykh*, 186-192.
- Sokoloff D. y E. Caballero C. 1933. Primera contribución al conocimiento de los parásitos de *Rana montezumae*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología*, **4**: 15-21.
- Sonsino, P. 1893. Trematodi di retile e di anfibi della collezione del Museo di Pisa. *Atti della Societa Toscana di Scienze Naturali Processi Verbali e Memorie Serie B*, **8**: 183-190.
- Sosnina, E. F. 1952. K faunie parasiticheskikh czerwiej amfibij Tadzykistana Trudy AN Tadzyksoj SSR. *Trudy Instituta Zoologii i Parasitologii Akademii Nauk. Tadzhiksk SSR*, **5**: 109-117.
- Soriano, F.; Navarro, P.; Lluch, J. 1996. Contribution to the knowledge of the helminths parasitizing Iberian Amphibia and Reptilia IX. Helminths of *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) (Amphibia, Bufonidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **92**: 89-94.
- Ssinitzin, D. Th. 1905. Beitrage zur Naturgeschichte der Trematoden. Die Fisch- und Froschdistomen der Warschauer Umgebung.

- Ssinitzin, D. F. 1907. Observation sur les metamorphoses des trematodes. Archives de Zoologie Experimentale et Generale, **7**: 21-37.
- Stafford, J. 1902 (1903). The american representatives of *Distomum cygnoides*. Zoologische Jahrbuecher fuer Systematik, **17**: 411-424.
- Stafford, J. 1905. Trematodes from Canadian Vertebrates. Zoologischer Anzeiger, **28**: 681-694.
- Steelman, G. M. 1938. A description of *Gorgoderina schistorchis* n. sp. Transactions of the American Microscopical Society, **57**: 383-386.
- Sthröm Z. K. 1940. On the fauna of trematode worms from wild animal of Kighisia. Parasitologische Sborn Zoologische Instituta Nauk SSSR Leningrade. **8**: 176-188.
- Stoikova. R. 1971. Beitrag zur helminthenfauna der *Rana temporaria* L. in Bulgarien. Izvestiya Zoologische na Instituta Sofia, **33**:195-201.
- Stossich, M. 1889. I distomi degli anfibi. Lavoro Monografico. Bollettino della Societa Adriatica di Scienze Naturelles, **11**: 60-74.
- Szulc, W. 1962. Trematodes of amphibia of the Lodz upland. Fragmenta Faunistica (Warsaw), **10**: 99-114.
- Tiekotter K. L. and J. R. Coggins. 1982. Redescription of *Phyllodistomum americanum* Osborn, 1903 with a discussion of the taxonomic status of *Phyllodistomum coatneyi* Meserve, 1943 and *Phyllodistomum bufonis* Frandsen, 1957 (Trematoda: Gorgoderidae). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, **89**: 189-195.
- Tokobaev, M. M. y G. Dunganova. 1975. Helminths in Kirgizian amphibians. (Part I. Trematoda). Gel'mintologicheskie issledovaniya v Kirgizii.. Izdatel'stvo "ILIM".. Frunze, USSR. 54-62.
- Tonn, R. J. 1961. On the distribution and size variations of *Phyllodistomum bufonis*. Journal of Parasitology, **47**: 841.
- Travassos L. 1922a. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. Especies brasileiras da Familia Gorgoderidae Looss, 1901. Brazil Médico, **1**: 17-20.
- Travassos L. 1922b. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira XVII. Gorgoderidae brasileiras. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, **15**: 220-234.
- Travassos, L. 1924a. Contribuições para o conhecimento dos helminhtos dos batracios do Brasil. Sciencia Medica, **2**: 618-628.
- Travassos, L. 1924b. Contribuições para o conhecimento dos helminhtos dos batracios do Brasil. Trematodeos vesicaes. Sciencia Medica, **2**: 746-748.
- Travassos L. 1928. Contribuições para o conhecimento das espécies brasileiras do genero *Gorgoderina*. Boletin do Museum National do Rio de Janeiro, **4**: 69-71.

- Travassos L., J. F. Teixeira de Freitas y A. Kohn. 1969. Trematodeos do Brasil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, **67**: 1-886.
- Travassos, L., J. F. Teixeira de Freitas y J. Machado de Mendoça.. 1964. Relatório da excursão do Instituto Oswaldo Cruz ao parque de reserva e refúgio Soóretama. no Estado do Espírito Santo, em outubro de 1963. Boletim de Biología do Professor Mello-Leitão, **23**: 1-33.
- Turner, F. B. 1958. Some parasites of the western spotted frog, *Rana p. pretiosa* in Yellowstone Park, Wyoming. Journal of Parasitology, **44**: 182.
- Ubelaker, J. E. 1966. Additional records of parasites of cecilians (Amphibia: Apoda). Journal of Parasitology, **52**: 431.
- Ubelaker, J. E. y J. D. Kimbrough. 1970. Morphological variation in *Cephalogonimus americanus* (Trematoda: Cephalogonimidae) from amphibians in Colorado. Journal of Graduate Reserch Center, **39**: 79-83.
- Ubelaker, J. E. y O. W. Olsen. 1972. Life cycle of *Phyllodistomum bufonis* (Digenea: Gorgoderidae) from the boreal toad, *Bufo boreas*. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, **39**: 94-100.
- Ucrós-Guzmán, H. y M. Flórez. 1961. Contribución al conocimiento de los helmintos colombianos. Género *Gorgoderina* Looss, 1902 y *Catadiscus* Cohn, 1904. Veterinaria Colombiana, **1**: 68-79.
- Uchida, A. y H. Itagaki. 1974. Studies on amphibian helminths in Japan. I. *Gorgoderina* sp. (Trematoda) from *Bufo japonicus* Schlegel, 1838 caught on Mount Tanigawa, Gunma-Prefecture, Japan. Japanese Journal of Parasitology, **23**: 1, Suppl., 13.
- Ulmer, M. J. 1970. Studies on the helminth fauna of Iowa, I. Trematodes of Amphibia. American Midland Naturalist, **83**: 38-64.
- Vicente J. J. y E. dos Santos. 1976. Fauna Helmintológica de *Leptodactylus ocellatus* (L., 1758) de Volta Redonda, Estado do Rio de Janeiro. Atas da Sociedade de Biologia de Rio de Janeiro, **18**: 27-42.
- Viksne, V. A. 1959. Die Trematoden und Acanthocephalen der Amphibien der Lettischen SSR (Fauna latviiskoi SSR (2)). Trudy Instituta Biologii Riga. **12**: 283-287.
- Vlasenko, P. V. 1930. The trematode fauna of amphibians and reptiles in the of Kharkov. Trudi Kharkiv. Tovar. Doslid. Prirodi., **53**: 49-57.
- Vojtková, L. 1961. K poznání helmintofauny zab v okolí Komárna. Biologia Bratisava, **16**: 25-30.
- Vojtková, L. 1972. Závilst trematodofauny zab na jejich zivotním prostredí. Scripta Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, **2**: 13-24.

- Vojtková, L. 1974. Die trematoden der Amphibien in der Tsechoslowakei. I. Erwachsene Trematoden. Folia Prirod. Fak. Univ. Purkyne. **15**: 130.
- Vojtková, L. y K. Krivanec. 1970. Helminthofauna zab Moravy. Spisy Prír. Fak. Univ.Brne, **515**: 253-281.
- Vojtková, L., F. Moravec y L. Nábelková. 1963. On the recent stage of investigation of the amphibian helminth fauna of CSSR. Casopis Narodniho Musea, **132**: 121-131.
- Volná-Nábelková, L. 1964. Beitrag zur Kenntnis der Helminthofaune der Frösche . Spissy. Prír. Fak. Univ. Brne., **450**: 57-100.
- Waitz, J. A. 1961. Parasites of Idaho amphibians. Journal of Parasitology. **47**: 89.
- Walker, T. 1937. On the anatomy *Gorgoderina vitelliloha* (Olss.), a trematode from the urinary bladder of *Rana temporaria*. Proceedings of the Zoological Society of London, 75-84.
- Walton, A. C. 1938. The trematodes as parasites of amphibia. List of parasites. Contributions of the Biological Laboratory of Knox College. **61**: 1-64
- Walton, A. C. 1946. Trematoda as parasites of the Bufonidae (Amphibia). Anatomical Record, **94**: 91-92.
- Weatherly, N. F. y A. G. Canaris. 1961. Some parasites of Oregon and Washington vertebrates. Journal of Parasitology, **47**: 230.
- Willey, C. H. y S. Koulis. 1947. Gametogenesis in *Gorgoderina attenuata*. Anatomical Record, **99**: 640-641.
- Willey, C. H. y S. Koulis. 1950. Development of the germ cells in the adult stage of the digenetic trematode *Gorgoderina attenuata* Stafford, 1902. Journal of Parasitology, **36**: 67-79.
- Williams y Taft (1980)
- Wongsawad C., O. Sey, A. Rojanapaibul, P. Wongsawad, T. Marayong, J. Rojtinnakorn, S. Suwattanacoupt y A. Pachanawan. 1999. Description of *Gorgoderina gracilis* sp. n. (Trematoda, Gorgoderidae) from *Ichthyophis supachaii* Taylor, 1960 (Amphibia, Ichthyophiidae) of Thailand. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, **45**: 293-297.
- Yamaguty, S. 1958. Systema Helmintum. Vol. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. Interscience. New York. 1575 pp.
- Yamaguti, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Keigaku Publishing. Co. Tokyo. 1074 pp.
- Yildirimhan, H. S., I. H. Ugurtas y F. N. Altunel. 1996. An investigation of helminths of *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (marsh frogs). Turkiye Parazitoloji Dergisi, **20**: 113-130.

- Yildirimhan, H. S., I. H. Ugurtas y F. N. Altunel. 1997. An investigation of parasitic helminths of *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 (Uludag frog). Turkish Journal of Zoology, **21**: 467-473.
- Yu, M. O. y W. K. Lee. 1983. A taxonomic study on the amphibian trematodes. Basic Sciences Research, **6**: 39-46
- Zebrowski, G. 1923. The occurrence of secondary parasitism in the frog. Proceedings of the Indiana Academy of Sciences (38 Annual Meeting, Indianapolis): 205-208.

LÁMINAS

Lámina I

Vista ventral total de:

1. *Gorgoderina africana*, vista lateral.
2. *G. alobata*
3. *G. attenuata*, tomada de Stafford, 1902
4. *G. attenuata*, tomada de Cort, 1912
5. *G. aurora*

Lámina II

Vista ventral de:

6. *Gorgoderina beninensis*
7. *G. bilobata*
8. *G. bombinae*
9. *G. bufonis*
10. *Gorgoderina capsensis*

Lámina III

Vista ventral de:

11. *Gorgoderina carioca*, A y B. Vista total, C. Glándulas vitelógenas.
12. *G. carli*
13. *G. cedroi*
14. *G. cryptorchis*

Lámina IV

Vista ventral de:

15. *Gorgoderina darwini*, A y B. Vista total, C. Vista lateral de la región preacetabular, D. Vista lateral de las glándulas vitelógenas.
16. *G. diaster*, tomado de Lutz (1926).
17. *G. diaster*, tomado de Fernandes (1958).
18. *G. diaster*, tomado de Mata-López *et al.* (2005), A. Vista dorsal total, B. Sistema reproductor, C. Glándulas vitelógenas.

Lámina V

Vista ventral de:

19. *Gorgoderina ellipticum*
20. *G. festoni*, A. Vista total, B. Región preacetabular
21. *G. frequentatum*
22. *G. gracilis*
23. *G. guptai*, A. Vista total, B. Huevos.
24. *G. infundibulata*
25. *G. insularis*

Lámina VI

Vista ventral de:

26. *Gorgoderina intermedia*
27. *G. kajika*
28. *G. loossi*
29. *G. malaysiensis*
30. *G. megacetabularis*, A. Vista total, B. Ventosa oral, a-e pares de papilas constantes alrededor de la abertura oral, f par de papilas en la superficie dorsal de la abertura oral, g par de papilas en las paredes laterales de la abertura oral; C. Vesícula seminal, conducto eyaculador, metratermo y poro genital, D. Glándulas vitelógenas de tres ejemplares (R= glándula vitelógena derecha, L= glándula vitelógena izquierda).

Lámina VII

Vista ventral de:

31. *Gorgoderina megacysta*
32. *G. megalorchis*
33. *G. multilobata*, A. Vista total, B. Glándulas vitelógenas.
34. *G. orientalis*, A-C.

Lámina VIII

Vista ventral de:

35. *Gorgoderina parvicava*, tomado de Fernandes (1958).

36. *G. parvicava*, tomado de Travassos (1922). **A.** Vista total, **B.** Región anterior, **C.** Glándulas vitelógenas.
37. *G. parvicava*, tomado de Mata-López *et al.* (2005).
38. *G. permagna*, vista ventral.

Lámina IX

Vista ventral de:

39. *Gorgoderina rhyacosiredonis*
40. *G. rochalimai*, **A.** Vista ventral total, **B.** Vista ventro-lateral, **C.** Glándulas vitelógenas.
41. *G. schistorchis*
42. *G. shandrai*
43. *G. simplex*

Lámina X

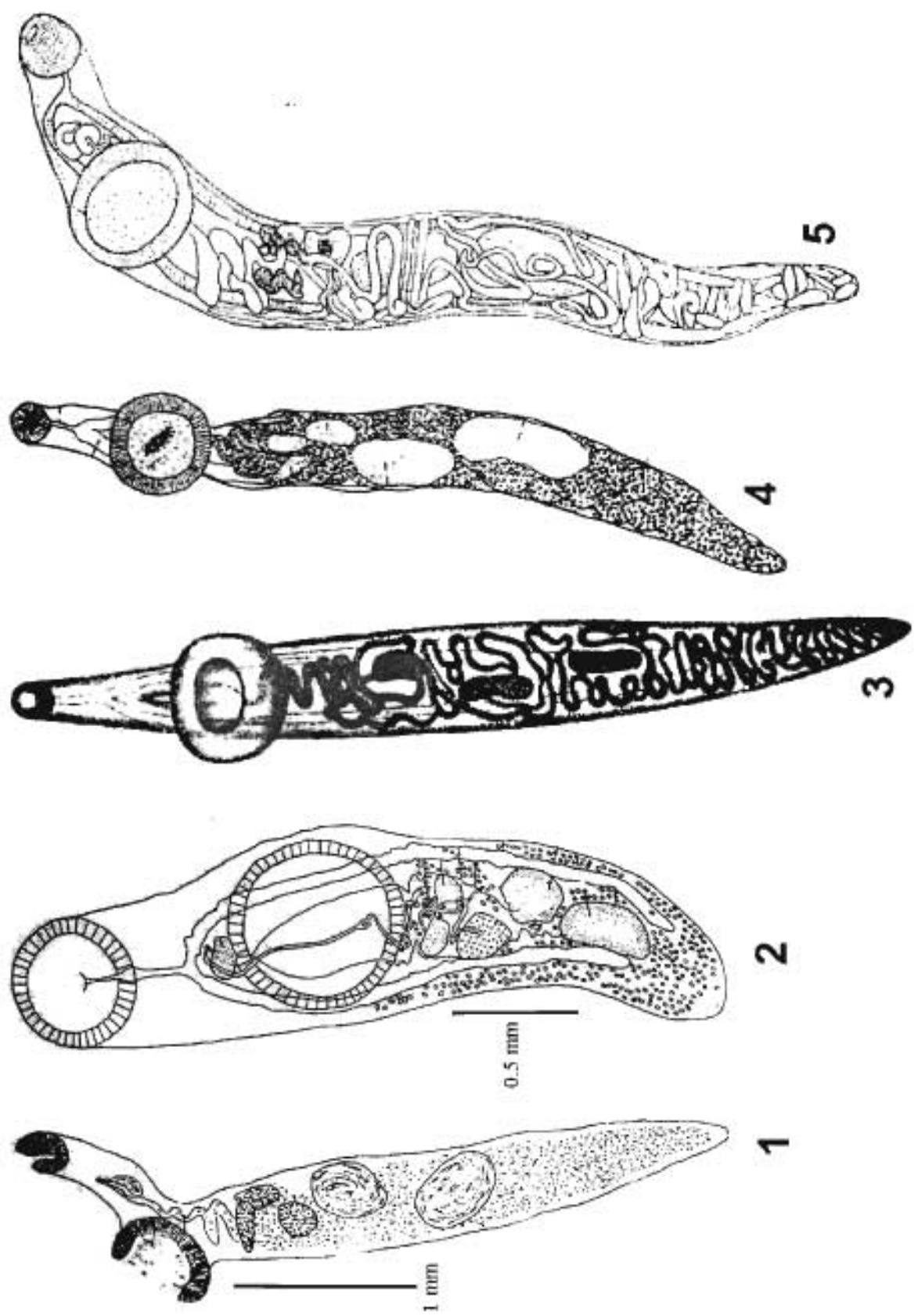
Vista ventral de:

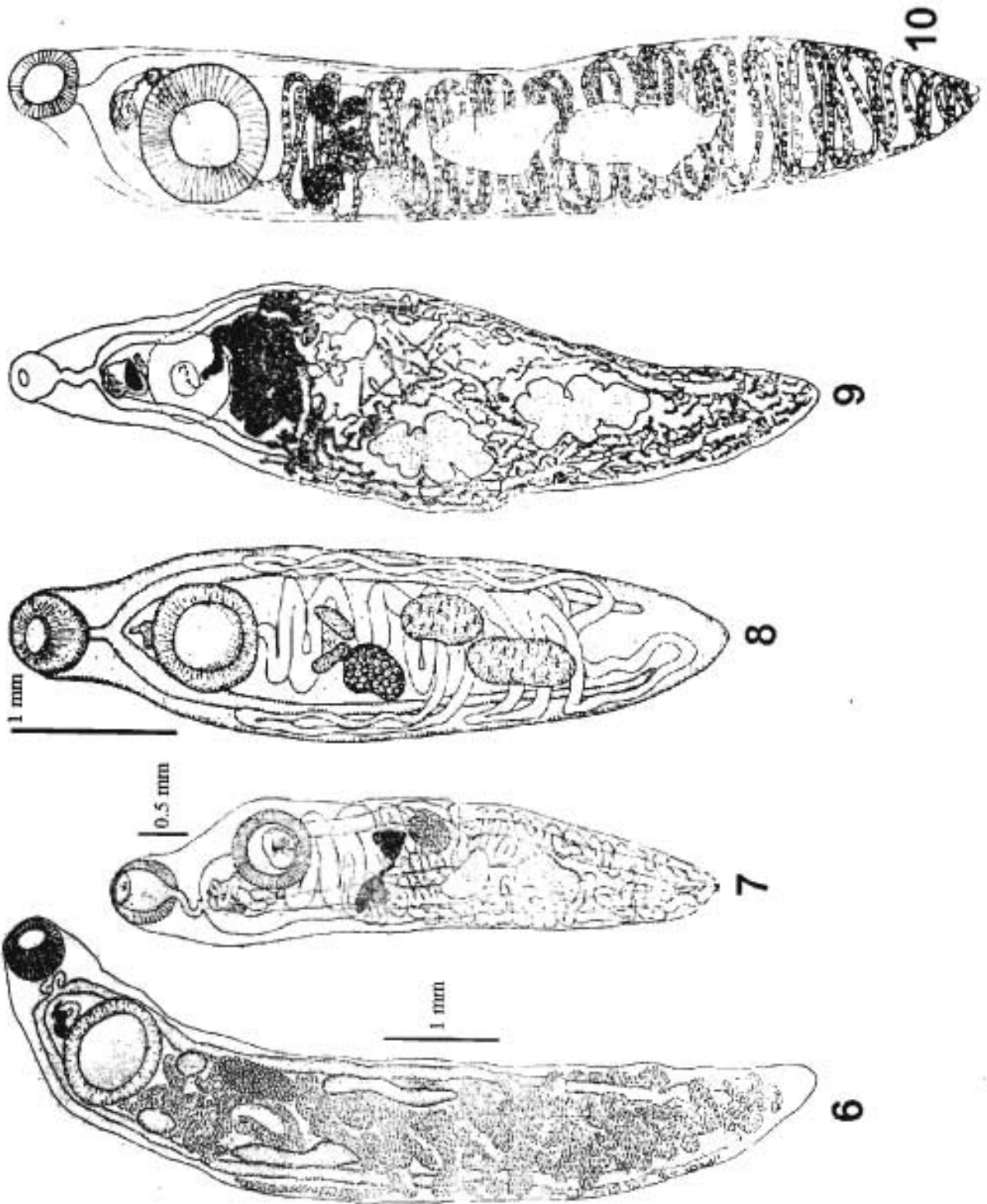
44. *Gorgoderina sphicterostoma*, **A.** Vista Total, **B** y **C.** Región preacetabular
45. *G. symmetriorchis*
46. *G. tamigawaensis*, **A.** Total, **B.** Glándulas vitelógenas, ovario, glándula de Mehlis y Canal de Laurer.

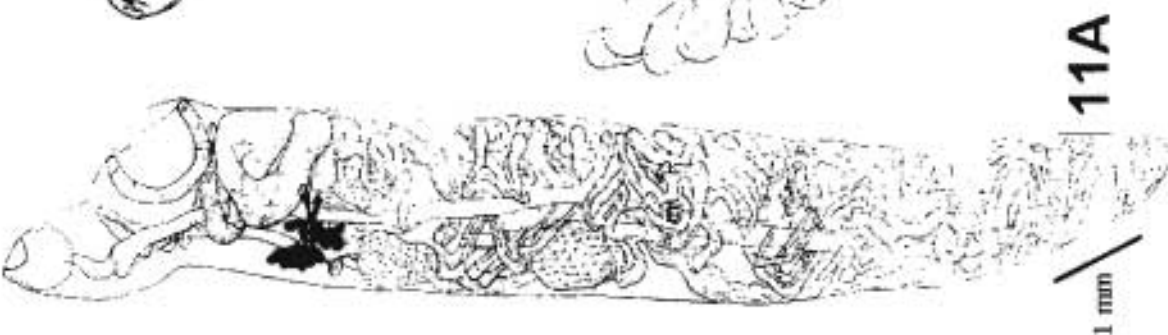
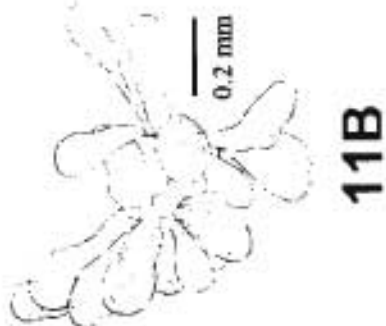
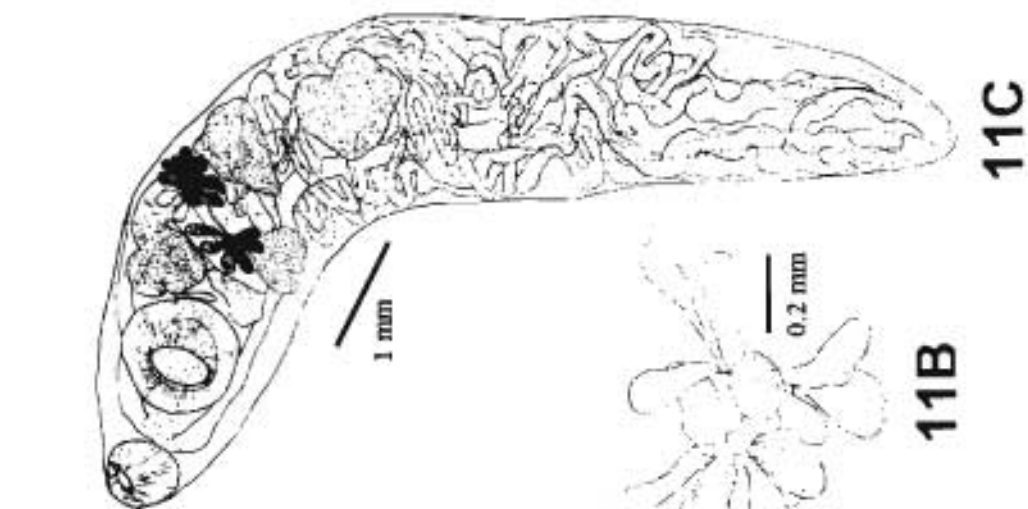
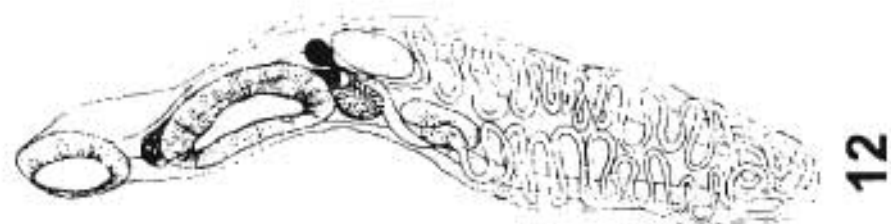
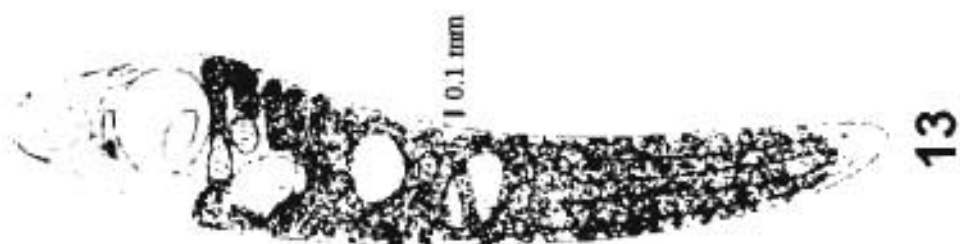
Lámina XI

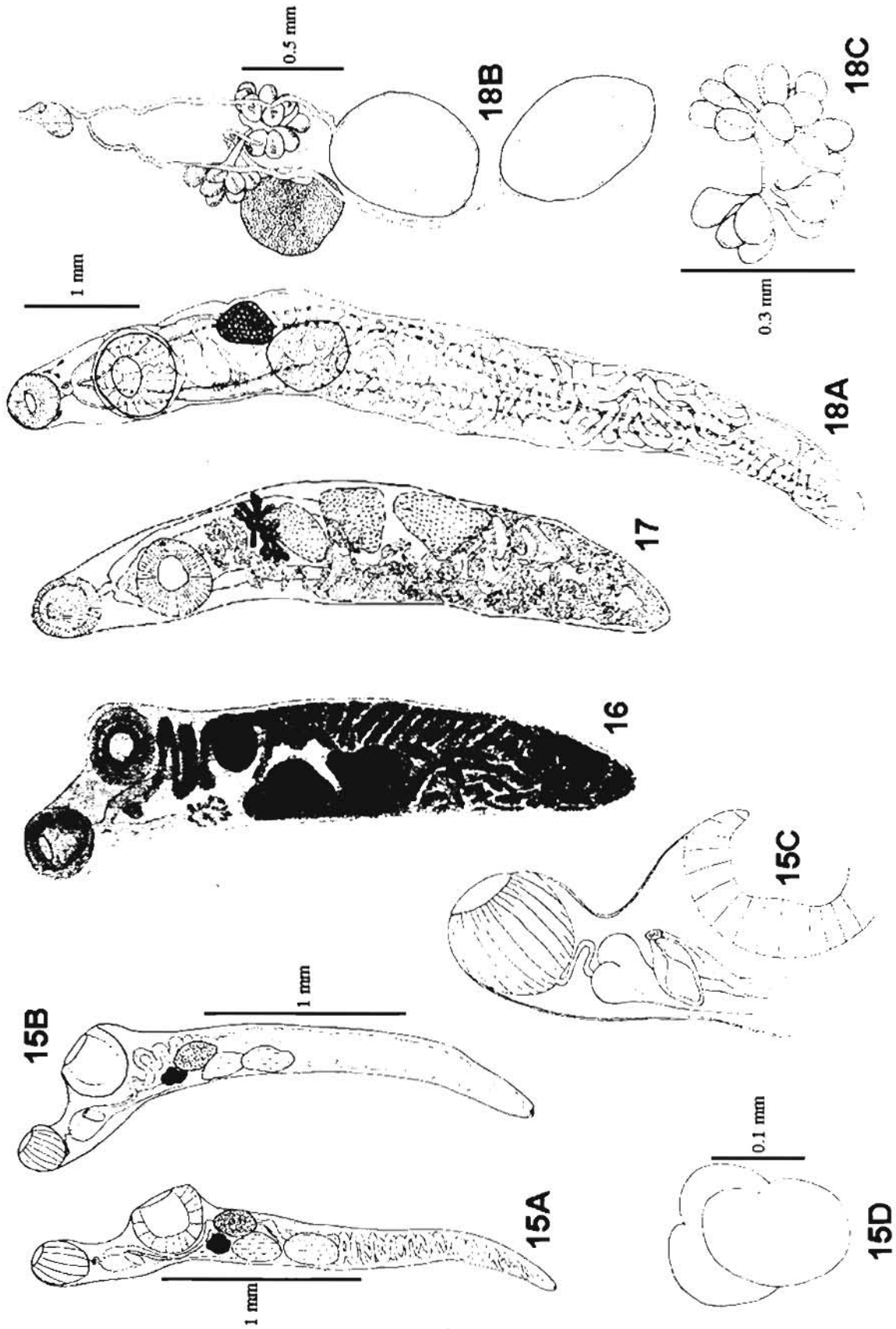
Vista ventral de:

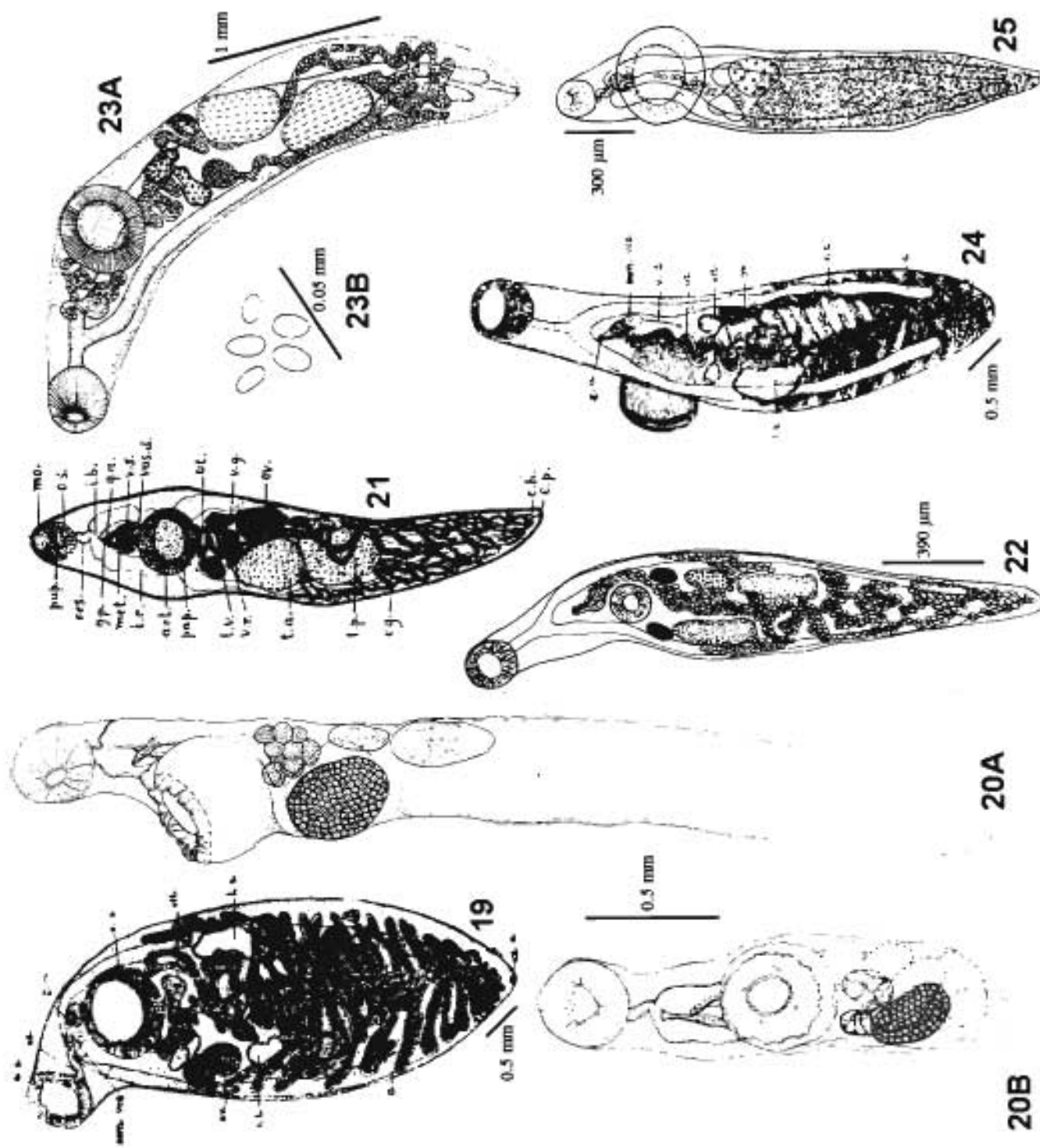
47. *Gorgoderina tanneri*, **A.** Vista ventral total, **B.** Aparato excretor, **C.** Región preacetabular, vista lateral, **D** y **E.** Vista dorsal y lateral del ovario, glándulas vitelógenas, glándula de Mehlis y Canal de Laurer, **F.** Glándula de Mehlis.
48. *G. tenua*
49. *G. translucida*
50. *G. valdiviensis*
51. *G. vitelliloba*
52. *G. zigzagorchis*

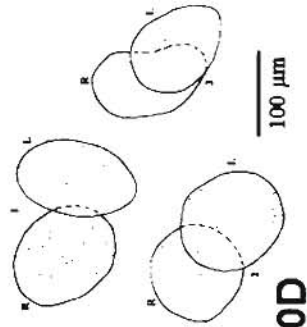
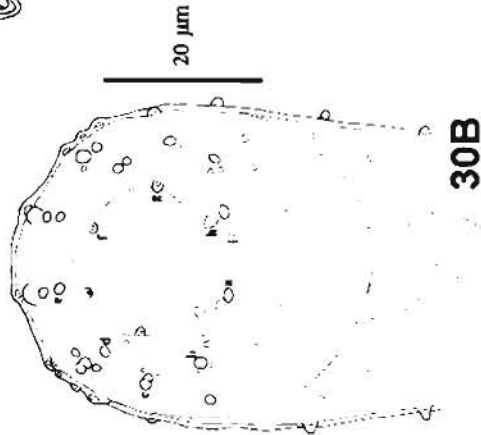
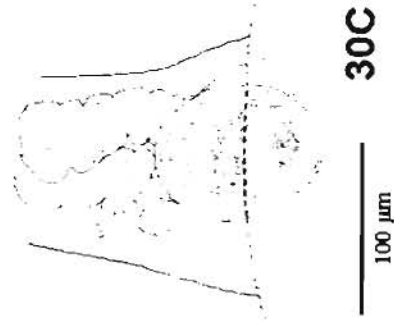
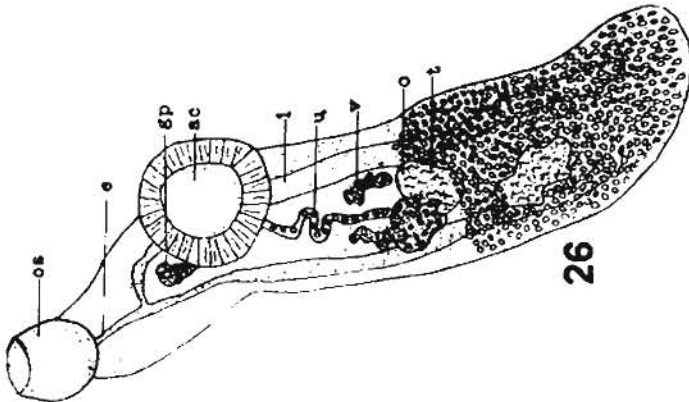
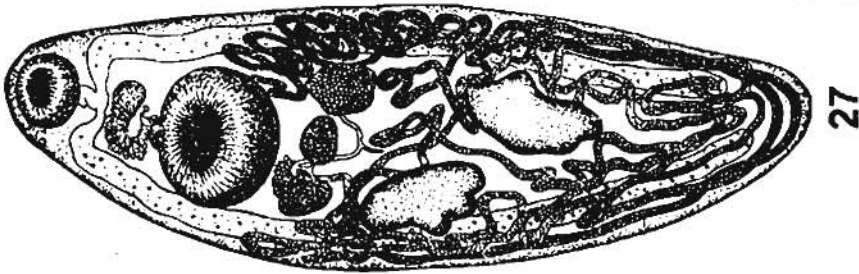
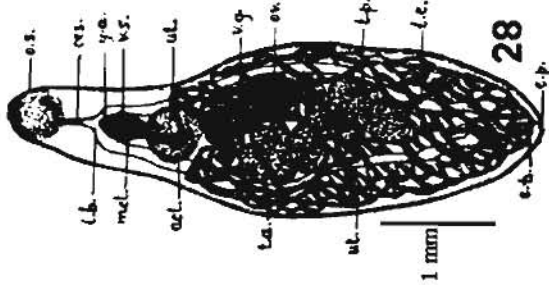
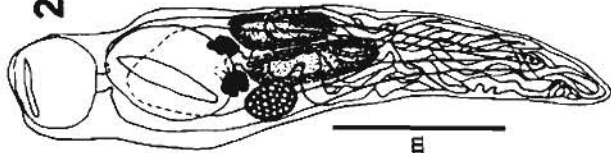
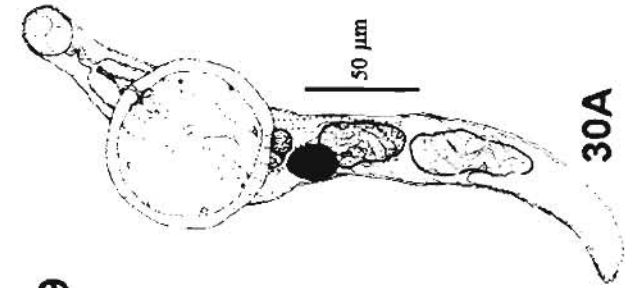














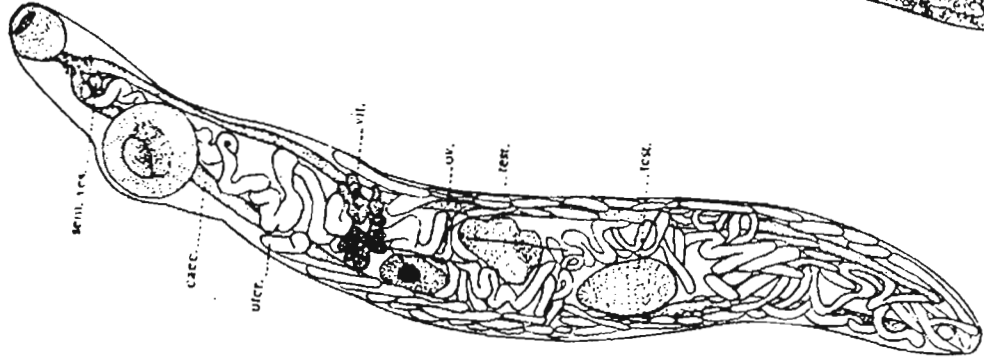
34C



34B



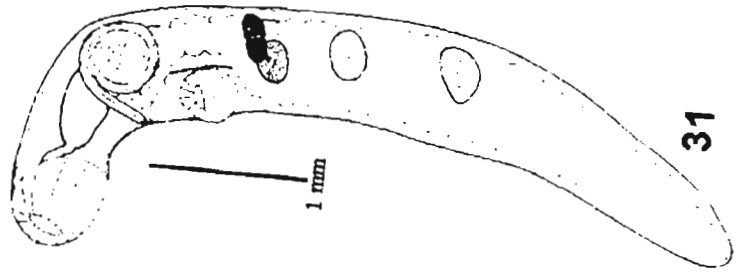
34A



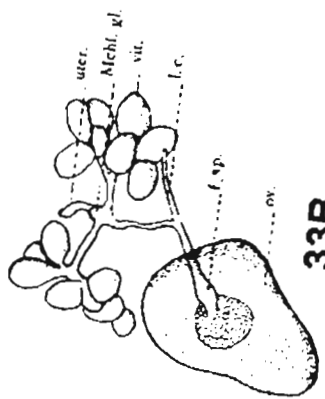
33A



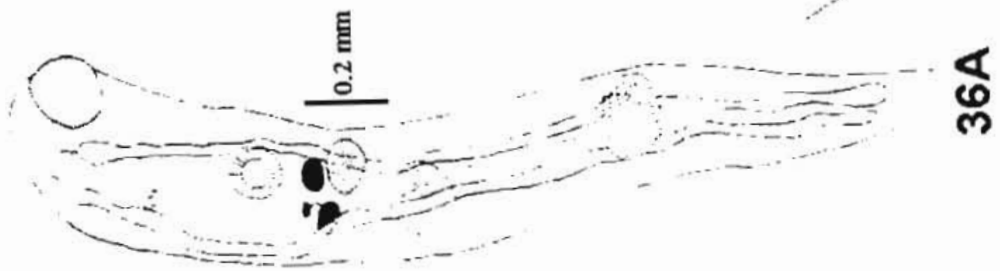
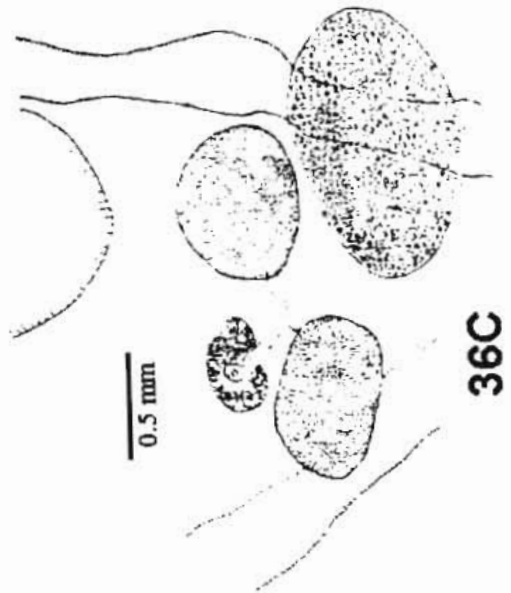
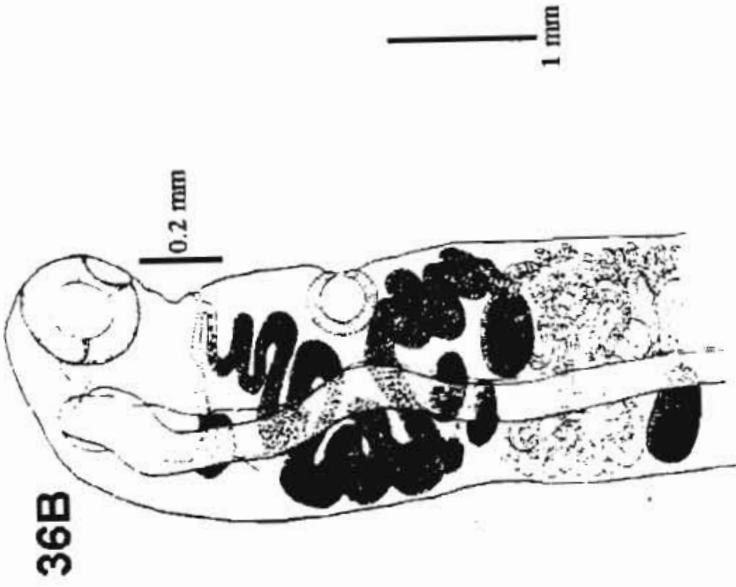
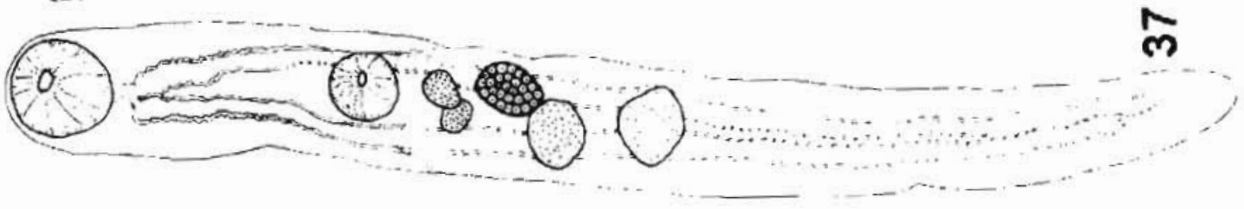
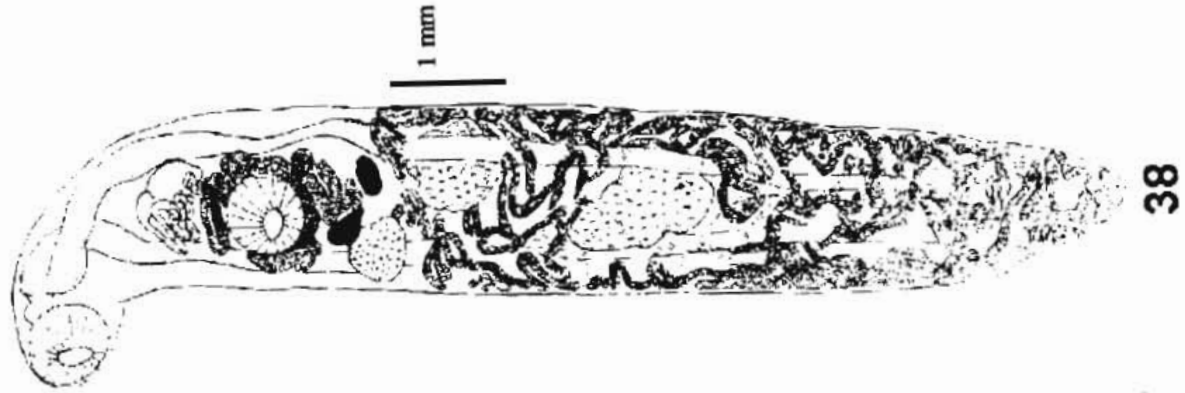
32

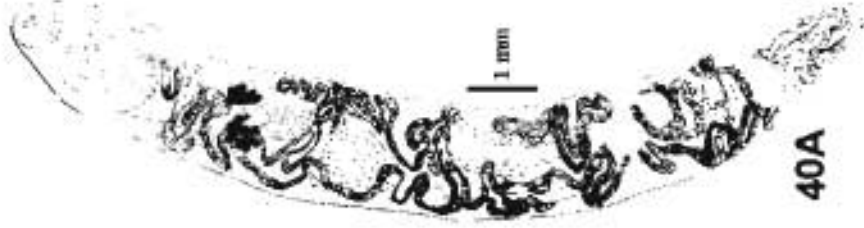
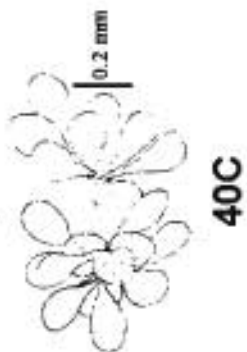
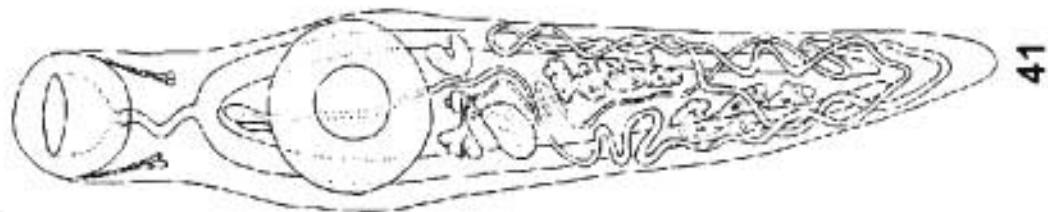


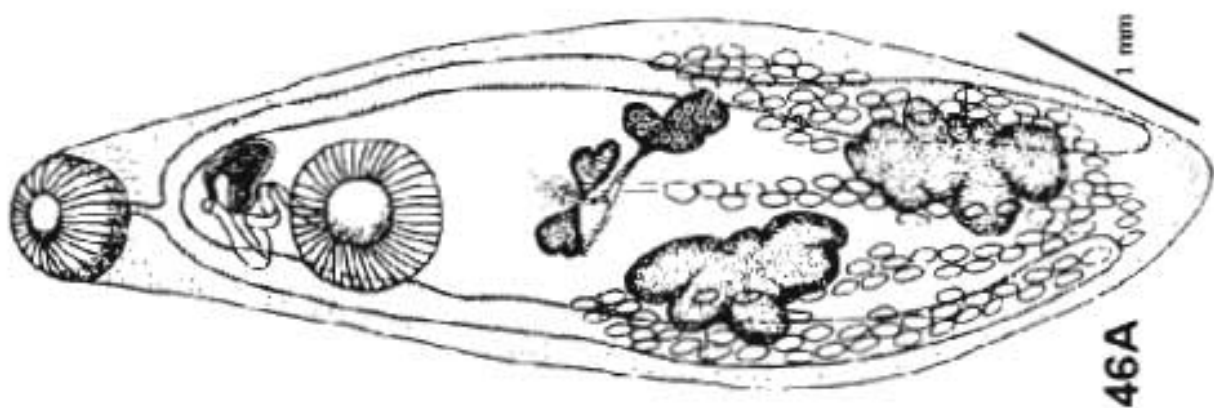
31



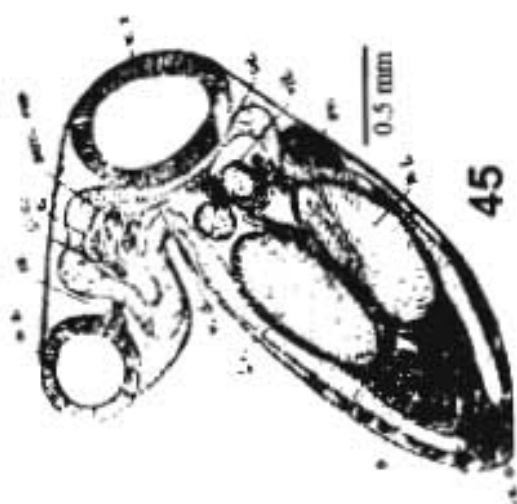
33B



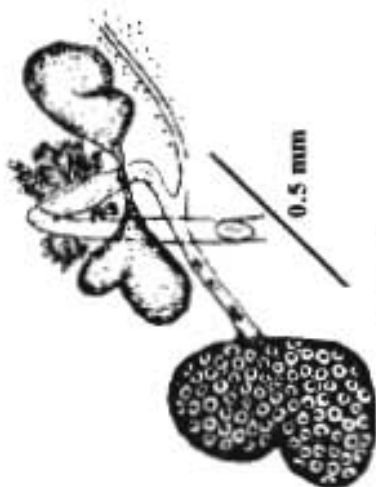




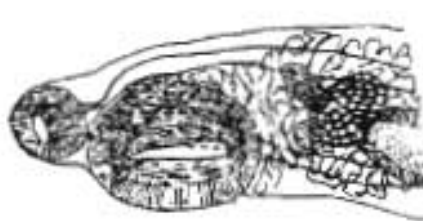
46A



45



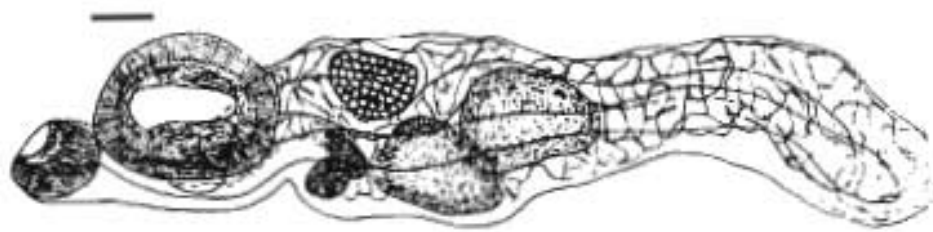
46B



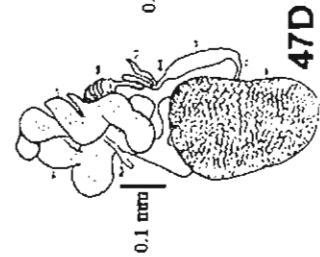
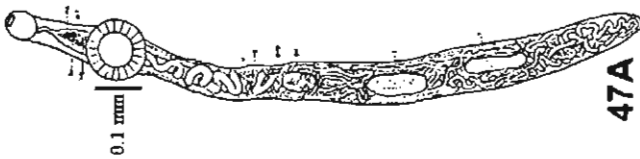
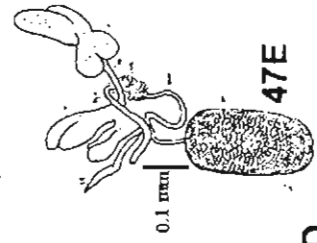
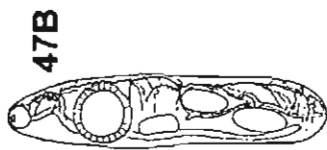
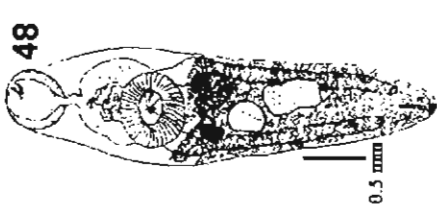
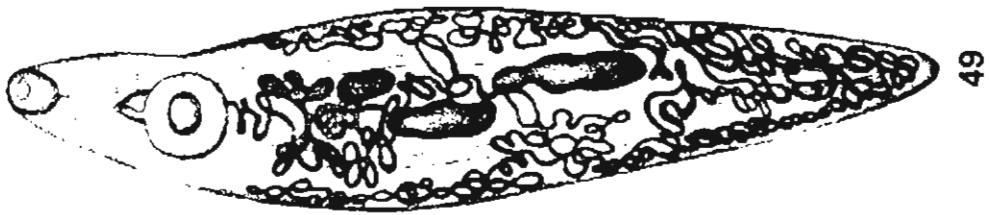
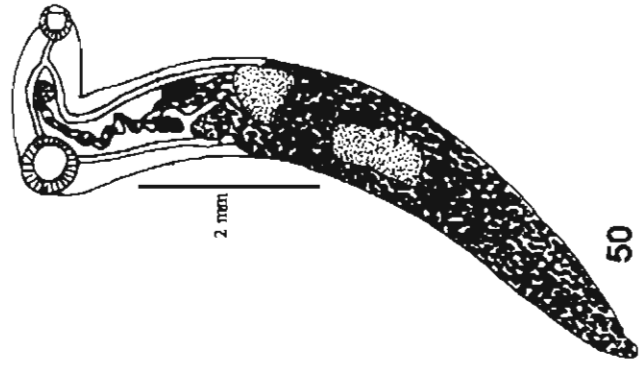
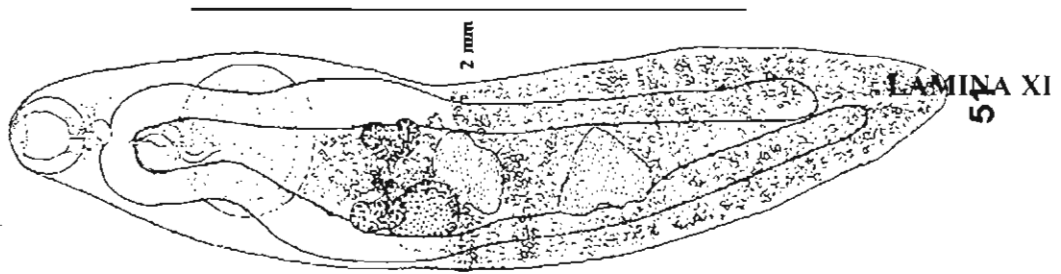
44B



44C



44A



DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Una de las tendencias más importantes en sistemática y biología evolutiva ha sido un incremento en la apreciación de la interconexión entre estos dos campos de conocimiento (Wiens, 1998). Por ejemplo, las filogenias están siendo más frecuentemente empleadas por biólogos evolutivos para estudios acerca de ecología y desarrollo (Brooks y McLennan, 1991) y los sistemáticos usan datos moleculares para incorporar cada vez más detalles de procesos evolutivos moleculares en sus análisis filogenéticos. Una de las áreas en la cual el enfoque filogenético ha tenido un impacto importante es el estudio de la variación intraespecífica y la delimitación de especies, principalmente a nivel molecular (Igawami *et al.*, 2000; Le *et al.*, 2000; Le *et al.*, 2002; Mavarez *et al.*, 2002; Morgan *et al.*, 2003), y aunque la morfología ha sido tradicionalmente la fuente de información para tratar de alcanzar los dos grandes objetivos de la sistemática (el delimitar especies y el reconstruir sus relaciones filogenéticas) (Wiens y Penkrot, 2002), invariablemente se ha tratado de dejar a un lado la variación observada a este nivel.

En muchos estudios filogenéticos los datos morfológicos se analizan previamente (objetiva o subjetivamente) para decidir si se incluye la información variable dentro de una especie (polimorfismo); en ocasiones los investigadores tratan de ignorarla incluyendo a un solo individuo por taxón y, generalmente, la variación observada tiende a ser excluida. Otra fuente de información que es de difícil manejo son los caracteres continuos, por lo que en ocasiones se excluyen en los análisis filogenéticos. Este problema ha provocado que los investigadores aumenten sus esfuerzos por incluir el máximo de información disponible para de esta manera elevar la resolución de sus hipótesis filogenéticas. Esto involucra a los caracteres con variación intraespecífica, así como a los caracteres continuos (morfométricos). En los últimos 15 años se han propuesto varias metodologías para tratar de aprovechar esta información; por un lado, se han propuesto métodos para la codificación de datos continuos y/o polimórficos (para una síntesis ver Wiens, 1999) y, por otro lado, se han propuesto metodologías para su inclusión en los análisis filogenéticos (Mickey y Johnson, 1976; Archie, 1985; Goldman, 1988; Torpe, 1984; Simon, 1983; Strait *et al.*, 1996; Thiele, 1993), ya que autores como Campbell y Frost (1993), Wiens (1995, 1998), Wiens y Servedio (1997, 1998), Guerrero *et al.* (2003) y Cardini y O'Higgins (2004) han argumentado y demostrado que los caracteres polimórficos pueden ser filogenéticamente informativos. Sin embargo, ha habido mucha controversia acerca de la inclusión de caracteres continuos en análisis cladísticos (Pimentel y Riggins, 1987; Chappill, 1989; Thiele, 1993; Wiens, 2001), ya que no existen reglas para la forma "correcta" de codificación de este tipo de caracteres.

Durante el desarrollo del estudio, se pudo detectar que las características morfológicas que se han tomado en cuenta para la taxonomía de este grupo de parásitos han sido principalmente aquellas que se refieren a la posición y la forma de los órganos reproductores sin considerar otras características, resultando en descripciones originales ambiguas, aunado al hecho de que la mayoría de éstas están basadas en observaciones realizadas a pocos ejemplares, por lo que la variación que pudiera existir dentro de algún taxón tampoco ha sido considerada. Esto ha dado como resultado la erección de una gran cantidad de especies, no solo en *Gorgoderina*, sino también en los géneros restantes que se encuentran en la misma subfamilia, en los cuales dicha variación no ha sido analizada aún a este nivel taxonómico. Aunado a que el descubrimiento de taxones nuevos dentro de los grupos ha evidenciado que las características morfológicas que en su momento fueron consideradas como diagnósticas son, en cambio, características compartidas entre los taxones de ese mismo grupo u otro cercanamente relacionado. Estas situaciones han provocado que la asignación de organismos recientemente colectados a una especie en particular sea difícil, por lo que generalmente se toman los criterios de distribución geográfica y tipo de hospedero para su identificación. Sin embargo, esta práctica ha incrementado la problemática en este grupo de gorgodéridos, pues se ha visto que la especificidad hospedatoria no es muy estricta (Capítulo I), y se han detectado variaciones morfológicas en poblaciones de especies con rangos de distribución amplios, a los cuales no se les había prestado la suficiente atención. Por ello mismo fue muy importante retomar en este estudio la taxonomía básica del grupo para determinar correctamente los ejemplares que se revisaron; para lo cual, la consulta del material tipo de cada especie fue muy importante. En aquellos casos en los que no fue posible obtener el material tipo, se consideraron los ejemplares “voucher” que fueran de la misma localidad y del mismo hospedero para incluirlos en el análisis y en el peor de los casos, cuando no se tuvo acceso al material biológico, solo se incluyó la información proporcionada en la descripción original y/o redescrpciones. Este nivel de estudio constituye la base de todo análisis subsiguiente, ya que la metodología que se siguió para la codificación de caracteres tiene como una base el que los taxones incluidos estén determinados correctamente.

Así mismo, fue necesario realizar estudios de microscopía electrónica de barrido (SEM) de ejemplares para recabar más información que nos permitiera reconocer variaciones a este nivel, que también ha sido poco explorado (Capítulo III). Estos estudios de la superficie del tegumento de los gusanos nos permitieron observar variación, así como rasgos comunes entre estos grupos, que son caracteres potencialmente importantes a niveles supraespecíficos.

Debido a que la morfología en cualquiera de los dos niveles estudiados (microscopía óptica o electrónica) no proporcionó la información suficiente para evaluar la variación dentro de una misma

especie, otra actividad importante para el estudio fue la colecta de material biológico fresco de ejemplares de poblaciones de una especie ampliamente distribuida con el objetivo de determinar si las variaciones morfológicas observadas eran taxonómicamente importantes. Este fue el caso de la especie *G. attenuata*, en la cual se han observado variaciones morfológicas intrapoblaciones. Una manera de evaluar esta situación fue el uso de información genética; ésta se incluyó en forma de secuencias parciales de los genes 28S del ADN nuclear y el COI del ADN mitocondrial. Estas secuencias con tasas de sustitución diferentes proporcionaron información entre especies –como en el primer caso- y a nivel intraespecífico –como en el último caso (Capítulo IV). En análisis previos de secuencias obtenidas para ambos marcadores a partir de material biológico de ejemplares de varias especies de gorgodéridos (análisis no incluidos en el presente trabajo), nos permitieron observar que en general existe una variación nucleotídica muy alta aún entre organismos de una misma población, que extrapolarlo esta información al nivel morfológico, parece indicar que la morfología que presentan los taxones dentro de este grupo de digéneos se ha conservado a lo largo de su historia evolutiva y que los cambios que se han realizado en ellos han sido más a niveles ecológicos y posiblemente fisiológicos –por ejemplo, en el ciclo biológico- que reflejados a nivel morfológico en las formas adultas. El análisis molecular señala que probablemente lo que se conoce como *G. attenuata* es un complejo de especies, más que tratarse de una especie polimórfica. Por esta razón, en el análisis filogenético solo se tomó la información proveniente de los ejemplares utilizados en la redescrición de dicha especie, para así no incluir mayor ambigüedad al análisis.

Volviendo al aspecto morfológico que fue la base principal en este trabajo, en el grupo de organismos bajo estudio –*Gorgoderina*- se detectó gran variación en el material biológico que fue consultado para cada especie, principalmente en lo referente a datos morfométricos, por lo que la codificación de estados de carácter fue realizada siguiendo tres metodologías (Capítulo V). En éstas, los caracteres morfométricos fueron incluidos como proporciones de una medida con referencia a una patrón (como la longitud corporal) en la mayoría de los casos y los caracteres cualitativos fueron codificados directamente en dos o más estados. De este estudio en particular resalta que el incluir o no la información polimórfica –en este caso en forma de datos morfométricos- tiene efecto en los resultados de los análisis, obteniéndose mejores resultados cuando ésta fue incluida. Cabe señalar que dentro del grupo de los digéneos no se tienen antecedentes de estudios filogenéticos que incluyan la variación intraespecífica descrita como caracteres morfométricos, por lo que el actual estudio es el primero que incorpora este tipo de información en un análisis cladístico.

Como ya se planteó al principio de esta sección, se requiere cada vez más mayor cantidad de información de diversas fuentes en los estudios filogenéticos, que son la base para cualquier otro

estudio biológico. Aunque es evidente que cada vez que se evalúa información nueva surgen preguntas nuevas, lo cierto es que cada vez que se anexa información nunca antes evaluada, es más probable reconstruir relaciones más robustas para posteriormente abordar otro tipo de estudios, como por ejemplo de ecología histórica o coevolución como ya se ha hecho en algunos grupos (Brooks y McLennan, 2002).

Concluyendo, es muy importante que en los estudios filogenéticos se incluyan caracteres de todas las fuentes de información disponibles y ya no solamente de la morfología, especialmente cuando ya se han apreciado problemas a este nivel. De igual manera, es importante que en este tipo de estudios el manejo de la información sea lo más objetivo posible, es decir, que se utilicen metodologías explícitas para tratar los datos antes de incluirlos en el análisis. De esta manera respetando la filosofía de la sistemática filogenética.

Literatura citada

- Archie, J. W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomy analysis. *Systematic Zoology*, 34: 326-345.
- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology.* University of Chicago Press, Chicago Illinois. 434 p.
- Brooks, D. R and D. A. McLennan. 2002. *The nature of the organism: An evolutionary voyage through space and time.* University of Chicago Press, Chicago. 676 p.
- Campbell, J. A. and D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 216: 1-121.
- Cardini, A. and P. O'Higgins. 2004. Patterns of morphological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 385-407.
- Chappill, J. A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*, 5: 217-234.
- Guerrero, J. A., E. De Luna and C. Sánchez-Hernández. 2003. Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 45-56.
- Goldman, N. 1988. Methods for discrete coding of variable morphological features for numerical analysis. *Cladistics*, 4: 59-71.

- Iwagami, M., L. Y. Lo, K. Su, P. F. Lai, M. Fukushima, M. Nakano, D. Blair, K. Kawashima and T. Agatsuma. 2000. Molecular phylogeographic studies on *Paragonimus westermani* in Asia. *Journal of Helminthology*, 74: 315-322.
- Le, T. H., D. Blair and D. P. McManus. 2000. Mitochondrial DNA sequences of human schistosomes: the current status. *International Journal for Parasitology*, 30: 283-290.
- Le, T. H., D. Blair and D. P. McManus. 2002. Mitochondrial genomes of parasitic flatworms. *Trends in Parasitology*, 18: 206-213.
- Mavarez, J., C. Steiner, J. P. Pointier and P. Jarne. 2002. Evolutionary history and phylogeography of the schistosome-vector freshwater snail *Biomphalaria glabrata* based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Heredity*, 89: 266-272.
- Mickevich, M. F. and M. S. Johnson. 1976. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. *Systematic Zoology*, 25: 260-270.
- Morgan, J. A. T., R. J. DeJong, F. Kazibwe, G. M. Mkoji and E. S. Loker. 2003. A newly-identified lineage of *Schistosoma*. *International Journal for Parasitology*, 33: 977-985.
- Pimentel R. A. and R. Riggins. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics*, 3: 201-209.
- Simon, C. 1983. A new coding procedure for morphometric data with an example from periodical cicada wing veins. Pages 378-382. En: *Numerical taxonomy* (J. Felsenstein, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Strait, D. S., M. A. Moniz and P. T. Strait. 1996. Finite mixture coding: A new approach to coding continuous characters. *Systematic Biology*, 45: 67-78.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9: 275-304.
- Thorpe, R. S. 1984. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. *Evolution*, 38: 244-355.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, 44: 482-500.
- Wiens, J. J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in Phrynosomatid Lizards. *Systematic Biology*, 47: 427-444.
- Wiens J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 327-62
- Wiens J. J. and T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in Spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, 51: 69-91.

- Wiens, J. J. and M. R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology*, 46: 332-345.
- Wiens, J. J. and M. R. Servedio. 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: performance of parsimony, distance, and likelihood methods. *Systematic Biology*, 47: 228-253.
- Wiens, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology*, 50: 688-699.