

00381

10
2ej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**HEMIURIFORMES DE PECES DE LA BAHIA DE
CHAMELA, JALISCO Y FILOGENIA DE LA SUBFAMILIA
BUNOCOTYLINAE DOLLFUS, 1960
(DIGENEA: HEMIURIDAE)**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
VIRGINIA LEON REGAGNON**

DIRECTOR DE TESIS:

DR. GERARDO PEREZ PONCE DE LEON

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1996



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

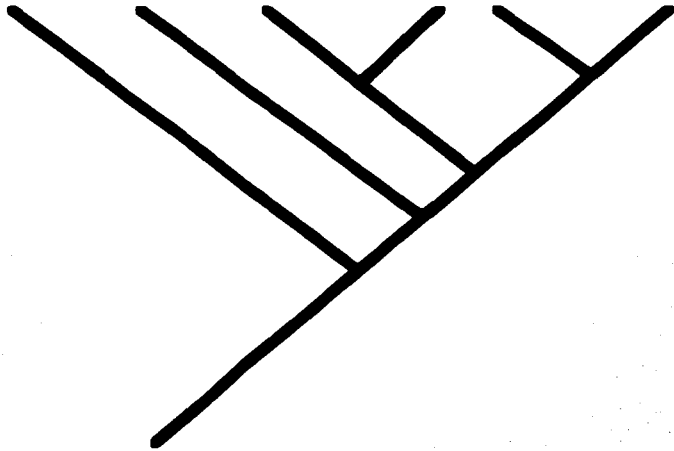
DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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.

**A mis papás y a Pablo, mi hermano,
quienes fueron los primeros en encausar mis
intereses hacia el fascinante mundo de la Biología,
fomentando la curiosidad de mis primeros años.**

A Sonia y a Martín, con amor infinito.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Hector Hernandez Macías y al Dr. Antonio Lot Helgueras, Directores del Instituto de Biología durante la realización de este trabajo de tesis, así como al Dr. Fernando Alvarez Noguera y al Dr. Harry Brailovsky Alperowitz, Jefes del Departamento de Zoología y al M. en C. Felipe Noguera, Jefe de la Estación de Biología "Chamela" por permitirme hacer uso de las instalaciones de este Instituto.

A mi director de tesis, el Dr. Gerardo Pérez Ponce de León, por ser un guía y un gran estímulo, pero sobre todo, por haberme demostrado que en esa posición, también se puede ser un buen amigo.

Al Dr. Daniel R. Brooks, quien amablemente contribuyó con sus ideas y consejos a lo largo de la realización de este trabajo de tesis y por brindarme su apoyo, que fue un enorme estímulo para mi desarrollo profesional.

Al Dr. Rafaél Lamothe Argumedo y a la Dra. Tila Ma. Pérez Ortiz, miembros del Comité Tutorial que siguió de cerca el desarrollo de esta tesis y la enriqueció con sus acertadas sugerencias y consejos.

A los miembros del H. Sínodo: Dra. Anita Hoffman Mendizabal, Dr. Fernando Alvarez Noguera, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca y Dr. Fernando Cervantez Reza, por la cuidadosa revisión del manuscrito y sus sugerencias.

Al M. en C. Luis García Prieto, de la CNHE, al Dr. Ralph Lichtenfels, curador, al Dr. Eric Hoberg y a la Dra. Patricia Pilitt de la USNPC, al Dr. Masaaki Machida, curador de la Colección Helmintológica del NSMT, a la Dra. Dely Noronha, curadora de la Colección Helmintológica del IOC, al Dr. Shunya Kamegai, curador y al Dr. Jun Araki, del MPM, por el préstamo de ejemplares.

A Claudia Aranda, Ma. Antonieta Arizmendi, Elizabeth Castillo, Elsa Espinosa, Fernando García, Luis García, Maribel Garzón, Agustín Jiménez, Georgina Lira, Berenit Mendoza, Griselda Pulido, Patricia Ramos y Coral Rosas por su valiosa ayuda en las colectas y procesamiento del material.

A Luis García, por haberme brindado su ayuda, sus consejos y por haber contribuido en gran medida a crear un ambiente propicio para el desarrollo de este trabajo.

A Scott Monks, por su ayuda en la recopilación de bibliografía, por su interés, sus consejos y sus palabras de aliento.

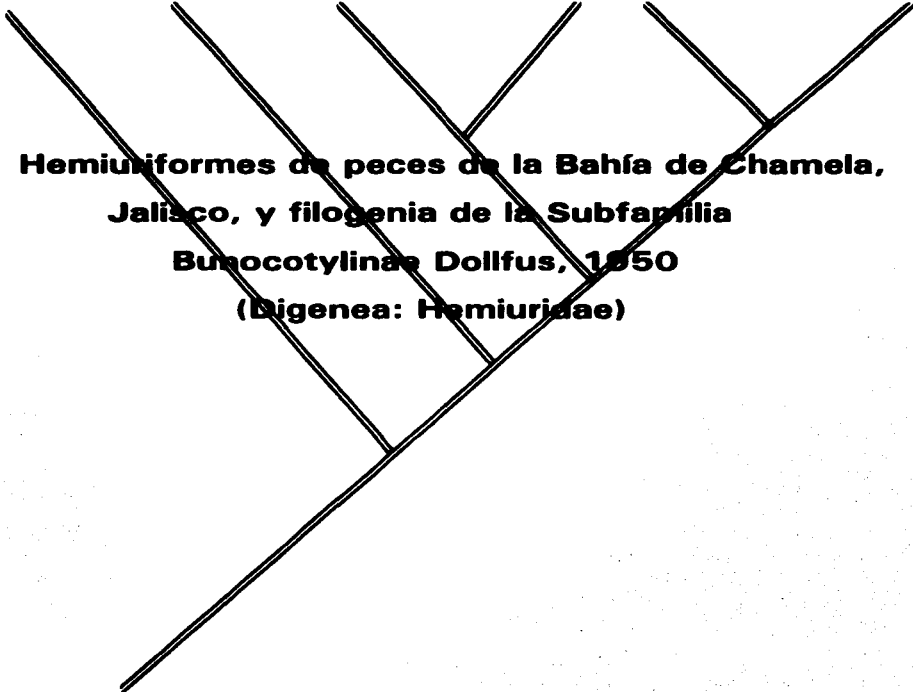
A Sergio Guillén, por haberme conseguido algunos artículos (a crédito) y por sus mensajes de correo electrónico.

A David Osorio, por su interés y su amabilidad.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Helmintología y del Departamento de Zoología, por el apoyo que me brindaron.

A mis papás, a mi hermana Ceci y a mi suegra Bertha, sin cuya cariñosa ayuda hubiera sido imposible la realización de este trabajo.

Especialmente agradezco a Sonia y a Martín, por aguantar el proceso.



**Hemiuriformes de peces de la Bahía de Chamela,
Jalisco, y filogenia de la Subfamilia
Bucocotylinae Dollfus, 1950
(Digenea: Hemiuridae)**

CONTENIDO

| | |
|--|-----|
| Presentación | i |
| Resumen | iii |
| Abstract | iv |
| CAPÍTULO 1. Introducción general | |
| 1.1. Los Hemiuriformes (morfología, biología y clasificación). | 1 |
| 1.2. Sistemática filogenética. | 3 |
| 1.2.1. El método. | 4 |
| 1.2.2. Sistemática filogenética en helmintos parásitos. | 5 |
| 1.3. Antecedentes. Hemiuriformes en México. | 6 |
| 1.4. Literatura citada. | 9 |
| CAPÍTULO 2. Hemiuriformes de peces de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. Descripción de una especie nueva del género <i>Hysterolecitha</i> Linton, 1910 (Digenea). | |
| 2.1. Resumen | 13 |
| 2.2. Introducción. | 14 |
| 2.3. Materiales y métodos. | 14 |
| 2.3.1. Trabajo de campo y laboratorio. | 15 |
| 2.3.2. Trabajo taxonómico. | 16 |
| 2.4. Resultados. | 16 |
| 2.5. Discusión. | 39 |
| 2.6. Literatura citada. | 41 |
| CAPÍTULO 3. Análisis filogenético de la Subfamilia Bunocotylinae Dollfus, 1950 (Digenea: Hemiuridae). | |
| 3.1. Resumen. | 46 |
| 3.2. Introducción. | 46 |
| 3.3. Materiales y métodos. | 47 |
| 3.3.1. Ejemplares examinados. | 47 |
| 3.3.2. Análisis realizados. | 48 |
| 3.4. Resultados. | 49 |
| 3.4.1. Taxa reconocidos | 49 |
| 3.4.2. Argumentación de caracteres | 49 |

| | |
|---|----|
| 3.4.3. Análisis filogenético de los Bunocotilinos | 54 |
| 3.5. Discusión. | 55 |
| 3.6. Literatura citada. | 59 |
| CAPITULO 4. Descripción de un nuevo género de la Subfamilia Bunocotylinae Dollfus, 1950 (Digenea: Hemiuridae). | |
| 4.1. Resumen. | 61 |
| 4.2. Introducción. | 61 |
| 4.3. Materiales y métodos. | 62 |
| 4.4. Resultados. | 62 |
| 4.5. Discusión. | 64 |
| 4.6. Literatura citada. | 65 |
| CAPITULO 5. Phylogenetic analysis of <i>Opisthadena</i> (Digenea: Hemiuridae) | |
| 5.1. Abstract | 67 |
| 5.2. Introduction | 67 |
| 5.3. Materials and methods | 68 |
| 5.3.1. Specimens examined | 68 |
| 5.3.3. Analyses performed | 69 |
| 5.4. Results. | 70 |
| 5.4.1. Taxa recognized | 70 |
| 5.4.2. Character argumentation | 70 |
| 5.4.3. Phylogenetic analysis | 72 |
| 5.5. Discussion | 72 |
| 5.6. Literature cited | 75 |
| CAPÍTULO 6. Conclusiones generales y perspectivas | 79 |

PRESENTACIÓN

Como parte de un inventario de los helmintos parásitos de peces marinos y estuarinos de la Bahía de Chamela, en la costa del estado de Jalisco, en el Pacífico Mexicano, se abordó el estudio taxonómico de los miembros del Orden Hemiuriformes. Se trata de un grupo particular de la Clase Digenea (Platyhelminthes: Trematoda), que constituye un componente importante de la fauna helmintológica de peces marinos, ya que es uno de los grupos de helmintos más comunes y diversos que se encuentran parasitando a este tipo de hospederos. Asimismo, estos organismos presentan una complejidad y variedad morfológicas muy grandes.

Las características biológicas que son típicas de estos organismos (su diversidad específica y complejidad morfológica), han determinado que la historia taxonómica del grupo sea realmente complicada, lo que despertó en nosotros un interés especial por esclarecer las relaciones genealógicas al menos, de una parte de este complicado conjunto de organismos, de manera que pudiéramos contribuir a la construcción de una clasificación natural del grupo. Con este fin, se abordó el estudio filogenético de los géneros de la subfamilia Bunocotylinae (Hemiuridae) y en particular, de las especies de un grupo de tres géneros de esta subfamilia: *Opisthadena*, *Neopisthadena* y *Mitrostoma*. Derivado del estudio sistemático de los géneros de bunocotilinos, se detectó la existencia de un género nuevo para la ciencia.

En el capítulo introductorio de esta tesis se ofrece un panorama general acerca de la biología de los Hemiuriformes, así como de los trabajos que anteceden al presente en cuanto al estudio de estos helmintos en México. Asimismo, se introduce al lector a las bases metodológicas de la sistemática filogenética y su aplicación en organismos parásitos.

Los capítulos 2 al 5 se presentan como trabajos de publicación independientes, por lo que cada uno cuenta con sus propios objetivos, metodología, resultados y discusión, así como de sus propias referencias bibliográficas. El formato de los capítulos difiere de uno a otro, de acuerdo con las instrucciones para los autores de las revistas a las que han sido sometidos o se someterán. En el segundo capítulo de esta tesis se proporciona el registro de los hemiuuriformes en nuestra zona de estudio, en el tercero se aborda el análisis filogenético de los géneros de la subfamilia Bunocotylinae en general y en el cuarto se describe el nuevo género

detectado durante este análisis. El capítulo 5 trata acerca del análisis filogenético de las especies de *Opisthadena*, *Neopisthadena* y *Mitrostoma*, tres géneros particulares de bunocotílinos y por último, en el capítulo 6 se resumen las conclusiones generales de este trabajo de tesis y se reflexiona acerca de las perspectivas en el estudio de la sistemática de estos organismos.

RESUMEN

En el presente trabajo se aborda el estudio taxonómico de los miembros del Orden Hemiuriformes (Platyhelminthes: Trematoda: Digenea) parásitos de peces de la Bahía de Chamela, Jalisco, México, así como el estudio de las relaciones filogenéticas de los géneros de la Subfamilia Bunocotylinae (Digenea: Hemiuridae) en general y en particular, las relaciones filogenéticas de las especies de los géneros *Opisthadena*, *Neopisthadena* y *Mitrostoma* (Bunocotylinae). En el capítulo 2 se proporciona el registro de los hemiuroides en la Bahía, que consta de 15 especies, de las cuales una es nueva y pertenece al género *Hysterolecitha* Linton, 1910. Se registran los estadios adultos de las especies *Parahemiurus merus* Linton, 1910, *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935, *Myosaccium ecaude* Montgomery, 1957, *Opisthadena dimidia* Linton, 1910, *Leurodera pacifica* Manter, 1940, *Gonocercella pacifica* Manter, 1940, *Dinurus longisinus* Looss, 1907, *Dinurus scombri* Yamaguti, 1934, *Ectenurus virgulus* Linton, 1910, *Hysterolecitha* sp. nov., *Aponurus laguncula* Looss, 1907, *Synaptobothrium apharei* (Yamaguti, 1970) Gibson y Bray, 1979, *Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774 y *Prosorchiopsis legendrei* Dollfus, 1947, así como estadios larvarios de la Subfamilia Didymozoinae. El análisis filogenético de los 16 géneros incluidos en la subfamilia Bunocotylinae (capítulo 3), basado en 30 series de transformación morfológica, produjeron dos árboles igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia de 0.621. La monofilia del grupo está sustentada por seis sinapomorfias. Los géneros *Ahemius*, *Aphanuroides*, *Aphanurus*, *Myosaccium* e *Indoderogenes* se separan independientemente de la rama basal del grupo. Los géneros *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Mitrostoma*, *Genolinea* y *Neotheletrum* se agrupan en un clado y *Monolecithotrema* aparece como su grupo hermano. *Theletrum* es el grupo hermano de todos ellos, *Duosphincter*, a su vez, es el grupo hermano de los anteriores y *Neotheletrum akeh* se separa en el siguiente punto de ramificación, constituyéndose como un nuevo género que se describe en el capítulo 4. El género nuevo se caracteriza por presentar un órgano de Juel, un receptáculo seminal uterino, un esfínter, un vesícula uterinos, así como el poro excretor en posición medio-ventral. El clado formado por *Saturnius* y *Bunocotyle* es el grupo hermano del anterior. Los árboles difieren solo en la posición del género *Genolinea* en relación con *Neotheletrum* y el clado

Opisthadena + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*. El árbol de consenso sugiere que el grupo de los bunocotilinos se originó a partir de un ancestro específico de peces de la familia Clupeidae distribuido en el Mar Árabe y Mar Mediterráneo (Mar de Tethys). El estudio sistemático particular de las especies de los géneros *Mitrostoma*, *Neopisthadena* y *Opisthadena* (capítulo 5) apoya el reconocimiento de 7 especies. *Opisthadena cortesi* se considera sinónimo de *O. dimidia* (como lo sugirió Overstreet en 1969) y *O. fujianensis* y *O. marina* se consideran *species inquirendae*. El análisis filogenético de las especies reconocidas, basado en 21 series de transformación produjo un solo árbol con un índice de consistencia de 0.735. *Mitrostoma nototherniae* es el grupo hermano del resto de los taxa y *Neopisthadena habeii* es el grupo hermano de las especies del género *Opisthadena*, que es monofilético. El árbol sugiere una distribución ancestral circumpacífica, y una asociación del grupo con hospederos de la familia Kyphosidae que surgió con el ancestro de los géneros *Neopisthadena* y *Opisthadena*.

ABSTRACT

This dissertation is about the taxonomic study of the members of the Order Hemiuriformes (Platyhelminthes: Trematoda: Digenea) parasitizing marine fishes in Chamela Bay, Jalisco, México, as well as the study of the phylogenetic relationships of the genera in the Subfamily Bunocotylinae (Digenea: Hemiuridae) in general, and particularly in the species in the genera *Opisthadena*, *Neopisthadena* and *Mitrostoma* (Bunocotylinae). In chapter 2 the taxonomic record of the hemiuriforms in the bay is given. The record includes 15 species, one of which is new and belongs to the genus *Hysterolecitha* Linton, 1910. Adult forms of the following species are registered: *Parahemiurus merus* Linton, 1910, *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935, *Myosaccium ecaude* Montgomery, 1957, *Opisthadena dimidia* Linton, 1910, *Leurodera pacifica* Manter, 1940, *Gonocercella pacifica* Manter, 1940, *Dinurus longisinus* Looss, 1907, *Dinurus scombri* Yamaguti, 1934, *Ectenurus virgulus* Linton, 1910, *Hysterolecitha* sp. nov., *Aponurus laguncula* Looss, 1907, *Synaptobothrium aphareii* (Yamaguti, 1970) Gibson y Bray, 1979, *Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774 and *Prosorchiopsis legendrei* Dollfus, 1947. Larval forms of the subfamily Didymozoinae are also reported. Phylogenetic analysis of the 16 genera included in the Subfamily

Bunocotylinae (chapter 3), based upon 30 morphological transformation series, produced two equally parsimonious trees, with a consistency index of 0.621. The monophyly of the group is supported by 6 sinapomorphies. Genera *Ahemirus*, *Aphanuroides*, *Aphanurus*, *Myosaccium* and *Indotherogenes* separate independently from the basal branch of the tree. Genera *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Mitrostoma*, *Genolinea* and *Neotheletrum* group together in a clade and *Monolecithotrema* appears as their sister group. *Theletrum* is the sister group them and *Duosphincter* is the sister group all. *Neotheletrum akeh* separates in the next node of the tree as a new genus, which is described in chapter 4. The new genus is characterized by the presence of a Juel's organ, a uterine seminal receptacle, uterine sphincter and vesicle, and the excretory pore in mid-ventral position. The clade formed by *Saturnius* and *Bunocotyle* is the sister group of the former. Trees differ only in the position of the genus *Genolinea* in relation with *Neotheletrum* and the clade *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*. Consensus tree suggests that bunocotilines originated from an ancestor specific to fishes of the family Clupeidae, distributed among the Mediterranean and Arabic Seas (Tethys Sea). Particular systematic study of the species of the genera *Mitrostoma*, *Neopisthadena* and *Opisthadena* (chapter 5) supports the recognition of 7 species. *Opisthadena cortesi* is considered a synonym of *O. dimidia* (as suggested by Overstreet in 1969) and *O. fujianensis* and *O. marina* are considered species *species inquirendae*. The phylogenetic analysis of the recognized species, based upon 21 morphological transformation series, produced a single most parsimonious tree, with a consistency index of 0.735. *Mitrostoma nototheniae* is the sister group of the rest of the taxa and *Neopisthadena habei* is the sister group of the species of the genus *Opisthadena*, which is monophyletic. The tree suggests an ancestral circumpacific distribution of the group, and an association with the host group (Kyphosidae) originated with the ancestor of the genera *Neopisthadena* and *Opisthadena*.

CAPÍTULO 1.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. LOS HEMIURIFORMES (biología, morfología y clasificación).

La clasificación de la Subclase Digenea (Platyhelminthes: Trematoda) en general, ha sido un tema controversial, sin embargo, hay grupos particulares, como el Orden Hemiuriformes Looss, 1899 (*sensu* Brooks *et al.*, 1985b), que representan problemas especiales en su clasificación, tanto por la gran diversidad de especies incluidas en ella (el Orden es uno de los más extensos de la Clase), como por la complejidad morfológica que caracteriza a sus miembros.

El Orden Hemiuriformes comprende especies que normalmente parasitan el aparato digestivo, particularmente el estómago, de peces. La mayoría son parásitos de teleósteos marinos, pero también parasitan a algunos peces dulceacuícolas, elasmobranquios y ocasionalmente anfibios y reptiles. Además de alojarse en el aparato digestivo de peces, se han encontrado parasitando diversos habitats, como la vejiga natatoria, vejiga urinaria, cavidad del cuerpo, boca, branquias y piel (Gibson y Bray, 1979). El ciclo de vida de estos organismos es complejo; el primer hospedero intermediario es un molusco, dentro del cual se desarrollan esporocistos y redias que dan origen a cercarias cistóforas. Las cercarias liberadas son consumidas por organismos planctónicos como copépodos y quetognatos, en cuya cavidad corporal se desarrolla la metacercaria. El adulto se desarrolla más comúnmente en el aparato digestivo de teleósteos marinos, aunque pueden encontrarse parasitando a otros grupos como se mencionó anteriormente (Yamaguti, 1975).

Los hemiuriformes forman un grupo muy diverso en cuanto al hábitat que ocupan y también en cuanto a su morfología; de hecho, autores como Gibson y Bray (1979), señalaron que la gran variación en la morfología de los adultos ha dado como resultado una considerable confusión con respecto a la validez, composición y sistemática de este grupo; adicionalmente ha sido

necesaria la creación de una terminología particular para nombrar sus estructuras (en especial aquellas relacionadas con el aparato reproductor), sin embargo, diversos autores, desde hace mucho tiempo, han nombrado cada estructura de manera diferente. En un intento por homogeneizar esta terminología, Manter (1970) y Gibson y Bray (1979) elaboraron extensos glosarios, tratando estos últimos autores, de asociar la morfología con la función de los órganos.

Looss (1907, 1908) fue quien sentó las bases para la clasificación de los hemiuroides tras sus numerosas descripciones; en 1923, Dollfus erigió la Superfamilia Hemiurida, con tres familias: Hemiuridae, Accacoeliidae y Syncoeliidae. Posteriormente, el grupo de los Hemiuroidea ha sido subdividido, condensado y vuelto a subdividir en numerosas ocasiones. En uno de los trabajos más recientes, Yamaguti (1971) separa a los hemiuroides en tres superfamilias y 17 familias, una de las cuales (Hemiuridae) tiene 25 subfamilias (Tabla 1). Lo anterior fue el resultado del reconocimiento, por parte de Yamaguti (1971), de una serie de descripciones deficientes o incompletas para la erección de nuevas subfamilias (Gibson y Bray, 1979). Este es un problema patente a todo lo largo de la historia taxonómica de este grupo, ya que la complejidad de las estructuras de los hemiuriformes hacen de su estudio una tarea muy minuciosa y la gran mayoría de las descripciones originales se encuentran incompletas o son imprecisas. El mismo Yamaguti (1971) señaló la importancia de considerar caracteres de las etapas larvianas de los digéneos para su clasificación; sin embargo, el desconocimiento de la mayoría de los ciclos de vida de estos organismos impide la generalización de este criterio.

Gibson y Bray (1979) se avocaron al estudio de los hemiúridos y la clasificación y reordenamiento que propusieron están basados en lo que ellos llaman la "morfología funcional" de los adultos, es decir, la morfología asociada a un intento por comprender la función de los órganos o sistemas; sin embargo, el principal problema al que se enfrentaron estos autores fue la ya mencionada deficiencia en las descripciones originales.

Posteriormente, Brooks *et al.* (1985b) y Brooks y McLennan (1993), en un intento por lograr una clasificación natural basada en el método Hennigiano de sistemática filogenética, reestructuraron la clasificación de Gibson y Bray (1979), proponiendo una hipótesis diferente (Tabla 1). El análisis realizado por Brooks y colaboradores (1985b) se basó en las diagnosis de las diferentes

familias de hemiúridos elaboradas por Gibson y Bray (1979); sin embargo, no existen análisis filogenéticos a un nivel taxonómico inferior. El análisis filogenético de cada una de las familias o subfamilias puede finalmente, resultar en una reestructuración radical de la clasificación propuesta en los trabajos anteriores, o quizá proporcione bases sólidas para apoyar alguna de ellas.

Tabla 1. Los Hemiuroideos. Esquemas clasificatorios recientes.

| Yamaguti, 1971 | Gibson y Bray, 1979 | Brooks y McLennan, 1993 |
|-------------------------|----------------------------|--------------------------------|
| HEMIUROIDEA | HEMIUROIDEA | HEMIURIFORMES |
| Bathycotyliidae | Accacoeliidae | Bivesiculidae |
| Botulidae | Azygiidae | Ptychogonimidae |
| Hemiuridae (25 subfams) | Bathycotyliidae | Azygiidae |
| Hirudinellidae | Bunocotyliidae | Hirudinellidae |
| Lampritremitidae | Derogenidae | Bathycotyliidae |
| Mabiaramidae | Dictysarcidae | Hemiuridae |
| Prosogonotrematidae | Hemiuridae | Hemiurinae |
| Ptychogonimidae | Hirudinellidae | Bunocotylinae |
| Sclerodistomidae | Isoparorchiidae | Derogeninae |
| | Lecithasteridae | Dictysarcinae |
| ACCACOELIOIDEA | Ptychogonimidae | Isoparorchiinae |
| 1 familia | Sclerodistomidae | Lecithasterinae |
| | Sclerodistomoididae | Sclerodistominae |
| ISOPARORCHIOIDEA | Syncoeliidae | Accacoeliidae |
| 7 familias | | Syncoeliidae |

1.2. 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 sistématas de todo el mundo.

A la escuela de seguidores de Hennig se la 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.

1.2.1. El método.

Hennig (1966) sugirió que los únicos caracteres que deben ser utilizados para determinar la ancestría común, son las sinapomorfias, es decir, los caracteres homólogos derivados compartidos. A diferencia de la escuela evolutiva, los filogeneticistas tienen criterios bien definidos para la identificación de homologías derivadas y ancestrales. Estos son los criterios morfológicos (similitud de posición, similitud especial y continuidad a través de formas intermedias), los criterios filogenéticos (posición filogenética o regla del grupo externo) y otros criterios auxiliares como el paleontológico, el embriológico y la correlación de las series de transformación (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991). Estos criterios se complementan en su aplicación y refuerzan o refutan hipótesis de homología. Existen algoritmos numéricos que se aplican al análisis cladístico y con el uso de las computadoras se han hecho relativamente populares (PAUP, McClade, Phylip).

La escuela cladista tiene diez convenciones para elaborar las clasificaciones y de esta manera se ha logrado una mayor estabilidad en ellas, incorporando términos como *sedis mutabilis* para aquellos grupos con politomías o relaciones inciertas, *incerta sedis* para aquellos que tengan situación incierta dentro de la clasificación, los grupos fósiles se incluyen como "plesiones" en la clasificación sin jerarquía definida y se indica la forma en que convencionalmente se incluirá a los híbridos dentro de la jerarquía, entre otras cosas (Hennig, 1966). Los cladistas han logrado una mayor

objetividad en sus métodos clasificatorios, ya que sus métodos son repetibles y las clasificaciones resultantes son más estables.

Esta escuela reconoce el concepto de monofilia *sensu* Hennig: "Un grupo monofilético es aquel que incluye al ancestro común inmediato y a todos sus descendientes", y son los únicos grupos válidos; los grupos parafiléticos no son unidades taxonómicas reconocibles (Hennig, 1966; Wiley, 1981).

Los dendrogramas que se utilizan en esta escuela son los cladogramas, en donde se expresa el patrón de ramificación y donde solo se incluyen taxa terminales, mientras que los ancestros son hipotéticos. Los cladogramas son una hipótesis de relación filogenética entre los organismos (Wiley, 1981).

1.2.2. Sistemática filogenética en helmintos parásitos.

En el periodo comprendido entre 1925 y 1977, aparecieron muy pocos esquemas evolutivos en la literatura parasitológica especializada y muchos de ellos se basaron exclusivamente en un carácter o complejo de caracteres, lo que provocó que fueran criticados por otros especialistas que hacían uso de caracteres diferentes para construir hipótesis evolutivas de esos grupos (Brooks y McLennan, 1993). Aunque era generalmente reconocido que las relaciones filogenéticas eran un componente importante del marco evolutivo, era también una creencia generalizada, aunque errónea (Brooks y McLennan, 1993), el hecho de que los parásitos, por sus condiciones de vida, poseían una plasticidad excepcionalmente elevada. Este hecho podría oscurecer dichas relaciones filogenéticas, por la gran cantidad de homoplasias que se observaban en los diversos grupos de parásitos. De esta manera, se buscó en diferentes grupos de caracteres el mayor respaldo para la reconstrucción de historias evolutivas de los grupos. Algunos autores recurrieron a los caracteres de los gusanos adultos, mientras que otros utilizaron caracteres larvarios; sin embargo, ninguna de estas estrategias resultó ser más confiable que la otra. Brooks y colaboradores (1985b) realizaron análisis filogenéticos de los Digéneos utilizando caracteres larvarios, así como caracteres de los estados adultos, obteniendo resultados muy similares en cuanto al nivel de homoplasias observado en ambos.

El estado de la sistemática de parásitos no sufrió cambios apreciables, hasta que se difundió un método más robusto para el análisis de las bases de datos ya existentes; éste fue desarrollado por Hennig (1966), como se

mencionó anteriormente. El primer estudio que utilizó los métodos de la sistemática filogenética en parásitos se publicó en 1977 (Brooks, 1977) y desde entonces el número de estudios de este tipo ha ido en aumento (Brooks *et al.*, 1985a, 1985b, Bandoni y Brooks, 1987; Brooks, 1989; Macdonald y Brooks, 1989; Boeger y Kritsky, 1993; Hoberg y Lichtenfels, 1994; Pérez-Ponce de León y Brooks, 1995).

1.3. ANTECEDENTES. Hemiuriformes en México.

El estudio de los hemiuriformes en México no se ha llevado al cabo de una manera sistemática, en cambio, se han realizado registros aislados en distintas localidades; a partir de estos trabajos, se tienen registradas 32 especies de Hemiuriformes en México, 27 de los cuales fueron colectados en peces marinos (Tabla 2).

Tabla 2. Registro previo de Hemiuriformes en México.

| Parásitos | Hospederos | Referencias |
|--|---|-------------------------------|
| <i>Aponurus trachinoti</i> Manter, 1940 | <i>Trachinotus rhodopus</i> | Pm Manter, 1940 |
| <i>Aponurus intermedius</i> Manter, 1934 | <i>Xenistius californiensis</i> , <i>Lythrulon flaviguttatum</i> , <i>Gymnothorax mordax</i> , <i>Scorpaena plumieri</i> , <i>Alphestes multiguttatus</i> , <i>Hemicaranx</i> sp | Pm Arai, 1962 |
| <i>Brachadena pyriformis</i> Linton, 1910 | <i>Lutjanus aratus</i> | Pm Bravo, 1956 |
| <i>Dinurus barbatus</i> (Cohn, 1902) Looss, 1907 | <i>Paralabrax maculofasciatus</i> | Pm Arai, 1962 |
| <i>Dinurus longisinus</i> Loss, 1907 | <i>Coryphaena hippurus</i> | Pm Lamothe <i>et al.</i> 1996 |
| <i>Ectenurus virgulus</i> Linton, 1910 | <i>Ocyurus chrysurus</i> , <i>Caranx bartholomei</i> | Pm Rufino, 1989 ¹ |
| <i>Elongoparorchis moniliovatus</i> (Texeira de Freitas y Kohn, 1967) Jones y Khalil, 1984 | <i>Bagre marinus</i> , <i>B. panamensis</i> | Pm Lamothe y Gomez, 1985 |
| <i>Elytrophallus mexicanus</i> Manter, 1940 | <i>Cathorops seemani</i> <i>Paranthias furcifer</i> | Pm Manter, 1940 |

¹Rufino, G. Y. 1989. Estudio taxonómico de algunos tremátodos de peces marinos y estuarinos de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 116 pp.

Tabla 2. Registro previo de Hemiuroides en México. Continuación.

| Parásitos | Hospederos | Referencias |
|--|--|--|
| <i>Genarchella astyanectis</i> (Watson, 1976) Kohn, Fernandes, Gibson y Fróes, 1990 | <i>Astyanax fasciatus</i> | Pd Scholz <i>et al.</i> , 1995a, 1995b |
| <i>Genarchella isabellae</i> (Lamothe, 1977) Kohn, Fernandes, Gibson y Fróes, 1990 | <i>Rhamdia guatemalensis</i> <i>Cichlasoma</i> spp. <i>C. fenestratum</i> <i>C. urophthalmus</i> <i>C. friedrichstahli</i> , <i>C. octofasciatum</i> , <i>C. pearsei</i> , <i>C. synspilum</i> , <i>Gambusia</i> <i>yucatanana</i> , <i>Gobiomorus</i> <i>dormitor</i> | Pd Lamothe, 1977 Jiménez <i>et al.</i> , 1981 Jiménez, 1993 Scholz y Salgado, 1994 Scholz <i>et al.</i> , 1995b |
| <i>Genarchella tropica</i> Mantel, 1936 | <i>R. guatemalensis</i> , <i>Gambusia</i> <i>yucatanana</i> | Pd Scholz <i>et al.</i> , 1995b |
| <i>Genolinea laticauda</i> Mantel, 1925 | <i>Kyphosus elegans</i> <i>Pomacanthus zonipectus</i> | Pm Lamothe, 1961 Arai, 1962 |
| <i>Halipegus amherstensis</i> Rankin, 1944 | <i>Rana montezumae</i> | Am Caballero, 1947 |
| <i>Halipegus occiduaalis</i> Stafford, 1905 | <i>Rana montezumae</i> , <i>R.</i> <i>piplens</i> | Am Caballero, 1941, 1947 |
| <i>Hirudinella ventricosa</i> Pallas, 1774 | <i>Euthynnus lineatus</i> | Pm Caballero y Caballero, 1971; Castillo, 1994 |
| <i>Hysteroleclitha crassivesiculata</i> Bravo, 1956 | <i>Cirrhitus rivulatus</i> | Pm Bravo, 1956 |
| <i>Hysteroleclitha elongata</i> Mantel, 1931 | <i>Mugil cephalus</i> | Pm Juárez y Salgado, 1989 |
| <i>Hysteroleclithoides</i> <i>pseudorosea</i> Bravo, 1956 | <i>Cirrhitus rivulatus</i> | Pm Bravo, 1956 |
| <i>Lampiritrema nipponicum</i> Yamaguti, 1940 | <i>Lampris regius</i> | Pm Arai, 1962 |
| <i>Lecithochirium magnaporum</i> Mantel, 1940 | <i>Gymnothorax mordax</i> | Pm Arai, 1962 |
| <i>Lecithochirium microstomum</i> Chandler, 1935 | <i>Scomberomorus sierra</i> , <i>Katsuwonus pelamis</i> , <i>Mycteroperca pardalis</i> , <i>Lutjanus guttatus</i> <i>Euthynnus lineatus</i> | Pm Lamothe, 1965 Castillo, 1994 ² |
| <i>Lecithochirium ostichthydis</i> Yamaguti, 1970 | <i>Gymnothorax</i> sp | Pm Lamothe <i>et al.</i> , 1996 |

²Castillo, S. E. 1994. Helmintofauna del "barrilete" *Euthynnus lineatus* (Scombridae) de la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 56 pp.

Tabla 2. Registro previo de Hemiuiriformes en México. Continuación.

| Parásitos | Hospederos | | Referencias |
|--|---|----|--|
| <i>Lecithochirium taboganus</i> (Sogandares, 1959) Gibson y Bray, 1979 | <i>Paralabrax maculofasciatus</i> , <i>Gymnotorax mordax</i> | Pm | Arai, 1962 |
| <i>Lecithochirium sinaloense</i> Bravo, 1956 | <i>Muraenesox coniceps</i> | Pm | Bravo, 1956 |
| <i>Leurodera decora</i> Linton, 1910 | <i>Haemulon plumieri</i> <i>H. sciurus</i> | Pm | Rufino, 1989 ¹ Sierra, 1984 ³ |
| <i>Leurodera pacifica</i> Manter, 1940 | <i>Lythrulon</i> sp | Pm | Bravo, 1956 |
| <i>Neotheletrum gravidum</i> Manter, 1940 | <i>Abudefduf sexatilis</i> | Pm | Manter, 1940 |
| <i>Neotheletrum lissosomum</i> Manter, 1940 | "Pez angel" | Pm | Manter, 1940 |
| <i>Opisthadena dimidia</i> Linton, 1910 | <i>Kyphosus incisor</i> <i>Kyphosus elegans</i> | Pm | Sierra, 1984 ³ León <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Opisthadena cortesi</i> Bravo, 1966 | <i>Kyphosus elegans</i> | Pm | Bravo, 1966 |
| <i>Parahemius merus</i> Linton, 1910 | <i>Sardinopsis caerulea</i> "Lenguado" | Pm | King, 1962 Lamothe <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Prosorchiis psenopsis</i> Yamaguti, 1934 | <i>Lepidochelys olivacea</i> | An | Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Tubulovesicula lindbergi</i> (Layman, 1930) Yamaguti, 1934 | <i>Leptocotus armatus</i> , <i>Paralichthys californiensis</i> , <i>Hypsopsetta guttulata</i> | Pm | King, 1962 |

Am = Amphibia; An = Anapsida; Pd = Peces dulceacuácolas; Pm = Peces marinos.

³Sierra, R. N. A. 1984. Descripción taxonómica de algunos tremátodos parásitos de peces marinos de la zona del Caribe Mexicano. Tesis Profesional Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 89 pp.

1.4. LITERATURA CITADA.

- ARAI, H.P. 1962. Tremátodos digeneos de peces marinos de Baja California, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **33**:113-130.
- BANDONI, S.M. y D.R. BROOKS. 1987. Revision and phylogenetic analysis of the Gyrocotylidea Poche, 1926 (Platyhelminthes: Cercomeria: Cercomeromorpha). *Can. J. Zool.* **65**: 2369-2389.
- BOEGER, W.A. y D.C. KRITSKY. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogeoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes). *Sys. Parasitol.* **26**: 1-32.
- BRAVO-HOLLIS, M. 1956. Tremátodos de peces marinos de aguas mexicanas. XI. Estudio de 17 digeneos de las costas del Pacífico, incluyendo seis especies nuevas y un género nuevo. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. (Ser. Zool.)* **27**:45-277.
- BRAVO-HOLLIS, M. 1966. Helmintos de peces de aguas mexicanas del Pacífico. XXIV. Descripción de *Opisthadena cortesi* n. sp. (Tremátodo). *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool.* **36**:141-145.
- BROOKS, D.R. 1977. Evolutionary history of some plagiorchid trematodes of anurans. *Syst. Zool.* **26**: 277-289.
- BROOKS, D.R. 1989. A summary of the database pertaining to the phylogeny of the major groups of parasitic platyhelminths, with a revised classification. *Can. J. Zool.* **67**: 714-720.
- BROOKS, D.R. 1985a. The phylogeny of *Cercomeria* Brooks, 1982 (Platyhelminthes). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* **52**: 1-20.
- BROOKS, D.R., R.T. O'GRADY y D.R. GLEN. 1985b. Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptive radiation. *Can. J. Zool.* **63**: 411-443.
- BROOKS, D.R. y D.A. MCLENNAN. 1993. *Parascript. Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press. Washington. 429pp.
- CABALLERO, C.E. 1941. Tremátodos de la Ciénaga de Lerma, México. I. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **12**: 623-641.
- CABALLERO, C.E. 1947. Sexta contribución al conocimiento de la parasitología de *Rana montezumae*. Redescrición de *Halipegus*

- amherstensis* Rankin, 1944. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **18**: 473-477.
- CABALLERO, C.E. y G. CABALLERO R. 1971. Estudios de la Colección de Tremátodos colectados por Howard A. Winter en peces del Océano Pacífico de México y de los Estados Unidos de Norteamérica. IV. *Rev. Biol. Trop.* **18**: 139-147.
- GIBSON, D.I. y R.A. BRAY. 1979. The hemiuroidea: terminology, systematics and evolution. *Bull. Br. Nat. Hist. Mus. (Zool.)* **36**:35-146.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana. 263 pages.
- HOBERG, E.P. y J.R. LICHTENFELS. 1994. Phylogenetic systematic analysis of the Trichostrongylidae (Nematoda), with an initial assesment of coevolution and biogeography. *J. Parasitol.* **80**: 976-997.
- JIMÉNEZ, G.M.I. 1993. Fauna helmintológica de *C. fenestratum* (Pisces: Cichlidae) del lago de Catemaco, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **64**: 75-78.
- JIMÉNEZ G.F., M.G. GUAJARDO, y H.C. BRISEÑO. 1981. Tremátodos de peces dulceacuícolas de Coahuila, México. I. *Quadripaludis luistoddi* gen. et sp. nov. (Trematoda: Derogenidae) parásitos de cíclidos endémicos de Cuatro Ciénegas. *The Southwestern Naturalist* **26**: 409-413.
- JUÁREZ, A.J. y G. SALGADO M. 1989. Helmintos de la "lisa" *Mugil cephalus* Lin. en Topolobampo, Sinaloa, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **60**: 279-298.
- KING, R. E. 1962. A new species of *Parahemiurus* and notes on *Tubulovesicula lindbergi* (Trematodes: Hemiuridae) from fishes of Bahía de San Quintín, Baja California. *Pacific Naturalist* **3**: 330-336.
- LAMOTHE, A. R. 1961. Estudio de dos tremátodos digeneos de peces marinos del Golfo de California, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* **32**: 219-233.
- LAMOTHE, A. R. 1965. presencia de los tremátodos *Bianum plicatum* (Linton, 1928) Stunkard, 1931 y *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935 en peces del Pacífico Mexicano. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México (Ser. Zool.)* **36**: 47-157.
- LAMOTHE, A. R. 1977. *Caballeroiella isabellae* gen. nov. sp. nov. (Trematoda: Hemiuridae) parásito de *Rhamdia guatemalensis*. *Excerta parasitológica*

- en memoria del Dr. Eduardo Caballero y Caballero. *Pub. Esp. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México.* 4: 207-213.
- LAMOTHE, A. R. y M. C. GÓMEZ P. 1985. Tremátodos de peces VII. Presencia de *Elongoparorchis moniliovatus* (Trematoda: Hemiuridae) en tres nuevos hospederos del Golfo de California, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México (Ser. Zool.)* 56: 683-692.
- LAMOTHE, A. R., L. GARCÍA, P., D. OSORIO S. y G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. En prensa. *Catálogo de la Colección Helmintológica del Instituto de Biología, UNAM*. Publ. Esp. Instituto de Biología - CONABIO. 500pp.
- LEON, R.V., G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN y L. GARCÍA P. 1997. Description of *Heteroplectanum oliveri* sp. n. (Monogenea: Diplectanidae) and comments on the helminth fauna of *Kyphosus elegans* (Perciformes: Kyphosidae) from Chamela Bay, México. *J. Helm. Soc. Wash.* 64: 000-000
- LOOSS, A. 1907. Zur Kenntnis der Distomenfamilie Hemiuridae. *Bibliographia Zoologica.* 31: 585-619.
- LOOSS, A. 1908. Beiträge zur Systematik der Distomen. Zur Kenntnis der Familie Hemiuridae. *Zool. Jb. (Syst.)* 26: 63-180.
- MACDONALD, C.A. y BROOKS, D.R. 1989. Revision and phylogenetic analysis of the North American species of *Telorchis* Luhe, 1899 (Cercaria: Trematoda: Digenea: Telorchidae). *Can. J. Zool.* 67: 2301-2320.
- MANter, H.W. 1940. Digenetic trematodes of Galapagos Islands and the neighbouring Pacific. *Allan Hancock Pacific Exped.* 2: 329-496.
- MANter, H.W. 1970. The terminology and occurrence of certain structures of digenetic trematodes, with special reference to the Hemiuroidea. In: Singh, K.S. and Tandan, B.K. (Eds.) *H. D. Srivastava. Commem. Vol. Izatnagar:* 27-33.
- PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G. y D.R. BROOKS. 1995. Phylogenetic relationships of the genera of the Pronocephalidae Looss, 1902 (Digenea: Paramphistomiformes). *J. Parasitol.* 81: 244-246.
- PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G., L. GARCÍA P. y V. LEÓN R. 1996. Gastrointestinal digenetic trematodes of Olive Ridley's Turtle (*Lepidochelys olivacea*) from Oaxaca, México. Taxonomy and infracommunity structure. *J. Helminthol. Soc. Wash.* 63: 76-82.

- RUFINO, G.Y. 1989. Estudio taxonómico de algunos tremátodos de peces marinos y estuarinos de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Profesional Facultad de Ciencias, UNAM. 116 pp.
- SCHOLZ, T. y G. SALGADO M. 1994. On *Genarchella isabellae* (Digenea: Derogenidae) from cichlid and pimelodid fishes in Mexico. *J. Parasitol.* **80**: 1013-1017.
- SCHOLZ, T., J. VARGAS V. y G. SALGADO M. 1995a. Revision of the genus *Genarchella* species (Digenea: Derogenidae) parasitizing fresh water fishes in México and Central America. *Jour. Nat. Hist.* **29**: 1403-1417.
- SCHOLZ, T., J. VARGAS V., F. MORAVEC, C. VIVAS R. y E. MENDOZA F. 1995b. Cenotes (sinkholes) of the Yucatán Peninsula, México, as habitat of adult trematodes of fish. *Folia Parasitologica* **42**: 37-47.
- SIERRA, R.N.A. 1984. Descripción taxonómica de algunos tremátodos parásitos de peces marinos de la zona del Caribe Mexicano. Tesis Profesional Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 89 pp.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York. 439 pags.
- WILEY, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks and V.A. Funk. 1991. *The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History Press, Lawrence, Kansas. 158 p.
- YAMAGUTI, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan. Vol. I. 1074 pp. Vol. II. 349 grabados.
- YAMAGUTI, S. 1975. *A synoptical review of the life histories of digenetic trematodes of vertebrates with special reference to the morphology of their larval forms*. Keigaku Publishing Co. Tokyo 590 pp.

CAPÍTULO 2.

HEMIURIFORMES DE PECES DE LA BAHÍA DE CHAMELA, JALISCO, MÉXICO. DESCRIPCIÓN DE UNA ESPECIE NUEVA DEL GÉNERO *HYSTEROLECITHA* LINTON, 1910 (DIGENEA).

León-Règagnon, V. *, G. Pérez-Ponce de León* y R. Lamothe-Argumedo* .
(Enviado a los Anales del Instituto de Biología de la UNAM. Marzo, 1996)

2.1. RESUMEN.

Se establece el registro de los hemiuriformes que parasitan a peces de la Bahía de Chamela, Jalisco, a partir de una muestra de 1102 hospederos examinados, que representan a 114 especies. El registro consta de 15 especies, de las cuales una es nueva para la Ciencia y pertenece al género *Hysterolecitha* Linton, 1910. Se registra a los adultos de *Parahemiurus merus* Linton, 1910, *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935, *Myosaccium ecaude* Montgomery, 1957, *Opisthadena dimidia* Linton, 1910, *Leurodera pacifica* Manter, 1940, *Gonocercella pacifica* Manter, 1940, *Dinurus longisinus* Looss, 1907, *Dinurus scombrí* Yamaguti, 1934, *Ectenurus virgulus* Linton, 1910, *Hysterolecitha* sp. nov., *Aponurus laguncula* Looss, 1907, *Synaptobothrium aphaei* (Yamaguti, 1970) Gibson y Bray, 1979, *Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774 y *Prosorchiopsis legendrei* Dollfus, 1947 así como larvas de la Subfamilia Didymozoinae. La especie nueva de *Hysterolecitha* se diferencia de los demás miembros del género por presentar una vesícula seminal globosa, una vesícula prostática que se conecta con el saco genital a través de un conducto largo y sinuoso y un saco genital musculoso bien desarrollado, con una vesícula hermafrodita bipartida en su interior. Finalmente, se discute cómo la gran capacidad de colonización de los representantes del grupo de los Hemiuriformes determina los patrones de distribución geográfica y hospedatoria de las especies colectadas y se señala la necesidad de unificar la terminología taxonómica de este grupo de digéneos

* Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, UNAM.

y la de realizar revisiones a nivel genérico, las cuales, aunadas con análisis filogenéticos, permitan construir una clasificación más natural del grupo.

Palabras clave: Hemiuriformes, peces marinos, *Hysteroleucitha* sp. nov., Chamela, México.

2.2. INTRODUCCIÓN.

En trabajos anteriores (Manter, 1940, 1947 y 1954; Yamaguti, 1970) se ha hecho evidente que los hemiuriformes son uno de los grupos de digéneos mejor representados y más diversos entre aquellos que parasitan a los peces marinos, aunque también se pueden encontrar parasitando a peces dulceacuícolas, anfibios y reptiles. Su taxonomía ha sido un tema muy controvertido, ya que su compleja morfología ha dado origen a una terminología especializada, que frecuentemente implica connotaciones distintas para diferentes autores. Asimismo, las descripciones de las especies no han sido suficientemente detalladas y algunas estructuras han sido caracterizadas erróneamente. En un intento por homogeneizar la terminología propia del grupo, Manter (1970) elaboró un glosario de estructuras y posteriormente Gibson y Bray (1979) realizaron una revisión detallada de la composición del grupo, así como de las estructuras características de estos organismos. Estas obras han propiciado que las descripciones nuevas sean más completas y la terminología más homogénea. Brooks *et al.*, (1985) realizaron un análisis filogenético de las familias del Orden Hemiuriformes, que les permitió proponer modificaciones a la clasificación tradicional del grupo. No obstante, la sistemática de éste sigue siendo un tema muy complejo y poco estudiado.

Como parte de un inventario de los helmintos que parasitan a peces marinos de la Bahía de Chamela, Jalisco, abordamos el estudio de este grupo de helmintos, esperando encontrar una alta diversidad específica, como es característico de los hemiuriformes de peces marinos. En este trabajo se proporciona el registro de los hemiuriformes, así como algunas consideraciones acerca de la taxonomía, especificidad hospedatoria y distribución de cada una de las especies.

2.3. MATERIALES Y MÉTODOS.

Entre octubre de 1992 y enero de 1996 se recolectaron 1102 peces pertenecientes a 114 especies en la Bahía de Chamela, Jalisco. Esta bahía se

encuentra localizada entre las coordenadas geográficas 19° 30´ N y 105° 6´ W, en la costa del Pacífico mexicano. Se encuentra delimitada por Punta Rivas al N y Punta Etiopía al S., en dirección NW/SE. La bahía está protegida por ocho islas de origen volcánico, entre las que destacan las Islas Cocinas, Pajarera, San Pedro y San Andrés (Fuentes y Espinosa, 1983¹). Esta zona es el punto de convergencia de tres sistemas de corrientes marinas muy importantes: la Corriente Norecuatorial, que es estacional y afecta solo las capas superficiales del océano; comienza a manifestarse en noviembre, fluyendo desde el Pacífico del Oeste, alcanza su desarrollo máximo en enero y termina en mayo. En ausencia de ésta, la deriva de superficie adyacente a la costa es hacia el Noroeste, con su máximo desarrollo en julio. La Corriente de California, como su nombre lo indica, sobresale la mayor parte del año en las cercanías de California dirigiéndose hacia el Sureste. La tercera corriente que influye sobre esta región es la Corriente Costera de Costa Rica, que de junio a diciembre sigue la costa de Centroamérica y México hacia el Noroeste, hacia Cabo Corrientes (Pacheco, 1991). El clima es cálido subhúmedo, con una temperatura anual promedio de 24.9°C y una precipitación pluvial anual de 748 mm (Bullock, 1986). Fuentes y Espinosa (1983¹) señalan la gran diversidad ictiológica de la zona, registrando 111 especies.

2.3.1. Trabajo de campo y laboratorio. Los hospederos fueron obtenidos mediante diferentes artes de pesca como la "red agallera", "chinchorro", "red de arrastre" y anzuelo. Fueron trasladados a la Estación de Biología Chamela, en hieleras y fueron sometidos a un examen helmintológico durante las cuatro horas siguientes a su obtención. Los digéneos fueron relajados con agua caliente y aplanados ligeramente entre porta y cubreobjetos utilizando como fijador el líquido de Bouin. Se almacenaron en alcohol al 70% para su posterior tratamiento. En algunos casos los helmintos fueron almacenados directamente en alcohol al 70%. Los gusanos fueron teñidos con paracarmin de Mayer, tricrómica de Gomori, hematoxilina de Delafield y de Ehrlich; posteriormente fueron montados en preparaciones totales con bálsamo de Canadá. Se realizaron esquemas con ayuda de una cámara clara. Las medidas están dadas en milímetros, indicándose el promedio y enseguida el intervalo

¹Fuentes, M. P. y H. Espinosa. 1983. Estudio de la ictiofauna de la Bahía de Chamela, Jalisco. Resúmenes III Simposio de Estaciones de Campo: "Los Tuxtlas" y "Chamela", Instituto de Biología, U.N.A.M.

entre paréntesis. Los términos prevalencia y abundancia se utilizan de acuerdo con las definiciones de Margolis *et al.* (1982).

2.3.2. Trabajo taxonómico. El presente registro se basa en el esquema de clasificación de los Hemiuriformes propuesto por Brooks *et al.* (1985). La terminología utilizada en las descripciones y caracterizaciones de las especies es aquella propuesta por Gibson y Bray (1979); en los casos que se tradujo libremente, la traducción se especifica la primera ocasión en que se utiliza el término. Para ratificar las determinaciones taxonómicas, así como para reexaminar algunos caracteres de importancia para el grupo, se examinaron ejemplares depositados en las siguientes colecciones: Colección Nacional de Helmintos, UNAM (CNHE), United States National Parasite Collection (USNPC), Meguro Parasitological Museum (MPM), National Sciences Museum, Tokyo (NSMT) e Instituto Oswaldo Cruz (IOC). El material helmintológico recolectado fue depositado en la Colección Nacional de Helmintos, UNAM (CNHE) y en la United States National Parasite Collection (USNPC). Los números de catálogo con que fueron depositados se señalan en cada caso.

2.4. RESULTADOS.

Del total de 114 especies de peces analizadas, el 25.4% se encontraron parasitadas con al menos una especie de hemiuriforme. Se establece un registro de 15 especies de hemiuriformes, parasitando preferentemente el estómago e intestino de sus hospederos (Tabla 1). La especie con los valores más altos de prevalencia y abundancia fue *Dinurus longisinus* Looss, 1907 en *Coryphaena hippurus* (100% y 208.7 respectivamente), aunque la mayoría de ellas presentaron valores muy bajos en ambos parámetros (Tabla 1).

A continuación se presenta una redescrición o caracterización somera de cada una de las especies de hemiuriformes ya conocidas, así como la descripción de la especie nueva, aportando información acerca de su situación taxonómica, especificidad hospedatoria y distribución geográfica. De esta manera se complementa la descripción original de algunas especies y se permite el estudio comparativo con ejemplares colectados en otras localidades y hospederos.

Familia Hemiuridae
Subfamilia Hemiurinae
***Parahemiurus merus* Linton, 1910**

(Fig. 1)

Caracterización basada en 25 ejemplares. Cuerpo alargado, de 1.10 (0.89-1.58) de largo por 0.29 (0.21-0.48) de ancho, con estrías cuticulares ("plications") extendiéndose desde el extremo anterior del cuerpo hasta el nivel de las glándulas vitelógenas. Ecsoma bien desarrollado, con 0.42 (0.18-0.68) de longitud. Ventosa oral terminal, 0.048 (0.038-0.061) de largo por 0.061 (0.058-0.067) de ancho. Acetábulo situado en el primer cuarto del cuerpo; mide 0.14 (0.12-0.15) de largo por 0.13 (0.10-0.19) de ancho. Relación entre ventosas 1:2.9. Faringe bulbosa, de menor tamaño que la ventosa oral; esfago ausente. Los ciegos se extienden hasta la parte media del ecsoma extendido, terminando separadamente; cuando se encuentra retraído, los ciegos no penetran el ecsoma. Poro genital posteroventral a la apertura bucal. Testículos preováricos, situados en tandem; vesícula seminal ovoide, postacetabular; *pars* prostática alargada, que se extiende hasta el nivel medio del acetábulo. Saco genital ("sinus sac") muy alargado; órgano copulador ("sinus organ") temporal. Atrio genital presente. Ovario situado en el tercio medio del cuerpo. Glándulas vitelógenas postováricas, constituidas por dos masas compactas dispuestas oblicuamente. Presentan un receptáculo seminal uterino. Utero principalmente preovárico. Vesícula excretora en forma de "Y", bifurcándose al nivel de los testículos y uniéndose sus ramas dorsalmente a la ventosa oral.

Hospederos en Chamela: Clupeidae: *Harengula thrissina*, *Opisthonema libertate*. Engraulidae: *Anchoa halleri*. Haemulidae: *Orthopristis brevipinnis*, *Haemulon flavigutattum*, *Ortostoechus maculicauda*. Balistidae: *Balistes polylepis*.

Habitat: Estómago e intestino.

CNHE: 2633 al 2641, 2798 al 2803

Comentarios. *Parahemiurus* Vaz y Pereira, 1930 es un género con una distribución muy amplia, principalmente en aguas templadas y tropicales de todo el mundo. *Parahemiurus merus* fue descrita por Linton en 1910 como la especie tipo y posteriormente se han descrito alrededor de 22 especies, sin embargo, Bray (1990) realizó una revisión detallada del género y declaró en sinonimia a muchas de ellas, reconociendo como válidas solo a siete, mientras

que a seis más las consideró como *species inquirendae*. King (1962) describió a *P. noblei* como parásito de *Sardinopsis coerulea* en la Bahía de San Quintín, en Baja California, especie que fue sinonimizada posteriormente por Bray (1990) con *P. merus*. Recientemente, Lamothe *et al.* (en prensa) registraron a *P. merus* en un "lenguado" de especie no identificada de Ensenada, Baja California Norte. Los ejemplares que se registran en este trabajo, se asemejan a *P. merus* por poseer glándulas vitelógenas en forma de dos masas ovales, porque presentan estrías cuticulares solo hasta el nivel de los testículos y no posteriores y porque presentan una faringe de menor tamaño que el saco genital. Difieren de las descripciones anteriores por presentar una relación mayor entre las ventosas; sin embargo, Bray (1990) demostró la gran variación intraespecífica de estos caracteres morfológicos, como resultado de los procesos de fijación y aplanamiento, por lo que consideramos que los ejemplares de Chamela pertenecen a la especie *P. merus*.

El número de hospederos parasitados por esta especie en Chamela es el más alto de todos los hemiuriformes adultos registrados en este trabajo, sin embargo, solamente se presentó con gran abundancia en *H. thrissina* y como infección accidental (por los valores tan bajos de prevalencia y abundancia) en el resto de los casos. Estos resultados coinciden con los registrados previamente por Bray (1990) en el sentido de que esta especie de helminto parasita a peces de la familia Clupeidae como hospederos preferenciales. A pesar de tener un amplio espectro de hospederos, tanto en la Bahía de Chamela, como en el resto del mundo, es mucho más frecuente en estos peces (Bray, 1990).

***Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935**

(Figs. 2 a, b)

Caracterización basada en 31 ejemplares. Medidas obtenidas a partir de 10 de ellos. Cuerpo alargado, con el extremo posterior engrosado. Mide 2.9 (1.8-3.9) de largo por 0.6 (0.4-0.8) de ancho máximo al nivel del acetábulo. Carecen de estrías cuticulares. Ecsoma bien desarrollado. Lóbulo preoral, en ocasiones doblado sobre la ventosa oral; esta última mide 0.13 (0.09-0.18) de largo por 0.15 (0.11-0.18) de ancho. Acetábulo en el tercio anterior del cuerpo, mide 0.45 (0.28-0.54) de largo por 0.44 (0.31-0.49) de ancho. Relación entre ventosas 1:3.5 (1:2.9-4.6). Cavidad preacetabular con una estructura muscular rodeando la abertura y células glandulares bien

desarrolladas en el fondo (Fig. 2b). Faringe bulbosa, esófago ausente. los ciegos se extienden hasta la región posterior del cuerpo, sin penetrar en el ecsoma. Testículos oblicuos, inmediatamente postacetabulares. Vesícula seminal sacular, trilocular, con el extremo posterior sobrelapándose con el borde anterior del acetábulo. *Pars* prostática bien desarrollada, alargada, comunicándose con la vesícula prostática en su extremo proximal, dentro del saco genital (complejo genital terminal tipo "*musculus*" sensu Manter y Pritchard, 1960). Saco genital bien desarrollado, de forma ovoide. Conducto hermafrodita con paredes musculosas. Poro genital ventral al borde posterior de la faringe. Ovario ovoide, situado en el último tercio del cuerpo. Glándulas vitelógenas en forma de dos masas lobuladas. La forma y longitud de los lóbulos varía de un ejemplar a otro, pudiendo ser del mismo ancho que largo, hasta ser dos veces más largos que anchos. Presentan un receptáculo seminal uterino. El útero desciende posterior a las vitelógenas y asciende formando numerosas asas hasta desembocar en el conducto hermafrodita, en seguida de la vesícula prostática. Huevos numerosos, miden 0.018 (0.015-0.021) de largo por 0.011 (0.009-0.013) de ancho. Vesícula excretora en forma de "Y"; los brazos se unen dorsalmente a la ventosa oral. Poro excretor terminal.

Hospederos en Chamela: Scombridae: *Euthynnus lineatus*², *Sarda orientalis*. Lutjanidae: *Lutjanus colorado*. Carangidae: *Citula dorsalis*. Fistularidae: *Fistularia petimba*. Engraulidae: *Anchoa halleri*.

Habitat: Estómago e intestino.

CNHE: 1589, 1590, 2756 al 2761

Comentarios. *Lecithochirium* Lühe, 1901 es un género que contiene alrededor de 100 especies. La morfología de este grupo es especialmente complicada debido a la presencia de caracteres taxonómicos que están ausentes en otros hemiúridos, como son las modificaciones de la ventosa oral, la presencia o ausencia de una cavidad preacetabular ("preacetabular pit") y ciertas modificaciones en el complejo reproductor terminal. Esto ha provocado que la taxonomía del grupo y de los géneros relacionados *Sterrhurus* Looss, 1907 y *Separogermiductus* Skrjabin y Guschanskaja, 1955 sea un tema muy controvertido. Manter y Pritchard (1960) realizaron un intento por esclarecer

²Ejemplares registrados por Castillo, S. E. 1994. Helmintofauna del "barrilete" *Euthynnus lineatus* (Scombridae) de la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 56 pp.

la situación taxonómica de estos géneros y posteriormente Gibson y Bray (1979) los declararon en sinonimia con *Lecithochirium*.

Nuestros ejemplares se diferencian de la mayoría de las especies de *Lecithochirium* que se han registrado en América, Islas Galápagos y Hawaii; por presentar una ventosa oral sin elevaciones, glándulas vitelógenas con lóbulos cortos, una vesícula seminal no muscular, complejo reproductor terminal del tipo "*musculus*" y por una cavidad preacetabular glandular (Fig. 2b).

Las únicas especies que comparten estas características son *L. synodi* Manter, 1931, *L. microstomum* Chandler, 1935, *L. sinaloense* Bravo, 1956, *L. bothi* Yamaguti, 1970, *L. kawakawa* Yamaguti, 1970 y *L. kawalea* Yamaguti, 1970. Los ejemplares recolectados en Chamela se diferencian de *L. bothi* y *L. kawalea* por presentar una vesícula prostática interna al saco genital, que en esas especies es externa. Se diferencian de *L. kawakawa* por carecer de las proyecciones papilares en el ecsoma, características de esa especie (USNPC 63773) y por presentar un relación menor entre las ventosas (1:3.5 en comparación con 1:2.8 de *L. kawakawa*). En *L. synodi* (USNPC 8435), la relación entre ventosas (1:2) y el tamaño de los huevos (0.012-0.016 x 0.007-0.009) son menores que en el material de Chamela (1:3.5 y 0.015-0.021 x 0.009-0.013). *Lecithochirium sinaloense* fue sinonimizado con *L. microstomum* por Manter y Pritchard (1960). Los ejemplares recolectados en Chamela son muy semejantes a *L. microstomum*, aunque difieren de las descripciones previas por presentar una relación entre ventosas menor (1:3.5 en comparación con 1:2.8 en *L. microstomum*). Muy probablemente la variación observada puede deberse a los procedimientos de muerte y fijación, por lo que consideramos que estos ejemplares pertenecen a esta especie.

Recientemente Bray (1991) realizó una revisión del género y distinguió diferentes grupos de especies basándose principalmente en las características del complejo genital terminal, la presencia o ausencia y la naturaleza glandular de la cavidad preacetabular, las modificaciones de la ventosa oral y la naturaleza muscular de la vesícula seminal. De acuerdo con esta propuesta, *L. microstomum* forma parte de un conjunto de ocho especies que se caracterizan por presentar una cavidad preacetabular no glandular; sin embargo, al consultar los paratipos de esta especie (USNPC 39521; 67666), observamos que esta estructura presenta un carácter claramente glandular,

por lo que consideramos que la propuesta de Bray (1991) no es una agrupación natural.

Lecithochirium microstomum fue registrado previamente en el Pacífico mexicano en *Muraenesox coniceps* (Bravo, 1956), *Scomberomorus sierra*, *Katsuwonus pelamis*, *Mycteroperca pardalis*, *Lutjanus guttatus* (Lamothe, 1965) y *Euthynnus lineatus* (Castillo, 1994²), ampliándose con este registro el número de hospederos de este hemiúrido. A pesar de haberse registrado parasitando a numerosas especies, el hospedero preferencial de este helminto en Chamela de acuerdo con los valores de prevalencia y abundancia, es el escómbrido *Euthynnus lineatus*.

Subfamilia Bunocotylinae

Myosacclum ecaude Montgomery, 1957

(Figs. 3 a,b)

La caracterización de esta especie se basa en 30 ejemplares. Son hemiúridos de cuerpo alargado, 1.02 (0.92-1.12) de largo por 0.32 (0.28-0.35) de ancho. Ecsoma ausente. Estrías cuticulares desde el extremo anterior hasta el nivel del receptáculo seminal. Ventosa oral 0.073 (0.064-0.08) de largo por 0.088 (0.077-0.100) de ancho; acetábulo 0.17 (0.15-0.19) por 0.18 (0.14-0.21). Relación entre ventosas 1:2.3. Faringe bulbosa, esófago muy corto, los ciegos terminan separadamente cerca del extremo posterior del cuerpo. Poro genital ventral a la faringe. Saco genital alargado; órgano copulador temporal. Dos testículos diagonales, preováricos. Vesícula seminal sacular que se extiende posteriormente al acetábulo hasta el nivel del testículo posterior; vesícula prostática anterior y dorsal al acetábulo, con paredes gruesas y con fibras musculares dispuestas en diagonal. Ovario ovoide, inmediatamente posterior al testículo posterior; glándulas vitelógenas en forma de dos masas compactas posterolaterales al ovario. Receptáculo seminal ciego ("blind seminal receptacle") situado posteriormente al ovario. Huevos 0.028 (0.026-0.029) de largo por 0.011 (0.010-0.013) de ancho, con un filamento apical que mide 0.007 (0.006-0.01) (Fig. 3b). Vesícula excretora en forma de "Y", con un bulbo en su extremo posterior. Las ramas excretoras se unen dorsalmente a la faringe. Poro excretor amplio y terminal.

Hospederos en Chamela. Clupeidae: *Opisthonema libertate*, *Harengula thrissina*.

Habitat: Estómago, intestino y ciegos intestinales.

CNHE: 2791 al 2797

Comentarios: El género *Myosaccium* fue descrito originalmente por Montgomery (1957) para incluir a *M. ecaude*, parásito de *Sardinops caerulea* de California como especie tipo. Kohn y Bührnheim (1964) registraron la presencia de esta especie en *Sardinella auritta* en Brasil. Posteriormente, Overstreet (1969) transfirió a este género a *Neogenolinea opisthonemae* Siddiqi y Cable, 1960 descrita originalmente como parásito de *Opisthonema oglinum* de Puerto Rico (Siddiqi y Cable, 1960). La principal diferencia entre ambas especies es la presencia de filamentos en los huevos de *M. ecaude* y su ausencia en *M. opisthonemae* sin embargo, Overstreet (1969), al examinar paratipos de *M. ecaude*, no pudo distinguir dichos filamentos y sugirió que, al colapsarse los huevos, pueden aparentar la presencia de filamentos. Al examinar los ejemplares tipo de ambas especies (USNPC 38185 y 39393), pudimos observar que además de la forma de los huevos y la presencia de filamentos en éstos, hay otro carácter que permite distinguir ambas especies, que son los músculos fuertemente desarrollados y dispuestos en diagonal de la vesícula prostática en *M. ecaude*, que le dan una apariencia espiralada. Los ejemplares colectados en la Bahía de Chamela presentan huevos con filamentos, que no son distinguibles claramente cuando se observan dentro del útero, por encontrarse muy compactados, sin embargo, al desgarrar uno de los ejemplares y separar los huevos, los filamentos se pueden observar claramente. Además, presentan una vesícula prostática con la musculatura en diagonal típica de la especie.

Las especies de este género muestran una marcada especificidad hospedatoria hacia peces de la familia Clupeidae y se distribuyen en los mares templados y tropicales de América, *M. opisthonemae* en el Golfo de México y *M. ecaude* en las costas del Pacífico y el Atlántico.

***Opisthadena dimidia* Linton, 1910**

(Fig. 4)

Caracterización basada en 23 ejemplares. Cuerpo alargado, de 7.2 (6.6-8.0) de largo por 0.87 (0.82-0.91) de ancho. Estrías cuticulares y escama ausentes. Ventosa oral subterminal, 0.21 (0.18-0.25) de largo por 0.17 (0.14-0.19) de ancho, provista con un número variable de papilas orales. Acetábulo situado en el primer tercio del cuerpo; mide 0.66 (0.56-0.71) de largo por 0.63 (0.54-0.70) de ancho. Pliegue de la pared del cuerpo postacetabular.

Relación entre ventosas 1:3.4. Faringe bulbosa, esfago ausente, los ciegos terminan separadamente, cercanos al extremo posterior del cuerpo.

Porro genital ventral a la faringe. Testículos preováricos situados en tandem; vesícula seminal ovoide, situada en el tercio medio del cuerpo; *pars* prostática muy alargada, comunicada con el saco genital por un conducto eyaculador largo. Saco genital piriforme, órgano copulador temporal. Ovario situado en el tercio posterior del cuerpo. Glándulas vitelógenas en forma de dos masas compactas postováricas, dispuestas en tandem. Receptáculo seminal ciego anterior y sobrelapándose con el ovario. Utero principalmente preovárico. Huevos de 0.028 (0.027-0.03) de largo por 0.011 (0.009-0.0012) de ancho. Vesícula excretora bulbosa en el extremo posterior, bifurcándose posterior al acetábulo, ramificándose profusamente en la región preacetabular y uniéndose dorsal a la ventosa oral. Porro excretor amplio.

Hospedero en Chamela: *Kyphosus elegans* (Kyphosidae) (ejemplares registrados por León-Règagnon *et al.*, 1997).

Habitat: Estómago.

CNHE: 2631, 2632

USNPC: 84875

Comentarios: El género *Opisthadena* Linton, 1910 comprende 8 especies distribuidas como parásitos de peces en los mares templados y tropicales de todo el mundo. La taxonomía del género es complicada, ya que los caracteres que han sido utilizados para distinguir a las diferentes especies muestran una gran variabilidad. La especie tipo, *O. dimidia*, fue descrita originalmente como parásito de *Kyphosus sectatrix* y *K. incisor* de Florida (Linton, 1910). Posteriormente ha sido registrada de *Kyphosus* spp. en Florida (Manter, 1947; Overstreet, 1969), Panamá y las Indias Británicas (Sogandares-Bernal, 1959), Australia (Manter, 1966), Japón (Machida, 1980), Mar Caribe (Sierra, 1984) y del Pacífico mexicano (León-Règagnon *et al.*, 1997). *Opisthadena cortesi* fue descrita del Golfo de California parasitando a *K. elegans* (Bravo-Hollis, 1966). Overstreet (1969) declaró esta especie en sinonimia con la especie tipo. *O. kuwaiti* Al-Yamani y Nahhas, 1981 fue descrita del Mar de Arabia, mientras que *O. bodegensis* Johnson y Copsey, 1953 y *O. cheni* Martin, 1978 fueron descritas de las costas de California y *O. kyphosi* Yamaguti, 1970 fue descrita de Hawaii. Finalmente, se describieron dos especies más de los mares de China: *O. fujianensis* y *O. marina* (Tang *et al.*, 1983); estas últimas son consideradas como pertenecientes a otro género de hemiúridos por León-

Règagnon *et al.* (en prensa). Nuestros ejemplares se asemejan a *O. dimidia* y *O. kyphosi* por la relación entre sus ventosas (1:3) y por presentar los testículos en el último tercio del cuerpo, además de la vesícula excretora ramificada en el extremo anterior. Se diferenciarían de *O. kyphosi* por la presencia de papilas orales. Difieren de la descripción original de *O. dimidia* por presentar una distancia mayor entre los testículos y el ovario. Manter (1947) describió cinco pares de papilas orales en esta especie, sin embargo, después de estudiar los ejemplares de *K. elegans* de la Bahía de Chamela, los ejemplares originalmente descritos como *O. cortesi* (Bravo-Hollis, 1966) (CNHE 219-25) y los ejemplares descritos por Machida (1980) de *Kyphosus cinerascens* en Japón (NSMT PI 2234), pudimos observar que el número de papilas orales es variable, y solamente su presencia o ausencia puede ser utilizado como un carácter taxonómico válido. *Opisthadena dimidia* es un parásito específico de peces del género *Kyphosus* a lo largo de las costas templadas y tropicales del Pacífico y el Atlántico americanos, así como del Pacífico Oriental.

Subfamilia Derogeninae
***Leurodera pacifica* Manter, 1940**

(Fig. 5)

Caracterización basada en seis ejemplares. Cuerpo lingüiforme, de 1.9 (1.6-2.1) de largo por 0.67 (0.62-0.73) de ancho. Cutícula lisa. Carentes de escama. Ventosa oral subterminal, de 0.15 de largo por 0.18 (0.16-0.20) de ancho. Acetábulo postecuatorial; mide 0.37 (0.31-0.41) de diámetro. Relación entre ventosas 1:2.4. Faringe bulbosa, esófago ausente; los ciegos se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo, terminando separadamente. Poro genital posteroventral a la faringe. Testículos simétricos postacetabulares en el tercio posterior del cuerpo. Vesícula seminal sinuosa, situada en el tercio anterior del cuerpo. *Pars* prostática muy corta, con escasas células glandulares a su alrededor. Saco genital ovoide, con células glandulares en su interior. Conducto hermafrodita con paredes musculosas; órgano copulador corto. Ovario ovoide postesticular. Glándulas vitelógenas en forma de dos masas compactas, no lobuladas, posterolaterales al ovario. Receptáculo seminal ciego (*sensu* Gibson y Bray, 1979) localizado entre los testículos y el ovario. Utero principalmente preacetabular. Huevos 0.039 (0.038-0.042) de

largo por 0.020 (0.019-0.022) de ancho. Vesícula excretora en forma de "Y", bifurcándose posterior al acetábulo y las ramas uniéndose posteriores a la faringe. Poro excretor terminal.

Hospederos en Chamela: Haemulidae: *Haemulon scudderi*, *Orthopristis brevipinnis*. Scianidae: *Umbrina xanti*.

Habitat: Estómago e intestino.

CNHE: 2804 al 2806

Comentarios: El género *Leurodera* Linton, 1910 incluye tres especies de helmintos que muestran una marcada especificidad hospedatoria hacia peces de la familia Haemulidae. *Leurodera decora* Linton, 1910 se distribuye en las costas templadas y tropicales del Atlántico americano; *L. pacifica* Manter, 1940 se distribuye en el Pacífico del Este y *L. ocyri* fue descrita en Brasil.

El género *Leurodera* ha sido encontrada tres veces en aguas mexicanas, *L. decora* Linton, 1910 fue registrada en *Haemulon plumieri* de Puerto Morelos, Quintana Roo (Rufino, 1989³) y en *H. sciurus* de Isla Mujeres, Quintana Roo (Sierra, 1984⁴). *Leurodera pacifica* Manter, 1940, por su parte, fue registrada en Puerto Vallarta, Jalisco, en peces del género *Lythrulon* sp. (Bravo, 1956). Nuestros ejemplares son miembros de esta última especie por presentar las glándulas vitelógenas no lobuladas, con la masa posterior intercecal y el poro genital al nivel de la faringe, corroborándose la preferencia de este género por hospederos de la familia Haemulidae.

***Gonocercella pacifica* Manter, 1940**

(Fig. 6)

Caracterización basada en un ejemplar. Cuerpo ovalado, de 2.8 de largo por 1.2 de ancho, con la cutícula lisa. Carece de ecsoma. Ventosa oral subterminal, de 0.32 de largo por 0.4 de ancho. Acetábulo postecuatorial; mide 0.89 por 0.86. Relación entre ventosas 1:2.8. Faringe bulbosa, esófago ausente. Los ciegos terminan separadamente cerca del extremo posterior del cuerpo. Poro genital posteroventral a la faringe. Testículos simétricos, postacetabulares, en el tercio posterior del cuerpo. Vesícula seminal tubular.

³Rufino, G. Y. 1989. Estudio taxonómico de algunos tremátodos de peces marinos y estuarinos de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 116 pp.

⁴Sierra, R. N. A. 1984. Descripción taxonómica de algunos tremátodos parásitos de peces marinos de la zona del Caribe Mexicano. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 89 pp.

sinuosa, en el tercio anterior del cuerpo. *Pars* prostática sinuosa, rodeada de numerosas células glandulares. Saco genital piriforme. Órgano copulador corto. Ovario ovoide, inmediatamente postesticular. Glándulas vitelógenas en forma de dos pequeñas masas compactas oblicuas, posteriores al ovario. No se observan huevos en el ejemplar examinado. Vesícula excretora en forma de "Y". Los brazos excretores se unen dorsalmente a la faringe.

Hospedero en Chamela: *Anisotremus dovii* (Haemulidae).

Habitat: Estómago.

CNHE: 2762

Comentarios. El género *Gonocercella* Manter, 1940 fue descrito originalmente para incluir un ejemplar colectado de *Trachinotus rhodopus* en Colombia. Asimismo, Manter (1940) transfirió a la especie *Distomum* sp. Linton, 1905 colectado de *Trachinotus carolinus* en Carolina del Norte a *Gonocercella atlantica*. Posteriormente, Szidat en 1954 describió *G. magnifica* de *Plecostomus plecostomus* en Argentina.

El ejemplar recolectado en Chamela coincide en la mayoría de sus características con aquellas de *G. pacifica*. Difiere de la descripción original en el tamaño del cuerpo, que es menor, en la relación de las ventosas, que es menor (1:2.8 v.s. 1:1.5 en la descripción original) y en la posición de los testículos, que en el ejemplar tipo aparecen dispuestos oblicuamente y de las glándulas vitelógenas, que se sobrelapan con los ciegos. La descripción original se basó en un solo organismo y éste muestra una ligera torsión en el cuerpo, por lo que el acetábulo y los genitales presentan una orientación ventrolateral. Las diferencias observadas en la relación de las ventosas y posición de los genitales muy probablemente se deben a esta condición. La diferencia observada en el tamaño del cuerpo se debe a que el ejemplar de Chamela aún no era grávido. Es posible que la inmadurez del ejemplar sea el resultado de una infección accidental, ya que este género de hemiúridos ha sido registrado como parásito de peces de la familia Carangidae.

Subfamilia Dinurinae

Dinurus longisinus Looss, 1907

(Fig. 7)

Caracterización basada en 62 ejemplares. Medidas obtenidas a partir de 10 ejemplares grávidos. Cuerpo alargado, de 4.68 (3.07-5.36) de largo por 1.15 (0.79-1.39) de ancho máximo a nivel de la región posterior del cuerpo.

Presentan estrías cuticulares desde el nivel del acetábulo hasta el inicio del ecsoma. Ecsoma bien desarrollado, mide 4.02 (2.21-5.70) de largo. Ventosa oral terminal, mide 0.43 (0.38-0.46) de largo por 0.44 (0.38-0.49) de ancho. Acetábulo localizado en el tercio anterior del cuerpo; mide 0.69 (0.56-0.80) de largo por 0.76 (0.72-0.80) de ancho. Relación entre ventosas 1:1.61 (1:1.49-1.74). Faringe bulbosa, esófago ausente. Los ciegos intestinales se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo, penetrando en el ecsoma y terminando en el extremo posterior. Testículos situados en tandem, localizados en la parte anterior del tercio posterior del cuerpo. Vesícula seminal trilocular, *pars* prostática larga, con numerosas células glandulares en su interior. saco genital muy largo, conducto hermafrodita con paredes gruesas en su porción proximal. Organo copulador bien desarrollado. Poro genital ventral a la ventosa oral. Ovario ovoide, posttesticular, localizado en el tercio posterior del cuerpo. Glándulas vitelógenas formadas por siete túbulos que se extienden posteriormente al ovario, penetrando en el ecsoma. Utero principalmente postovárico, penetrando en el ecsoma. Huevos muy numerosos, miden 0.018 de largo por 0.011 (0.01-0.012) de ancho.

Hospedero en Chamela: Coryphaenidae: *Coryphaena hippurus*.

Habitat: Estómago.

CNHE: 2763

Comentarios. Esta especie del género *Dinurus* Looss, 1907, ha sido registrada en los mares templados y tropicales de todo el mundo (Bray, 1990b). Lamothe *et al.* (en prensa) señalan la presencia de esta especie en el mismo hospedero en Guaymas, Sonora. Nuestros ejemplares coinciden con las características de la especie, corroborándose su especificidad hospedatoria por el género *Coryphaena*.

***Dinurus scomбри* Yamaguti, 1934**

(Fig. 8)

Caracterización basada en tres ejemplares. Cuerpo alargado, de 2.0 (1.6-2.8) de largo por 0.52 (0.40-0.65) de ancho. Ecsoma bien desarrollado, de 0.98 (0.30-1.93) de largo. Cutícula con estrías cuticulares desde la región acetabular hasta el inicio del ecsoma. Ventosa oral terminal, mide 0.27 (0.19-0.37) de largo por 0.27 (0.20-0.32) de ancho. Acetábulo situado en el primer tercio del cuerpo, muy cerca de la ventosa oral; mide 0.29 (0.24-0.34) de largo por 0.29 (0.24-0.32) de ancho. La relación entre las ventosas es de

1:1.07 (1:0.92-1.20). Faringe bulbosa, esófago ausente y ciegos extendiéndose hasta penetrar profundamente en el ecsoma extendido. Poro genital ventral al borde anterior de la faringe. Testículos oblicuos, inmediatamente postacetabulares. Vesícula seminal tetraloculada, dorsal al borde posterior del acetábulo. *Pars* prostática corta, separada del saco genital por un conducto eyaculador. Saco genital bien desarrollado; órgano genital alargado. Ovario bilobulado, inmediatamente posttesticular, situado en el tercio medio del cuerpo. Glándulas vitelógenas formadas por siete tubulos sinuosos, que no llegan a penetrar en el ecsoma. Receptáculo seminal postovárico. No se observaron huevos en los ejemplares recolectados. Vesícula excretora en forma de "Y". Las ramas excretoras se unen dorsales a la ventosa oral. Poro excretor terminal.

Hospederos en Chamela: Carangidae: *Decapterus sanctahelenae*, *Selar crumenoptalmus*. Belonidae: *Tylosurus acus*;

Habitat: Intestino.

CNHE: 2764 al 2766

Comentarios. El género *Dinurus* ha sido registrado en dos ocasiones en peces de aguas mexicanas, *D. barbatus* (Cohn, 1902) Looss, 1907 en *Paralabrax maculofasciatus* en Baja California (Arai, 1962) y *D. longissinus* Looss, 1907 en *C. hippurus* de Guaymas, Sonora (Lamothe *et al.*, en prensa). Los ejemplares colectados en Chamela se diferencian de la primera especie por la disposición de los órganos reproductores con respecto al acetábulo y de la segunda especie por ser mucho más pequeños. Al compararlos con otras especies del género, observamos que se asemejan más a *D. scombri* Yamaguti, 1934 ya que existe la misma proporción en el tamaño de las ventosas, presentan, al igual que aquella especie, el ovario bilobulado y una distribución de los órganos reproductores semejante. Esta especie había sido registrada anteriormente en Japón en *Scomber japonicus* por Yamaguti (1934) y en Florida en *Euthynnus alleteratus* por Manter (1947), siendo ésta la primera vez que se registra en las costas americanas del Pacífico.

***Ectenurus virgulus* Linton, 1910**

(Fig. 9)

Caracterización basada en nueve ejemplares. Cuerpo alargado, de 1.52 (1.45-1.60) de largo por 0.47 (0.44-0.51) de ancho. Ecsoma bien desarrollado, de 0.72 (0.56-0.88) de largo. Cutícula con estrías cuticulares

desde el nivel de la ventosa oral en la región dorsal y posteriores al acetábulo en la región ventral, hasta el inicio del ecsoma. Ventosa oral subterminal, mide 0.15 de diámetro. Acetábulo situado en el primer tercio del cuerpo; mide 0.32 de diámetro. La relación entre las ventosas es de 1:2.3. Faringe bulbosa, carecen de esófago y los ciegos se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo, hasta penetrar parcialmente en el ecsoma extendido. Poro genital ventral a la ventosa oral. Testículos oblicuos inmediatamente postacetabulares. Vesícula seminal tripartida, dorsal al acetábulo. *Pars* prostática alargada y sinuosa, con abundantes células glandulares externas. Saco genital bien desarrollado; órgano genital alargado. Ovario postetacular, situado en el tercio medio del cuerpo. Glándulas vitelógenas formadas por siete túbulos sinuosos, que alcanzan a penetrar en el ecsoma. no se observaron huevos en los ejemplares estudiados. No se observó la vesícula excretora. Poro excretor terminal.

Hospederos en Chamela: Carangidae: *Trachinotus rhodopus*, *Caranx hippos*. Scianidae: *Ophioscion scierus*.

Habitat: Estómago, intestino y ciegos intestinales.

CNHE: 2767 al 2771

Comentarios. Se han registrado dos especies de este género en América, *E. virgulus* Linton, 1910 en 12 géneros de hospederos y en diferentes localidades: Florida, Bahamas, Bimini, Jamaica (Yamaguti, 1971), Quintana Roo (Rufino, 1989³) y *E. americanus* (Manter, 1947) Manter y Pritchard, 1960 en cinco géneros de hospederos en Florida, Jamaica (Yamaguti, 1971) y Quintana Roo (Sierra, 1984⁴). Nuestro ejemplar se diferencia de esta última especie por presentar las ventosas más separadas entre sí y el acetábulo más pequeño; es muy semejante a *E. virgulus* en la proporción entre las ventosas y la disposición de los órganos reproductores. De esta manera, es la primera ocasión que se registra esta especie en las costas americanas del Pacífico.

Subfamilia Lecithasterinae

***Hysterolecitha* sp. nov.**

(Figs. 10 a, b, c)

Descripción basada en 1 ejemplar. Cuerpo alargado, cilíndrico, de 1.84 de largo por 0.51 de ancho máximo al nivel del acetábulo, desprovisto de estrías cuticulares. Ecsoma ausente. Ventosa oral subterminal, de 0.138 de largo por 0.147 de ancho. Acetábulo preecuatorial; mide 0.318 de largo por

0.285 de ancho, sin papilas. Relación entre ventosas 1:2.4. Faringe bulbosa, mide 0.069 de largo por 0.072 de ancho. Esófago ausente. Ciegos intestinales extendiéndose casi hasta el extremo posterior del cuerpo.

Testículos ovoides, simétricos, inmediatamente postacetabulares. Testículo derecho 0.153 de largo por 0.147 de ancho; testículo izquierdo 0.132 de largo por 0.123 de ancho. Vesícula seminal sacular, sobrelapándose con la parte anterior del acetábulo; 0.189 de largo por 0.108 de ancho. *Pars* prostática bien desarrollada, alargada y sinuosa, con la región proximal ensanchada. Saco genital ovalado, con 0.129 de largo por 0.075 de ancho. Presenta en su interior una vesícula hermafrodita bipartida. Órgano copulador ausente. Poro genital ventral a la faringe. Ovario situado en el extremo anterior del último tercio del cuerpo; mide 0.216 de largo por 0.111 de ancho. Glándulas vitelógenas divididas en 7 lóbulos digitiformes, 3 de ellos preováricos y 4 postováricos. Órgano de Juel preovárico; mide 0.09 de diámetro. La porción proximal del útero está modificada en un receptáculo seminal uterino. El útero se distribuye igualmente en el espacio post y preovárico, desembocando en la base del saco genital. Los huevos miden 0.026 (0.024-0.027) de largo por 0.017 (0.015-0.018) de ancho.

Vesícula excretora en forma de "Y"; las ramas excretoras se unen dorsalmente a la faringe. Poro excretor terminal.

Hospedero: Kyphosidae: *Sectator ocyurus* .

Habitat: Intestino.

CNHE: Holotipo No. 2755

Comentarios. El género *Hysterolecitha* se diferencia de *Hysterolecithoides* por la forma de las ramas excretoras, que en el primero se encuentran unidas en la región cercana a la faringe, mientras que en el segundo terminan a cada lado de la faringe sin llegar a unirse. La disposición de las asas uterinas ha sido utilizado en algunas ocasiones para diferenciar a estos géneros; en *Hysterolecitha* las asas uterinas son principalmente preováricas, mientras que en *Hysterolecithoides* son principalmente postováricas, sin embargo, al examinar diferentes especies, notamos que en *Hysterolecithoides manini* Yamaguti, 1970 (MPM 15247) éstas son preováricas, mientras que en *Hysterolecitha elongata* Manter, 1931 (USNPM 8436) e *H. brasiliensis* DeOliveira, Amato y Knoff, 1988 (IOCHC 32287, 32288, 30035, 30036, 30037) las asas uterinas se distribuyen en la misma proporción en la región

preovárica que en la postovárica, por lo que no consideramos que sea éste un caracter adecuado para diferenciar ambos géneros.

El material examinado presenta las ramas excretoras unidas dorsalmente a la bifurcación cecal, por lo que fue asignado al género *Hysterolecitha*. Al compararlo con las descripciones de las especies americanas y de Hawaii, observamos que se diferencia de la mayoría (incluidas las dos especies descritas en las costas de Jalisco, México: *H. crassivesiculata* e *H. pseudorosea* (Bravo, 1956)) por presentar una vesícula seminal sacular y no tubular. Las únicas especies que coinciden en este caracter son *H. trilocalis* King y Noble, 1961 parásito de *Gillichthys mirabilis* de California (King y Noble, 1961) e *H. brasiliensis* De Oliveira, Amato y Knoff, 1988 parásita de *Mugil liza* (DeOliveira et al., 1988) y de *Mugil platanus* (Travassos et al., 1967, registrada como *H. elongata*) de Brasil.

Al examinar los ejemplares tipo y paratipos de *H. trilocalis* (USNPC 39081), observamos que se diferencia del material de Chamela por la posición del órgano de Juel, postovárico en aquella especie y preovárico en la especie nueva, en la posición del ovario con respecto a las glándulas vitelógenas, que en la especie de California es anterior, mientras que en *Hysterolecitha* sp. nov. se encuentra al nivel de la unión de las vitelógenas (Fig. 10a) y en la estructura del complejo genital terminal. Mientras que en *H. trilocalis* se presenta una vesícula prostática unida al saco genital por un conducto eyaculador corto, el saco genital se encuentra pobremente desarrollado y carece de una vesícula hermafrodita, en *Hysterolecitha* sp. nov. (Fig. 11b) la vesícula prostática se une al saco genital por un conducto eyaculador largo y sinuoso, el saco genital está bien desarrollado y es musculoso, con una vesícula hermafrodita bipartida interna.

Juárez y Salgado (1989) registraron a *H. elongata* en *Mugil cephalus* de Sinaloa; sin embargo, al examinar este material (CNHE 238-10, 238-11, 238-12, 238-13) observamos que difiere de *H. elongata* (USNMHC 8436) en la forma general del cuerpo que es más corto y ahusado en el extremo posterior, en la presencia de estrías cuticulares en la región anterior del cuerpo, en la forma de la vesícula seminal, que es sacular, en la posición del acetábulo y en la posición de los órganos reproductores, por lo que consideramos que este material pertenece a la especie *H. brasiliensis*.

La especie nueva se diferencia de *H. brasiliensis* (y de los ejemplares de Sinaloa) por la forma del cuerpo, que en *Hysterolecitha* sp. nov. es

cilíndrico, por la ausencia de estrías cuticulares y por la posición del ovario con respecto a las glándulas vitelógenas, que en *H. brasiliensis* es anterior. Asimismo, la especie nueva posee un órgano de Juel que es preovárico, a diferencia del "receptáculo seminal" postovárico, ventral a la unión de las glándulas vitelógenas, que se describe para *H. brasiliensis* y los ejemplares de Sinaloa.

Gibson y Bray (1979) hicieron notar que en algunas especies del género *Hysterolecitha* se había descrito un receptáculo seminal, sin embargo, el género se caracteriza por carecer de este órgano; en su lugar presenta un receptáculo seminal uterino y la estructura que algunos autores han referido como receptáculo seminal probablemente se trate de un órgano de Juel. Con base en las observaciones de los ejemplares tipo y paratipos de *H. brasiliensis* (IOCHC 32287, 32288, 30035, 30036, 30037) y los ejemplares de Sinaloa, creemos que lo que se describió originalmente como receptáculo seminal es en realidad un órgano de Juel, por su constitución parcialmente glandular. La estructura del complejo genital terminal es, asimismo, diferente. En *H. brasiliensis* la vesícula prostática desemboca directamente en el saco genital, el cual se encuentra poco desarrollado y presenta paredes delgadas.

Consideramos que las diferencias observadas con respecto al resto de las especies del género no pueden ser el resultado de la variación intraespecífica o de los procesos de muerte y fijación, ya que se trata de estructuras poco variables en este grupo de helmintos y por lo mismo, amerita la creación de una especie nueva.

***Aponurus laguncula* Looss, 1907**

(Fig. 11)

Caracterización basada en 25 ejemplares. Cuerpo alargado, de 2.9 (2.6-3.3) de largo por 0.66 (0.64-0.67) de ancho máximo al nivel del acetábulo, carente de estrías cuticulares. Ecsoma ausente. Ventosa oral terminal, de 0.15 de largo por 0.25 de ancho. Acetábulo localizado en el primer tercio del cuerpo, mide 0.45 (0.43-0.48) de largo por 0.44 (0.40-0.48) de ancho. Relación entre ventosas 1:2.19. Faringe bulbosa, esfago ausente. Los ciegos terminan en el extremo posterior del cuerpo. Poro genital ventral a la faringe. Testículos oblicuos, postacetabulares. Vesícula seminal globosa, inmediatamente anterior al acetábulo. *Pars* prostática tubular, larga y sinuosa, rodeada de numerosas células prostáticas, que desemboca en un saco genital

bien desarrollado, alargado. Órgano copulador temporal. Conducto hermafrodita con paredes gruesas.. Ovario ovoide, situado en el tercio medio del cuerpo. Glándulas vitelógenas postováricas, formadas por siete u ocho lóbulos cortos. Receptáculo seminal ciego (*sensu* Gibson y Bray, 1979), anterior al ovario. Huevos 0.028 (0.027-0.030) por 0.016 (0.015-0.018). Vesícula excretora en forma de Y; las ramas se unen posteriormente a la faringe.

Hospedero en Chamela: Ehippididae: *Chaetodipterus zonatus*.

Habitat: Estómago.

CNHE: 2772 al 2774

Comentarios. El género fue descrito por Looss en 1907, con la especie *Aponurus laguncula* como especie tipo (Looss, 1907). Posteriormente éste y los géneros relacionados *Brachadena* Linton, 1910 y *Lecithophyllum* Odhner, 1905 han sido objeto de varias revisiones (Margolis, 1958; Manter, 1947; Overstreet, 1973; Gibson y Bray, 1979) ya que la distinción entre éstos se basó en caracteres pobremente descritos o de dudosa validez taxonómica.

Overstreet (1973) sinonimizó al género *Brachadena* con *Aponurus*, considerando que el carácter que se utilizó para diferenciarlos, la unión de las glándulas vitelógenas, es semejante en ambos. El género incluye alrededor de 25 especies de mares tropicales y templados del mundo y se han registrado cinco de ellas en las costas americanas: *A. intermedius* Manter, 1934, *A. pyriformis* (Linton, 1910) Overstreet, 1973, *A. trachinoti* Manter, 1940, *A. elongatus* Siddiqui y Cable, 1960 y *A. laguncula* Looss, 1907. Los ejemplares recolectados en Chamela se diferencian de las dos primeras especies por la forma del cuerpo, que es ahusado en la primera y piriforme en la segunda, mientras que es alargado en nuestros ejemplares y por la disposición de los testículos, que son simétricos en ambas especies, mientras que son oblicuos en los ejemplares de Chamela.

Los ejemplares colectados en Chamela parasitando a *Chaetodipterus zonatus*, se asemejan más a *Aponurus trachinoti*, parásito de *Trachinotus rhodopus* en Jalisco, México (Manter, 1940), a *A. elongatus*, de *Chaetodipterus faber* de Puerto Rico (Siddiqui y Cable, 1960) y a *A. laguncula* registrado en numerosas especies de hospederos en mares templados y tropicales del mundo (Bray y MacKenzie, 1990).

Bray y MacKenzie (1990) sinonimizaron las dos primeras especies con la especie tipo, ya que el carácter que había sido utilizado como principal

diferencia entre ellas era el tamaño y forma de los huevos. Estos autores colectaron numerosos ejemplares de *A. laguncula* en *Clupea harengus* en Inglaterra, encontrando una variación interespecífica muy grande, de manera que su registro de medidas incluye a las que originalmente fueron señaladas para las otras dos especies. Al examinar los ejemplares tipo y paratipos de *A. elongatus* (USNPC 39395, 60088, 77734) y *A. trachinoti* (USNPC 9370), pudimos observar que algunos otros caracteres distintivos son variables o no fueron adecuadamente descritos, como la forma de la vesícula seminal y la extensión de los ciegos intestinales, de manera que, al igual que Bray y MacKenzie (1990), no encontramos caracteres que soporten la validez de dichas especies. Nuestros ejemplares se diferencian de los registros anteriores de *A. laguncula* por ser mucho más grandes: 2.6-3.3 por 0.64-0.67 en comparación con 1.22-2.33 por 0.28-0.60 que son los ejemplares de mayor tamaño registrados para esta especie por Fernandez *et al.* (1985). Es la primera vez que se registra esta especie de hemiúrido en México y en el hospedero *Chaetodipterus zonatus*.

Subfamilia Plerurinae

Synaptobothrium apharei (Yamaguti, 1970) Gibson y Bray, 1979

(Fig. 12)

Caracterización basada en un ejemplar. Cuerpo alargado de 1.9 de largo, por 0.62 de ancho. Carente de estrías cuticulares. Ecsoma bien desarrollado; mide 0.4 de largo. Ventosa oral subterminal, de 0.135 de diámetro. Acetábulo localizado en el tercio anterior del cuerpo; mide 0.43 de diámetro. Cavidad preacetabular con fibras musculares alrededor de la abertura. Faringe bulbosa, esófago ausente. Los ciegos terminan separadamente cerca del extremo posterior del cuerpo, penetrando en el ecsoma. Poro genital ventral a la faringe. Testículos oblicuos, inmediatamente postacetabulares. Vesícula seminal tubular, sinuosa, preacetabular. *Pars* porstática corta, con células glandulares externas. Conducto hermafrodita con paredes delgadas. Saco genital abierto ("open type"). Órgano copulador ausente. Ovario ovoide, situado en el tercio posterior del cuerpo. Glándulas vitelógenas postováricas, formando dos masas con tres y cuatro lóbulos cortos. Receptáculo seminal uterino. El útero se extiende posterior al ovario hasta penetrar en el ecsoma y asciende, distribuyéndose en mayor proporción anteriormente al ovario. Huevos de 0.017 (0.015-0.018) de largo por 0.010

(0.009-0.012) de ancho. Vesícula excretora en forma de "Y"; las ramas se unen posteriormente a la ventosa oral. Poro excretor terminal.

Hospedero en Chamela: Carangidae: *Selar crumenophthalmus*

Habitat: Estómago.

CNHE: 2775

Comentarios. La validez del género *Synaptobothrium* Rudolphi, 1819 ha sido puesta en duda en numerosas ocasiones, por su similitud con el género *Lecithochirium*. Sin embargo, Manter y Pritchard (1960) y Gibson y Bray (1979) en sus revisiones del grupo, los consideran como un género válido, por la ausencia de una vesícula prostática y por el carácter abierto del saco genital. Se distingue del género *Plerurus* Looss, 1907 por presentar una cavidad preacetabular.

La especie tipo, *Synaptobothrium caudiporum* Rudolphi, 1819 fue descrita como parásito de *Aphareus furcatus* en el Mar Negro y posteriormente *S. copulans* von Linstow, 1904 fue sinonimizado por Gibson y Bray (1979) con la especie tipo. Estos mismos autores sugirieron que *Lecithochirium apharei* Yamaguti, 1970 fuera transferida al género *Synaptobothrium* por carecer de un un saco genital bien desarrollado. Recientemente, Bray (1990) describió una especie nueva de éste género colectada en el Océano Indico, sin embargo, no fue nombrada por no contar con material suficiente. Al igual que Gibson y Bray (1979) consideramos que *L. apharei* Yamaguti, 1970 pertenece al género *Synaptobothrium*. Nuestro ejemplar se asemeja a la especie hawaiana en la mayoría de los caracteres, aunque la relación entre las ventosas es menor en nuestro ejemplar (1:3.1 en comparación con 1:2.6 en *S. apharei*). Consideramos que esta única diferencia puede ser el resultado del proceso de fijación, por lo que lo incluimos en la especie *S. apharei*.

Subfamilia Didymozoinae
Didymozoinae gen. sp. (larvas)

(Fig. 13)

Caracterización basada en 11 ejemplares. Cuerpo alargado, de 3.90 (3.34-4.46) de largo por 0.61 (0.45-0.79) de ancho. Ventosa oral de 0.096 (0.08-0.11) de largo por 0.09 (0.069-0.11) de ancho. Acetábulo situado en el primer tercio del cuerpo, mide 0.25 (0.19-0.32) de largo por 0.26 (0.20-0.34) de ancho. Faringe 0.035 (0.030-0.045). Esófago largo, de paredes delgadas.

La porción final del esófago y la inicial de los ciegos se encuentran rodeadas por numerosas células glandulares. Los ciegos son tubulares hasta la región postacetabular, en donde se ensanchan y se hacen sinuosos, originando de 14 a 15 cámaras esféricas u ovals de paredes delgadas. Vesícula excretora con paredes gruesas.

Hospederos en Chamela: Haemulidae: *Haemulon flaviguttatum*, *H. scudleri*, *Orthopristis brevipinnis*, *Ortostoechus maculicauda*, *Lythrulon flaviguttatum*. Lutjanidae: *Lutjanus argentiventris*. Bothidae: *Syacium ovale*. Tetraodontidae: *Sphaeroides annulatus*. Scianidae: *Ophioscion scierus*. Carangidae: *Selar crumenophthalmus*, *Vomer declivifrons*. Balistidae: *Balistes polylepis*. Scorpaenidae: *Scorpaena sonorae*.

Habitat: Estómago, intestino, ciegos intestinales y branquias.

CNHE: 2776 al 2788

Comentarios. Se ha estudiado poco acerca de los ciclos de vida de este grupo de helmintos, aunque al parecer, su ciclo de vida se asemeja al de los otros hemiúridos, presentando dos hospederos intermediarios invertebrados (un molusco y un artrópodo). Los didimozómidos presentan, además, un tercer hospedero intermediario vertebrado, (generalmente un pez pequeño) y maduran en peces carnívoros (Koie y Lester, 1985).

El conocimiento de los gusanos adultos de este grupo es extenso, y su mayor diversidad se encuentra en el Océano Pacífico (Yamaguti, 1970; Koie y Lester, 1985), sin embargo, el desconocimiento de sus ciclos de vida impide correlacionar a las fases adultas con las fases larvárias. Los ejemplares colectados en Chamela se asemejan más a la especie "5" descrita por Koie y Lester (1985) en *Pranesus ogilbyi* (Atherinidae), *Spheroides hamiltoni* (Canthigasteridae) y *Pseudorhombus jenynsii* (Bothidae) de Australia, por presentar el cúmulo de células alrededor de la bifurcación cecal, el número y forma de las cámaras digestivas y en general, por sus características morfométricas. Es la primera ocasión que se registra la presencia de larvas de este grupo de tremátodos en peces marinos mexicanos, aunque indudablemente son frecuentes, por lo que es necesaria una ampliación del estudio de este grupo de helmintos, así como de sus ciclos de vida.

Familia Hirudinellidae
***Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774**

(Fig. 14)

Caracterización basada en 16 ejemplares. Cuerpo alargado, mide 33.9 (24.8-43.0) de largo por 14.0 (12.0-18.0) de ancho máximo en la región posterior del cuerpo. Cutícula carente de estrías cuticulares, aunque la contracción del cuerpo produce pliegues dérmicos. Ecsoma ausente. Ventosa oral subterminal, mide 1.0 (0.7-1.3) de ancho por 1.2 (0.8-1.6) de ancho. El acetábulo se encuentra localizado en el primer tercio del cuerpo, mide 2.1 (1.5-2.8) de largo por 2.0 (1.2-2.8) de ancho. Relación entre ventosas 1:2. Faringe ovoide, esófago ausente, presentan extensiones cortas de los ciegos próximas a su bifurcación orientadas hacia el extremo anterior ("drüsenmagen" Manter, 1970). Los ciegos son delgados en la región preacetabular, ensanchándose hasta ocupar todo lo ancho de la región postacetabular. En el extremo posterior los ciegos se unen con la vesícula excretora formando un uroprocto. El poro genital se localiza ventral a la bifurcación cecal. Los testículos son postacetabulares y simétricos. La vesícula seminal es preacetabular, tubular y se continua con un pars prostática larga y sinuosa, rodeada de células glandulares. Este desemboca en un saco del cirro debilmente muscular. El cirro es cónico y desemboca en un atrio genital. El ovario es postesticular, las glándulas vitelógenas en forma tubular son postováricas y extracecales. El utero es principalmente postovárico y desemboca en el atrio genital independiente-mente del cirro. Los huevos miden 0.033 (0.03-0.036) de largo por 0.021 (0.020-0.022) de ancho. El aparato excretor no fue observado.

Hospederos en Chamela: Scombridae: *Euthynnus lineatus* (ejemplares registrados por Castillo, 1994⁵), *Sarda orientalis*; Carangidae: *Trachinotus rhodopus*.

Habitat: Estómago.

CNHE: 1449, 1836, 2789

Comentarios. Gibson y Bray (1977) realizaron una revisión del género *Hirudinella*, considerándolo como monotípico, dada la gran variabilidad intraespecífica que se observa en estos helmintos, criterio con el cual coincidimos. *Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774 fue registrada previamente en el Pacífico Mexicano por Caballero y Caballero (1971) y posteriormente por

Castillo (1994⁵). Los ejemplares aquí registrados y aquellos colectados por Castillo (1994⁵) en la Bahía de Chamela corresponden con las características de la especie, ampliándose así el registro de hospederos de esta especie, en México.

Familia Sclerodistomidae
Subfamilia Prosorchiinae
***Prosorchiopsis legendrei* Dollfus, 1947**
(Fig. 15)

Caracterización basada en un ejemplar grávido. Cuerpo alargado, mide 21.5 de largo por 3.9 de ancho máximo a la altura del acetábulo. Carece de estrías cuticulares y ecsoma. Ventosa oral terminal, de 1.85 de diámetro. Acetábulo situado anterior a la línea media del cuerpo, mide 3.26 de largo por 2.9 de ancho. Relación entre ventosas 1:1.7. Faringe bulbosa, esófago ausente. Los ciegos terminan separadamente cerca del extremo posterior del cuerpo. Poro genital ventral a la faringe. Testículos preacetabulares, situados oblicuamente. Vesícula seminal tubular, sinuosa. Pars prostática alargada, con numerosas células glandulares externas. Conducto hermafrodita muy corto; saco genital poco desarrollado. Órgano copulador corto. Ovario ovoide, postacetabular, situado en el tercio medio del cuerpo. Las glándulas vitelógenas forman varios túbulos muy largos y sinuosos que ocupan la región postovárica ventral. Presenta un canal de Laurer corto que desemboca dorsalmente. Carece de receptáculo seminal y órgano de Juel. Utero principalmente postovárico. Los huevos miden 0.024 de largo por 0.018 de ancho. Vesícula excretora accesoria ("Manter's organ") sencilla, en la región media del cuerpo. Poro excretor terminal.

Hospedero en Chamela: Ehippidae: *Chaetodipterus zonatus*

Habitat: Estómago.

CNHE: 2790

Comentarios. Han existido controversias en cuanto a la validez del género *Prosorchiopsis* Dollfus, 1947, sin embargo, Gibson y Bray (1977), al realizar una revisión del género, señalan la naturaleza del canal de Laurer como un carácter confiable para diferenciarlo del género relacionado *Prosorchis* Yamaguti, 1934. En el primero, el canal de Laurer es un conducto que abre

⁵Castillo, S. E. 1994. Helmintofauna del "barrilete" *Euthynnus lineatus* (Scombridae) de la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 56 pp.

dorsalmente, mientras que en el segundo, es un conducto largo, con un receptáculo seminal rudimentario proximal y un órgano de Juel distal.

Con estas características, el género *Prosorchiopsis* agrupa a tres especies, *P. legendrei* Dollfus, 1947, *P. aluterae* Yamaguti, 1970 y *P. nasonis* Yamaguti, 1970. Gibson y Bray (1977) sugirieron la sinonimia de las dos últimas especies con *P. legendrei*, ya que Yamaguti (1970) distinguió a sus especies con base en la disposición de los testículos, en la ausencia de una bolsa que rodea la pars prostática (que Yamaguti observó en el dibujo original de Dollfus, mas no se detalla en la descripción) y en la presencia de una vesícula excretora accesoria ("órgano de Manter"). De acuerdo con Gibson y Bray (1977), la posición de los testículos no es un caracter convincente, dadas las variaciones interespecíficas observadas en sus ejemplares; la ausencia de la bolsa alrededor de la pars prostática y la vesícula excretora accesoria no son diferencias válidas, ya que en la descripción original no se menciona dicha bolsa y Yamaguti pudo haber malinterpretado el dibujo, mientras que la vesícula excretora accesoria es una estructura común a todos los Sclerodistominae. Nosotros concordamos con Gibson y Bray (1977) en considerar al género *Prosorchiopsis* como monotípico, distribuyéndose en peces de diferentes familias en los mares tropicales y templados de todo el mundo.

2.5. DISCUSIÓN.

En el presente trabajo se estableció el registro de los hemiuriformes de peces marinos de la Bahía de Chamela. Doce de las quince especies registradas constituyen nuevos registros de localidad y hospederos.

Nueve de las quince especies presentan una distribución geográfica muy amplia, y aunque presentan cierta preferencia por parasitar a peces de alguna familia en particular (como por ejemplo *Parahemiurus merus* parasita preferentemente a peces de la familia Clupeidae, mientras que *Lecithochirium microsotmum* a los de la familia Scombridae), se han registrado como parásitos de un gran número de especies pertenecientes a diversas familias en todo el mundo. Esta distribución indica la gran capacidad de colonización que posee este grupo de helmintos. Se conoce poco acerca de los ciclos de vida de este orden de helmintos, no obstante, se podría predecir que la especificidad hospedatoria a nivel larvario es baja, ya que los ciclos de vida de

muchas especies se completan en regiones con una fauna de invertebrados (hospederos intermediarios) que difiere de un sitio a otro.

Dos de las especies que colectamos en peces de la Bahía de Chamela presentan una distribución geográfica muy particular, ya que son especialistas al parasitar a un solo género de hospederos (*Opisthadena dimidia* al género *Kyphosus* y *Dinurus longisinus* al género *Coryphaena*) y además presentan una distribución geográfica muy amplia, lo que remarca la gran capacidad de colonización de estos helmintos y apoya la hipótesis de la escasa especificidad hospedatoria de sus estadios larvarios.

Las cuatro especies restantes, *Leurodera pacifica*, *Myosaccium ecaude*, *Gonocercella pacifica* e *Hysterolecitha* sp. nov. son especies especialistas hacia una familia, género o especie de hospedero y presentan una distribución geográfica restringida. Lo anterior puede representar un ejemplo de especiación por aislados periféricos al haber un cambio de hospedero ("host switching"), como resultado de su gran capacidad de colonización. Al estudiar las relaciones filogenéticas de estos grupos de hemiuriformes especialistas, sería posible inferir aspectos de coevolución y biogeografía en estos sistemas parásito-hospedero, de acuerdo con la metodología propuesta por Brooks (1981, 1988, 1990) y Brooks y McLennan (1991, 1993).

Como se mencionara en la parte introductoria de este trabajo, Manter (1940, 1947 y 1954) y Yamaguti (1970) realizaron investigaciones sobre la sistemática y diversidad de digéneos en peces marinos en localidades como las Islas Galápagos en Ecuador, Tortugas, Florida, E.U.A., Nueva Zelanda y Hawaii. En estos trabajos se encontró que los Hemiuriformes son uno de los grupos mejor representados y más diversos. En las Islas Galápagos y el Pacífico cercano, el 24% de las especies colectadas fueron hemuriformes (20 de 82 especies totales en 532 peces de 100 especies), mientras que en Tortugas, Florida, el 23% (45 de 189 especies totales en 2039 peces de 237 especies) y en Nueva Zelanda el 30% (20 de 66 especies totales en un número no conocido de peces de 58 especies). Por otra parte, en Hawaii, el porcentaje de hemiuriformes es el más alto, con un 48.7% (150 de 308 especies totales en 2,190 peces de 144 especies). En la Bahía de Chamela se encontró que un 30% de los digéneos son hemiuriformes (15 de 50 especies totales en 1102 peces de 114 especies), porcentaje mayor que aquel encontrado en Florida y en las Islas Galápagos, similar que el de Nueva Zelanda y solo menor que aquel encontrado en Hawaii. En esta última región,

de las 150 especies de Hemiuriformes registradas, 68 pertenecen a la subfamilia Didymozoinae. De acuerdo con Koie y Lester (1985), el centro de origen de este grupo de helmintos es el Pacífico del Este, por lo que su diversidad en esta zona es mucho más alta. En las otras zonas no hubo registros de este grupo, y nosotros solo encontramos representantes en estado larvario.

Finalmente, consideramos que es necesario puntualizar la importancia de unificar la terminología utilizada en las descripciones y redescriptiones de los miembros de este grupo, ya que la heterogeneidad en la misma es fuente de confusiones en la taxonomía de los grupos. Asimismo, es necesaria la realización de revisiones detalladas de la mayoría de los géneros registrados, así como de análisis filogenéticos, para describir las relaciones genealógicas entre especies y con base en éstas, construir un esquema de clasificación natural de los grupos.

Agradecimientos

Agradecemos a Felipe Noguera, Jefe de la Estación de Biología Chamela, por facilitarnos el uso de las instalaciones. A Claudia Aranda, Ma. Antonieta Arizmendi, Elizabeth Castillo, Elsa Espinosa, Fernando García, Luis García, Maribel Garzón, Agustín Jiménez, Georgina Lira, Berenit Mendoza, Griselda Pulido, Patricia Ramos y Coral Rosas por su valiosa ayuda en las colectas y procesamiento del material. Especialmente agradecemos al M. en C. Luis García Prieto, de la CNHE, al Dr. Ralph Lichtenfels, curador, al Dr. Eric Hoberg y a la Dra. Patricia Piliitt de la USNPC, al Dr. Masaaki Machida, curador de la Colección Helmintológica del NSMT, a la Dra. Dely Noronha, curadora de la Colección Helmintológica del IOC, al Dr. Shunya Kamegai, curador y al Dr. Jun Araki, del MPM, por el préstamo de ejemplares. Este estudio fue financiado por PADEP-UNAM proy. 3333-1994 a VLR y por PAPIIT-UNAM proy. IN201593 a GPPL y RLA.

2.6. LITERATURA CITADA.

- ARAI, H.P. 1962. Tremátodos digeneos de peces marinos de Baja California, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool.)* 33: 113-130.
- BRAY, R.A. 1990a. A review of the genus *Parahemiurus* Vaz & Pereira, 1930 (Digenea: Hemiuridae) *Sys. Parasitol.* 15: 1-21.

- BRAY, R.A. 1990b. Hemiuridae(Digenea) from marine fishes of the Southern Indian Ocean: Dinurinae, Elytrophallinae, Glomericirrinae and Plerurinae. *Sys. Parasitol.* **17**: 183-217.
- BRAY, R.A. 1991. Hemiuridae (Digenea) from marine fishes of the southern Indian Ocean: Genus *Lecithochirium* Luhe, 1901 (Lecithochiriinae) *Sys. Parasitol.* **18**: 193-219.
- BRAY, R.A. y K. MCKENZIE. 1990. *Aponurus laguncula* Looss, 1907 (Digenea: Lecithasteridae): a report from herring, *Clupea harengus* L., in the eastern English Channel and review of its biology. *Syst. Parasitol.* **17**: 115-124.
- BRAVO-HOLLIS, M. 1956. Tremátodos de peces marinos de aguas mexicanas. XI. Estudio de 17 digeneos de las costas del Pacífico, incluyendo seis especies nuevas y un género nuevo. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. (Ser. Zool.)* **27**:45-277.
- BRAVO-HOLLIS, M. 1966. Helmintos de peces de aguas mexicanas del Pacífico. XXIV. Descripción de *Opisthadena cortesi* n. sp. (Tremátodo). *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. (Ser. Zool.)* **36**:141-145.
- BROOKS, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Sys. Parasitol.* **30**: 229-249.
- BROOKS, D.R. 1988. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **67**: 714-720.
- BROOKS, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.* **39**: 14-30.
- BROOKS, D.R., R.T. O'GRADY y D.R. GLEN. 1985. Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptive radiation. *Can. J. Zool.* **63**: 411-443.
- BROOKS, D.R. y D.A. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROOKS, D.R. y D.A. MCLENNAN. 1993. *Parascript. Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press. Washington. 429pp.
- BULLOCK, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of México. *Arch. Mex. Geol. Brod. Ser. B.* **36**: 97-316.

- CABALLERO, C.E. y G. CABALLERO R. 1971. Estudios de la Colección de Tremátodos colectados por Howard A. Winter en peces del Océano Pacífico de México y de los Estados Unidos de Norteamérica. IV. *Rev. Biol. Trop.* **18**: 139-147.
- De OLIVEIRA, E.F., J.F.R. AMATO y M. KNOFF. 1988. A new species of *Hysteroleicitha* (Trematoda: Hemiuridae) from the mullet, *Mugil liza*, in the state of Rio de Janeiro, Brasil. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* **55**: 58-61.
- FERNANDES, B.M.M., A. KOHN y R. MAGAHLAES P. 1985. Aspidogastriid trematodes parasites of marine fishes of the coast of Rio de Janeiro State, Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* **45**: 109-116.
- GIBSON, D.I. y R.A. BRAY. 1979. The Hemiuroidea: Terminology, Systematics and Evolution. *Bull. Br. Nat. Hist. Mus. (Zool.)* **36**: 35-146.
- JUAREZ, A.J. y G. SALGADO M. 1989. Helmintos de la "lisa" *Mugil cephalus* Lin. en Topolobampo, Sinaloa, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México (Ser. Zool)* **60**: 279-298.
- KING, R. E. 1962. A new species of *Parahemiurus* and notes on *Tubulovesicula lindbergi* (Trematodes: Hemiuridae) from fishes of Bahía de San Quintín, Baja California. *Pacific Naturalist* **3**: 330-336.
- KING, R.E. y E. NOBLE. 1961. A new species of *Hysteroleicitha* (Trematoda: Hemiuridae) from the mudsucker *Gillichthys mutabilis* Cooper. *J. Parasitol.* **47**: 465-468.
- KOHN, A. y P.F. BÜHRHEIM. 1964. Um novo hospedeiro e nova distribuição geográfica para *Myosaccium ecaude* Montgomery, 1957. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **8**: 50-52.
- KOIE, M. y R.J. LESTER. 1985. Larval Didymozoids (Trematoda) in fishes from Moreton Bay, Australia. *Proc. Helminthol. Soc. Wash* **52**: 196-203.
- LAMOTHE-ARGUMEDO, R. 1965. presencia de los tremátodos *Bianum plicatum* (Linton, 1928) Stunkard, 1931 y *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935 en peces del Pacífico Mexicano. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México (Ser. Zool.)* **36**: 47-157
- LAMOTHE-ARGUMEDO, R., L. GARCIA-PRIETO, D. OSORIO-SARABIA y G. PEREZ-PONCE DE LEON. En prensa. *Catálogo de la Colección Helminológica del Instituto de Biología, UNAM*. Publ. Esp. Instituto de Biología - CONABIO. 500pp.
- LEON R.V., G. PEREZ-PONCE DE LEON G. y L. GARCIA-PRIETO. 1997. Description of *Heteroplectanum oliveri* sp. n. (Monogenea: Diplectanidae)

- and comments on the helminth fauna of *Kyphosus elegans* (Perciformes: Kyphosidae) from Chamela Bay, México. *J. Helm. Soc. Wash* **64**: 000-000
- LEON, R.V., G. PEREZ-PONCE DE LEON y D.R. BROOKS. En prensa. Phylogenetic analysis of *Opisthadena* (Digenea: Hemiuridae). *J. Parasitol.*
- LINTON, E. 1910. Helminth fauna of the Dry Tortugas. II. Trematodes. *Carnegie Institution Publications* **133**: 11-98.
- LOOSS, A. 1907. Zur Kenntnis der Distomenfamilie Hemiuridae. *Bibliogarphia Zoologica*. **31**: 585-619.
- MACHIDA, M. 1980. Hemiurid trematodes of *Kyphosus* collected around Cape Shionomisaki, Kii Peninsula. *Memoirs Natural Science Museum, Tokyo* **13**:113-120.
- MANTER, H.W. 1940. Digenetic trematodes of Galapagos Islands and the neighbouring Pacific. *Allan Hancock Pacific Exped.* **2**: 329-496.
- MANTER, H.W. 1947. The digenetic trematodes of marine fishes of Tortugas, Florida. *Am. Midl. Nat.* **38**: 257-416.
- MANTER, H.W. 1970. The terminology and occurrence of certain structures of digenetic trematodes, with special reference to the Hemiuroidea. In: Singh, K.S. and Tandan, B.K. (Eds.) *H. D. Srivastava. Commem. Vol. Izatnagar*: 27-33.
- MANTER, H.W. 1966. A peculiar trematode, *Gorgocephalus kyphosi* gen. et sp. n. (Lepocreadiidae: Gorgocephalinae subfam. n.), from a marine fish of South Australia. *J. Parasitol.* **52**: 347-350.
- MANTER, H.W. y M.H. PRITCHARD. 1960. Some hemiurid trematodes from Hawaiian fishes. *Proc.Helminth.Soc.Wash.* **27**: 87-102.
- MARGOLIS, L. 1958. A new species of *Lecithophyllum* from North Pacific fishes with a consideration of the taxonomy of the genera *Lecithophyllum*, *Aponurus* and *Brachadena* (Trematoda: Hemiuridae). *Can. J. Zool.* **36**: 893-904.
- MARGOLIS, L., G.W. ESH, J.C. HOLMES, A.M. KURIS y G.A. SCHAD. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists) *J. Parasitol.* **68**: 131-133.
- MONTGOMERY, W.R. 1957. Studies on digenetic trematodes from marine fishes of La Jolla, California. *Trans. Amer. Micr. Soc. Wash.* **76**: 13-36.

- OVERSTREET, R.M. 1969. Digenetic trematodes of marine teleost fishes from Biscayne Bay, Florida. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 15: 119-176.
- OVERSTREET, R.M. 1973. Some species of *Lecithaster* Lühe, 1901 (Digenea: Hemiuroidae) and related genera from fishes in the Northern Gulf of Mexico. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 92: 231-240.
- PACHECO, S. P. 1991. Pacífico tropical mexicano. Oceanografía física. En: G. de la Lanza E. (Comp.) *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT Eds. pp. 151-176.
- SIDDIQI, H. y M.R. CABLE. 1960. Digenetic trematodes of marine fishes of Puerto Rico. *Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands*. 17
- SOGANDARES-BERNAL, F. 1959. Digenetic trematodes of marine fishes from the gulf of Panama and Bimini, British West Indies. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 7.
- TANG, C.T., Z.M. SHI, CAO HUA, J.Z. GUAN y C.S. PAN. 1983. Trematodes from marine fishes from Fujian. I. Hemiuroids. *Acta Zootaxonomica Sinica* 8: 33-42.
- TRAVASSOS, L., J.F.T. DE FREITAS y BUHRNHEIM. 1967. Relatório da excursão do Instituto Oswaldo Cruz ao Estado do Espírito Santo em novembro de 1964. *Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello-Leitao, Zoologia* 31: 1-54.
- YAMAGUTI, S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 2. Trematodes of fishes. I. *Japanese Journal of Zoology* : 249-541.
- YAMAGUTI, S. 1970. *Digenetic trematodes of Hawaiian fishes*. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan. 436 pp.
- YAMAGUTI, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan. Vol. I. 1074 pp. Vol. II. 349 grabados.

Tabla 1. Hemiuiriformes de peces de la Bahía de Chamela, sus hospederos, hábitat y parámetros de infección. El esquema de clasificación corresponde al propuesto por Brooks *et al.* (1985). E = especialista; G = generalista; R = distribución geográfica restringida; A = distribución geográfica amplia; Es = estómago; In = intestino; Ci = ciegos intestinales; Br = Branquias; n = número de hospederos revisados; % = prevalencia; a = abundancia.

| Especies de Helmintos | Hospederos en Chamela | Hábitat | n | % | a |
|---|----------------------------------|------------------------------|--------|------|------|
| <i>Parahemiurus merus</i> G, A | <i>Orthopristsis brevipinnis</i> | In | 54 | 1.8 | 0.02 |
| | <i>Haemulon flaviguttatum</i> | In | 15 | 6.7 | 0.07 |
| | <i>Ortostoechus maculicauda</i> | In | 15 | 6.7 | 0.07 |
| | <i>Lythrolon flaviguttatum</i> | Es | 8 | 12.5 | 0.6 |
| | <i>Balistes polylepis</i> | In | 17 | 5.9 | 0.06 |
| | <i>Opisthonema libertate</i> | Es, In | 43 | 4.6 | 0.05 |
| | <i>Harengula thrissina</i> | Es, In, Ci | 61 | 5.9 | 1.4 |
| | <i>Anchoa halleri</i> | In | 32 | 3.1 | 0.03 |
| <i>Lecithochirium microstomum</i> G, A | <i>Euthynnus lineatus</i> | In | 20 | 35 | 7.8 |
| | <i>Sarda orientalis</i> | In | 10 | 10 | 1.5 |
| | <i>Lutjanus colorado</i> | Es | 2 | 50 | 1.0 |
| | <i>Anchoa halleri</i> | In | 32 | 3.1 | 0.03 |
| | <i>Citula dorsalis</i> | Es | 2 | 3 | 0.5 |
| | <i>Trachinotus rhodopus</i> | In | 30 | 3.3 | 0.03 |
| | <i>Fistularia petimba</i> | Es | 4 | 50 | 0.75 |
| | <i>Myosaccium ecaude</i> E, R | <i>Opisthonema libertate</i> | Es, In | 43 | 6.9 |
| | <i>Harengula thrissina</i> | Es, In, Ci | 61 | 24.6 | 0.42 |
| <i>Opisthadenia dimidia</i> E, A | <i>Kyphosus elegans</i> | Es | 18 | 55.6 | 1.4 |
| <i>Leurodera pacifica</i> E, R | <i>Orthopristsis brevipinnis</i> | In | 54 | 3.8 | 0.04 |
| | <i>Haemulon scudderi</i> | Es | 15 | 26.7 | 0.27 |
| | <i>Umbrina xanti</i> | Es | 26 | 3.8 | 0.04 |
| <i>Gonocercella pacifica</i> E, R | <i>Anisotremus dovii</i> | Es | 3 | 33 | 0.33 |
| <i>Dinurus longisinus</i> E, A | <i>Coryphaena hippurus</i> | Es | 3 | 100 | 08.7 |
| <i>Dinurus scomбри</i> G, A | <i>Decapterus sanctahelenae</i> | In | 5 | 20 | 0.2 |
| | <i>Selar crumenophthalmus</i> | Es | 32 | 3.1 | 0.03 |
| | <i>Tylosurus acus</i> | In | 7 | 14.3 | 0.28 |
| <i>Ectenurus virgulus</i> G, A | <i>Ophioscion scierus</i> | Es, In | 5 | 40 | 75.4 |
| | <i>Trachinotus rhodopus</i> | Es, Ci | 30 | 6.67 | 0.2 |
| | <i>Caranx hippos</i> | Es | 39 | 2.5 | .05 |

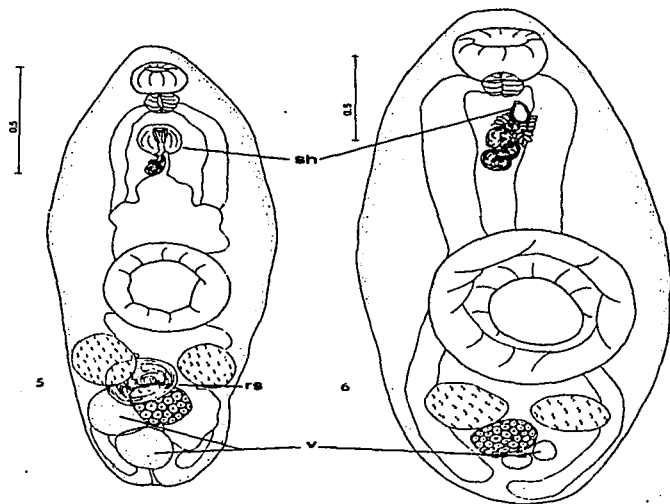
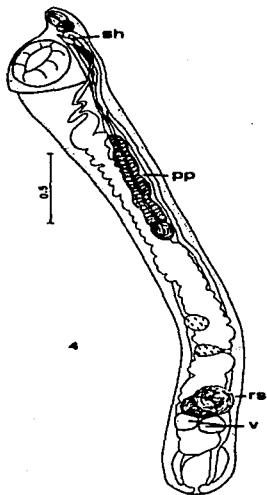
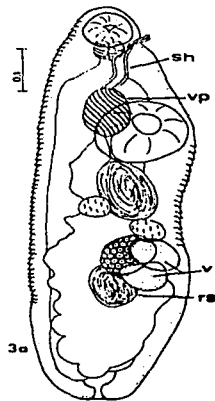
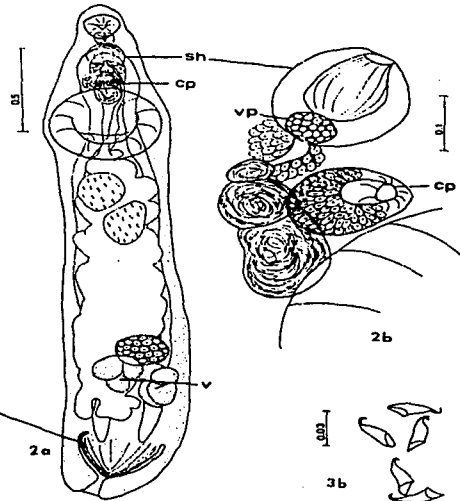
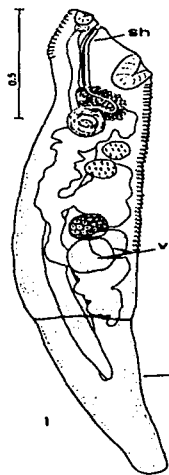
Tabla 1. Hemiuriformes de peces de la Bahía de Chamela. Continuación.

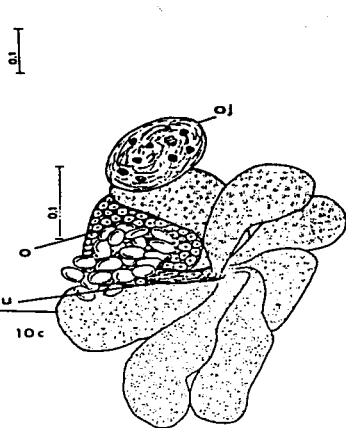
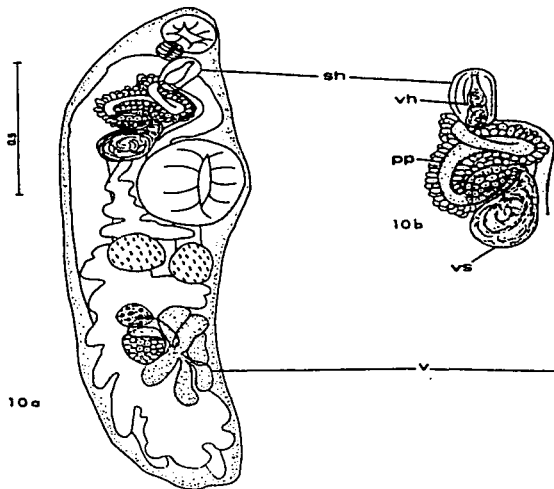
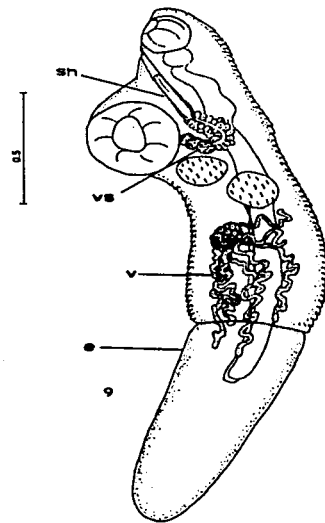
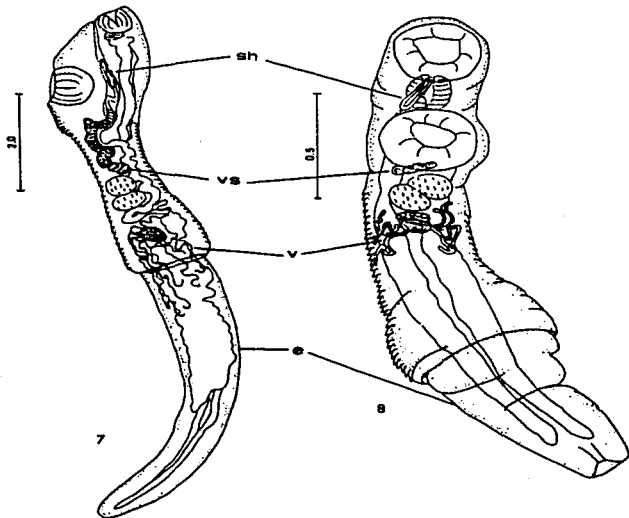
| Especies de Helmintos | Hospederos en Chamela | Hábitat | n | % | a |
|--------------------------------------|---------------------------------|---------|----|------|------|
| <i>Aponurus laguncula</i> G, A | <i>Chaetodipterus zonatus</i> | Es | 7 | 71.4 | 5.6 |
| <i>Hysteroleicitha soniae</i> E, R | <i>Sectator ocyurus</i> | In | 9 | 11.1 | 0.11 |
| <i>Synaptobothrium aphaei</i> G, A | <i>Selar crumenophthalmus</i> | Es | 32 | 3.1 | 0.03 |
| Didymozoinae (Larvas) G, A | <i>Ortostoechus maculicauda</i> | In | 15 | 6.7 | 0.13 |
| | <i>Haemulon scudleri</i> | Br | 15 | 14.3 | 0.14 |
| | <i>H. flaviguttatum</i> | In | 15 | 13.3 | 0.13 |
| | <i>Orthopristis brevipinnis</i> | In | 54 | 5.5 | 0.06 |
| | <i>Lythrulon flaviguttatum</i> | Br | 8 | 12.5 | 0.12 |
| | <i>Lutjanus argentiventris</i> | In | 10 | 10 | 0.1 |
| | <i>Syacium ovale</i> | Es, Br | 3 | 66.7 | 1.67 |
| | <i>Sphaeroides annulatus</i> | In | 4 | 25 | 0.25 |
| | <i>Selar crumenophthalmus</i> | Ci | 32 | 3.1 | 0.09 |
| | <i>Vomer declivifrons</i> | Br | 12 | 8.3 | 0.08 |
| <i>Hirudinella ventricosa</i> G, A | <i>Ophioscion scierus</i> | Br | 5 | 20 | 0.2 |
| | <i>Balistes polylepis</i> | In | 17 | 5.9 | 0.06 |
| | <i>Scorpaena sonorae</i> | In | 1 | 100 | 1 |
| | <i>Euthynnus lineatus</i> | Es | 20 | 35 | 0.65 |
| | <i>Sarda orientalis</i> | Es | 10 | 6.7 | 0.2 |
| <i>Prosorchiopsis legendrei</i> G, A | <i>Trachinotus rhodopus</i> | Es | 30 | 3.3 | 0.3 |
| | <i>Chaetodipterus zonatus</i> | Es | 7 | 14.3 | 0.14 |

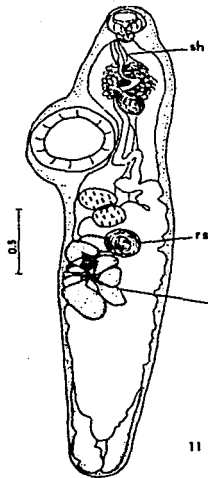
Piés de Figuras.

- Fig. 1.** *Parahemiurus merus* Linton, 1910.
- Fig. 2. a.** *Lecithochirium microstomum* Chandler, 1935. **b.** Detalle del complejo genital terminal y la cavidad preacetabular.
- Fig. 3. a.** *Myosaccium ecaude* Montgomery, 1957. **b.** Detalle de los huevos.
- Fig. 4.** *Opisthadena dimidia* Linton, 1910.
- Fig. 5.** *Leurodera pacifica* Manter, 1940.
- Fig. 6.** *Gonocercella pacifica* Manter, 1940.
- Fig. 7.** *Dinurus longisinus* Looss, 1907.
- Fig. 8.** *Dinurus scombri* Yamaguti, 1934.
- Fig. 9.** *Ectenurus virgulus* Linton, 1910.
- Fig. 10. a.** *Hysterolecitha* sp. nov. **b.** Detalle del complejo genital terminal
c. Detalle del aparato reproductor femenino.
- Fig. 11.** *Aponurus laguncula* Looss, 1907.
- Fig. 12.** *Synaptobothrium apharei* (Yamaguti, 1970) Gibson y Bray, 1979.
- Fig. 13.** Larvas de la subfamilia Didymozoinae.
- Fig. 14.** *Hirudinella ventricosa* Pallas, 1774.
- Fig. 15.** *Prosorchiopsis legendrei* Dollfuss, 1947.

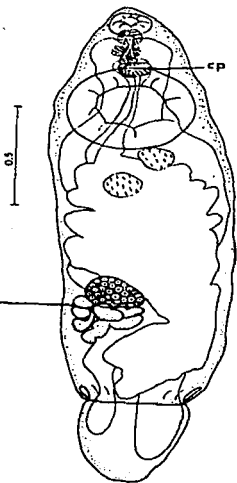
Abreviaturas: c = ciegos; cg = células glandulares; cp = cavidad preacetabular; e = ecsoma; o = ovario; oj = órgano de Juel; pp = *pars* prostática; rs = receptáculo seminal; rsu = receptáculo seminal uterino; sh = saco hermafrodita; v = vitelógenas; vh = vesícula hermafrodita; vp = vesícula prostática; vs = vesícula seminal.



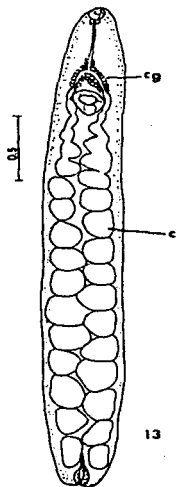




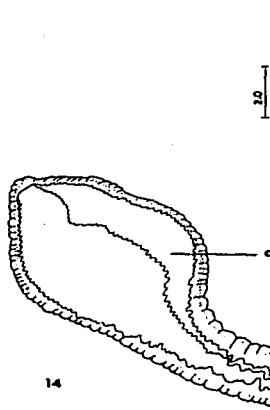
11



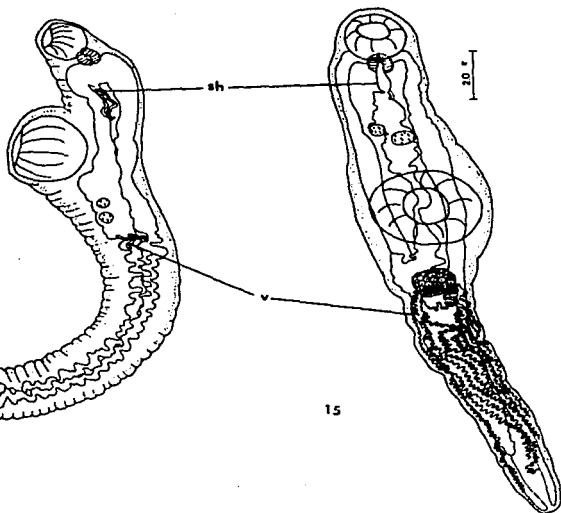
12



13



14



15

CAPÍTULO 3.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SUBFAMILIA BUNOCOTYLINAE DOLLFUS, 1950 (DIGENEA: HEMIURIDAE).

3.1. RESUMEN.

El análisis filogenético de los 16 géneros incluidos en la Subfamilia Bunocotylinae, basado en 30 series de transformación morfológicas produjeron dos árboles igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia de 0.621. La monofilia del grupo está sustentada por seis sinapomorfias. Los géneros *Ahemius*, *Aphanuroides*, *Aphanurus*, *Myosaccium* e *Indoderogenes* se separan independientemente de la rama basal del grupo. El clado formado por *Saturnius* y *Bunocotyle* se separa a continuación. Los taxa *Neotheletrum akeh*, *Duosphincter*, *Theletrum* y *Monolecithotrema* se separan independientemente y por último, los géneros *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*, *Genolinea* y *Neotheletrum* se agrupan en un clado. Los árboles difieren solo en la posición del género *Genolinea* en relación con *Neotheletrum* y el clado *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*. El árbol de consenso sugiere que el grupo de los bunocotilinos se originó a partir de un ancestro específico de peces de la familia Clupeidae distribuido en el Mar Árabe y Mar Mediterráneo (Mar de Tethys).

3.2. INTRODUCCIÓN.

Los Hemiuriformes (*sensu* Brooks *et al.*, 1985) son uno de los grupos más comunes y diversos que se encuentran parasitando a peces marinos. La subfamilia Bunocotylinae, aparece como la más derivada de la familia Hemiuridae en los esquemas evolutivos propuestos previamente (Gibson y Bray, 1979; Brooks *et al.*, 1985) y como grupo hermano de la subfamilia Hemiurinae, sin embargo, en la hipótesis filogenética propuesta por Brooks *et al.* (1985), los bunocotilinos carecen de autapomorfias que sustenten su monofilia. Históricamente, la clasificación de los bunocotilinos ha sido

inestable. Yamaguti (1971) incluyó solo cuatro géneros en la subfamilia Bunocotylinae: *Bunocotyle* Odhner, 1928, *Saturnius* Manter, 1969, *Theletrum* Linton, 1910 y *Pseudobunocotyla* Yamaguti, 1935. Gibson y Bray (1979) elevaron a los bunocotilinos a nivel de familia, dentro de la cual reconocieron cuatro subfamilias: la subfamilia Bunocotylinae, que comprende a los géneros *Bunocotyle* Odhner, 1928 y *Saturnius* Manter, 1969; la subfamilia Aphanurinae con cinco géneros: *Aphanurus* Looss, 1907, *Ahemius* Chauhan, 1954, *Aphanuroides* Nagaty y Abdel-Aal, 1962, *Duosphincter* Manter y Pritchard, 1960 y *Myosaccium* Montgomery, 1957; la subfamilia Opisthadeninae que incluye a los géneros *Opisthadena* Linton, 1910, *Genolinea* Manter, 1925, *Mitrostoma* Manter, 1954, *Neotheletrum* Gibson y Bray, 1979 y la subfamilia Theletrinae incluyendo a los géneros *Theletrum* Linton, 1910, *Indoderogenes* Srivastava, 1937 y *Monolecithotrema* Yamaguti, 1970. Posteriormente se han descrito dos géneros más pertenecientes a esta familia de hemiúridos, ambos monotípicos: *Neopisthadena* Machida, 1980, que fue descrito como parásito de *Kyphosus cinarescens* de Japón (Machida, 1980) y el género *Neophanurus* Tang, Shi, Cao, Guan y Pan, 1983, colectado de *Coilia mystus* en Fujian, China (Tang *et al.* 1983). En el estudio filogenético realizado por Brooks *et al.* (1985), los bunocotilinos aparecen como una subfamilia de la familia Hemiuridae y reconocen a los mismos géneros que Gibson y Bray (1979) dentro de su familia Bunocotylidae. El esquema de clasificación que se siguió en el presente estudio es aquel propuesto por Brooks *et al.* (1985).

Este estudio se abordó con el propósito de investigar la monofilia de la Subfamilia Bunocotylinae, así como de proponer una hipótesis de relaciones filogenéticas para los 16 géneros que la componen, contribuyendo de esta manera al esclarecimiento de la taxonomía de los hemiúridos.

3.3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.3.1. Ejemplares examinados.

Se examinó la literatura disponible y los siguientes ejemplares depositados en colecciones y museos (números de catálogo entre paréntesis): Colección Nacional de Helmintos, México (CNH): *Genolinea laticauda* (807); *Opisthadena dimidia* (899, 2631, 2632); *O. cortesi* (898, 1379, 1483); *Neotheletrum gravidum* (999); *N. lissosomum* (1517); *Myosaccium ecaude* (2791 al 2797); *Parahemius merus* (2633 al 2641). United States National

Parasite Collection (USNPC): *Saturnius segmentatus* (71219); *S. maurepasi* (73270); *S. mugilis* (63747); *S. belizensis* (74167); *S. papernai* (73271); *Mitrostoma nothoteniae* (49150); *Theletrum fustiforme* (8500, 39392); *Genolinea dactylopargi* (49151); *G. anura* (49177); *G. montereyensis* (36952); *G. noblei* (60290); *Myosaccium ecaude* (38185); *M. opisthonemae* (39393); *Duosphincter zancli* (39167); *Opisthadena dimidia* (8489); *O. bodegensis* (37338); *O. kyphosi* (63790). Meguro Parasitological Museum (MPM): *Aphanurus harengulae* (22700); *A. caesionis* (22703); *A. dorosomatis* (22702); *Saturnius mugilis* (15180); *Genolinea kyphosi* (15184); *Monolecithotrema kala* (15187); *Opisthadena kyphosi* (15245). National Science Museum Tokyo (NSMT): *Genolinea kyphosi* Yamaguti, 1970 (PI3161a); *G. isuzumi* (PI2292a); *G. chilostoma* (PI2292b, PI2234a); *Opisthadena dimidia* (PI2234b); *Neopisthadena habeii* (PI2293); *Neotheletrum akeh* (PI3184); *Monolecithotrema kala* (PI2140, PI3177, PI3794). Fue imposible examinar los ejemplares depositados en el Museo de Historia Natural, en Londres, a pesar de haberse solicitado. No nos fue posible examinar ejemplares de los géneros *Aphanuroides*, *Indoderogenes*, *Ahemius* y *Bunocotyle*, ya que son géneros monotípicos y en las descripciones originales de las especies no se especifica si los ejemplares fueron depositados en colección alguna; en estos casos, solo se consultó la literatura disponible.

3.3.2. Análisis realizados.

Los análisis filogenéticos fueron realizados utilizando los métodos de sistemática filogenética (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Wiley *et al.* 1991). Los resultados se confirmaron cuantitativamente utilizando el programa de computación PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) versión 3.1 (Swofford, 1993), en una computadora Macintosh LCIII. Se examinaron las siguientes opciones: (1) caracteres: todos desordenados, solo los caracteres multiestado desordenados; solo los caracteres 19 y 25 ordenados; (2) grupo externo: el estado plesiomórfico se determinó con base en el método del grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981; Maddison *et al.* 1984) de acuerdo con el estado observado en los géneros *Hemius*, *Parahemius* y *Anahemius* (Hemiuirini), reconocidos como el grupo hermano de los bunocotilinos (Gibson y Bray, 1979; Brooks, *et al.* 1985); (3) Optimización: Acctran, Deltran; y (4) algoritmos para la construcción de árboles: búsqueda heurística con cambio de ramas ("branch swapping"), "branch and bound".

3.4. RESULTADOS.

3.4.1. Taxa reconocidos.

En este análisis se consideraron como válidos a los 14 géneros incluidos en la familia Bunocotyliidae *sensu* Gibson y Bray (1979) y el género *Neopisthadena* Machida, 1980. En la descripción original del género *Neoaphanurus*, Tang *et al.* (1983) señalaron la presencia de una vesícula seminal que ocupa la región posterior del cuerpo y la presencia de un receptáculo seminal. Al examinar dicha descripción y su dibujo, observamos que las características del organismo coinciden con las del género *Aphanurus* excepto en esos dos aspectos. En los hemiúridos, la vesícula seminal se localiza invariablemente en posición anterior a los testículos, por lo que consideramos que la primera estructura fue confundida con un receptáculo seminal uterino (cuyo aspecto se asemeja mucho cuando este último se encuentra lleno de espermatozoides); esta estructura siempre se encuentra asociada con un órgano de Juel y no con un receptáculo seminal, aunque estas dos estructuras pueden confundirse con facilidad. Creemos que esta especie forma parte del género *Aphanurus*, sin embargo, al no contar con los ejemplares, consideramos este taxón como *species inquirendae* y no las consideramos dentro del análisis. Por otra parte, los ejemplares descritos como *Neotheletrum akeh* Machida, 1989 de *Siganus virgatus* en Japón (Machida, 1989) son considerados en este análisis como un taxón independiente, ya que carecen de un receptáculo seminal y presentan un receptáculo seminal uterino y un órgano de Juel; la localización del poro excretor (ventral) y la presencia de un esfínter y una bolsa uterinos previos a su desembocadura en el saco hermafrodita, los diferencian de los demás géneros conocidos de hemiúridos.

3.4.2. Argumentación de caracteres.

Se utilizaron los siguientes caracteres con sus distintos estados en el análisis (los caracteres se enlistan en el orden en que aparecen en la Tabla 1). La argumentación de cada carácter es la siguiente:

1. ECSOMA (Fig. 1). Este carácter fue originalmente codificado como multiestado: '(0) la presencia de ecsoma bien desarrollado; (1) vestigios de esta estructura en los géneros *Bunocotyle*, *Saturnius*, *Aphanurus*,

Aphanuroides y *Mitrostoma* y (2) ausencia de ecsoma. Al analizar los ejemplares, dibujos y descripciones originales de estas especies pudimos constatar que la estructura denominada por varios autores como ecsoma vestigial, era en realidad la vesícula excretora junto con el poro excretor grande típico de los bunocotilinos, de modo que este carácter fue transformado en binario: (0) presencia de ecsoma, que es el estado plesiomórfico en los Hemiurini; (1) ausencia de ecsoma, estado apomórfico en los Bunocotylinae.

2. ESTRÍAS CUTICULARES (PLICATIONS) (Fig. 1). La presencia de pliegues cuticulares es la condición plesiomórfica en el grupo externo (0), mientras que la ausencia de ellos es la apomórfica en la mayoría de los géneros de Bunocotilinos (1).

3. CINTURÓN MUSCULAR EN EL ACETÁBULO (Fig. 2). La ausencia de un cinturón muscular rodeando al acetábulo, como en el grupo externo y en la mayoría de los bunocotilinos es el estado plesiomórfico (0); su presencia en *Bunocotyle* y *Saturnius* es el estado apomórfico (1). El cinturón muscular en el acetábulo y la ventosa oral de estos géneros es de naturaleza distinta a la del pliegue de la pared del cuerpo que presentan los géneros *Opisthadena*, *Theletrum* y *Mitrostoma*, aunque en la literatura se les ha denominado de manera similar ("postacetabular ridges").

4. CINTURÓN MUSCULAR EN LA VENTOSA ORAL (Fig. 2). Esta estructura está ausente en los hemiurinos y en la mayoría de los bunocotilinos, lo cual consideramos como estado plesiomórfico (0); la presencia de ésta en *Bunocotyle* y *Saturnius* es el estado apomórfico (1).

5. SEPTOS MUSCULARES INTERNOS (Fig. 2). Estas estructuras se presentan excusivamente en el género *Saturnius*, por lo que se considera a ésta como la condición apomórfica (1); su ausencia es el estado plesiomórfico (0).

6. PAPILAS MUSCULARES EN LA VENTOSA ORAL (Fig. 2). Estas estructuras son exclusivas del género *Saturnius*, por lo que se considera a ésta como la condición apomórfica (1) y su ausencia se considera la condición plesiomórfica (0).

7. PLIEGUE POST-ACETABULAR (Fig. 3). Esta estructura está ausente en los hemiurinos, lo cual consideramos como estado plesiomórfico (0); la presencia de ésta en *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Mitrostoma* y *Theletrum* es el estado apomórfico (1).

8. PAPILAS CUTICULARES. Estas estructuras están ausentes en los hemiurini y en la mayoría de los bunocotylinae, por lo que su ausencia es considerada como el estado plesiomórfico (0); su presencia en *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Genolinea*, *Theletrum* y *Monolecithotrema*, es el estado apomórfico (1).

9. ACETÁBULO CON ESFINTER MUSCULAR. Se presenta como un estado apomórfico (1) en los géneros *Mitrostoma* y *Duosphincter*. El acetábulo sin este esfinter se considera la condición plesiomórfica (0).

10. CAVIDAD PREACETABULAR (PREACETABULAR PIT). En el género *Mitrostoma* se presenta una cavidad inmediatamente anterior al acetábulo rodeada por glándulas, que es un carácter apomórfico de este género (1), mientras que ausencia de dicha cavidad es la condición plesiomórfica (0).

11. LÓBULO PREORAL (Fig. 2). La ausencia de un lóbulo preoral en el grupo externo y en algunos géneros de bunocotilinos es el estado plesiomórfico del carácter (0), mientras que su presencia en *Saturnius*, *Duosphincter*, *Mitrostoma*, *Monolecithotrema*, *Theletrum* y *Neotheletrum* es el estado apomórfico (1).

12. LOCALIZACIÓN DEL PORO EXCRETOR. El poro excretor terminal o subterminal como en el grupo externo y la mayoría de los bunocotilinos es la condición plesiomórfica (0) (Figs. 2 y 3); el poro excretor situado ventralmente es característico de *N. akeh* y se considera como el estado apomórfico (1) (Fig. 4a).

13. TAMAÑO DEL PORO EXCRETOR. La condición plesiomórfica de este carácter es la presencia de un poro excretor pequeño o inconspicuo, como se presenta en la mayoría de los hemiuriformes (0) (Fig. 1), mientras que la condición apomórfica es la presencia de un poro excretor muy grande, como es característico en los bunocotilinos (1) (Figs. 2, 3 y 4a).

14. FORMA DE LA VESÍCULA EXCRETORA. En el grupo externo la vesícula excretora es tubular, lo que consideramos como el estado plesiomórfico (0). En el grupo de los bunocotilinos, la vesícula excretora es bulbosa (1) (Figs. 2, 3 y 4a).

15. CIEGOS. En el género *Bunocotyle* el intestino se une en el extremo posterior del cuerpo formando un ciclocele; esta condición se considera apomórfica (1), mientras que la terminación de las ramas intestinales en dos ciegos se considera como el estado plesiomórfico (2).

16. POSICIÓN DE LOS TESTÍCULOS. Existen tres estados para este carácter: la condición plesiomórfica, como se presenta en los hemiurini, es la disposición simétrica de los testículos (0); algunos géneros de bunocotilinos los presentan oblicuos (1) y algunos otros los presentan en tandem (2).

17. POSICIÓN DE LA VESÍCULA SEMINAL. En el grupo externo y en los géneros *Aphanurus*, *Ahemius*, *Aphanuroides*, *Opisthadena*, *Neopisthadena* y *Mitrostoma*, la vesícula seminal está situada en la región postacetabular, lo cual consideramos como la condición plesiomórfica (0); la vesícula seminal situada en la región preacetabular es la condición apomórfica (1), como en *Bunocotyle*, *Saturnius*, *Duosphincter*, *Myosaccium*, *Genolinea*, *Neotheletrum*, *Theletrum*, *Monolecithotrema* y *N. akeh*.

18. FORMA DE LA VESICULA SEMINAL (Fig. 5). En el grupo externo la vesícula seminal es de forma sacular, lo que se considera como el estado plesiomórfico (0); en los géneros *Duosphincter*, *Genolinea*, *Mitrostoma*, *Neotheletrum*, *Theletrum*, *Neopisthadena*, *Monolecithotrema* y *N. akeh* este órgano tiene forma tubular (1). En las especies del género *Opisthadena* la vesícula seminal tubular es muy sinuosa y se encuentra englobada por un saco seminal (2).

19. PARS PROSTATICA (Fig. 5). Este carácter tiene tres estados: el plesiomórfico, como se presenta en el grupo externo, es una *pars* prostática larga (0); en *Bunocotyle*, *Saturnius*, *Duosphincter*, *Genolinea*, *Neotheletrum*, *Theletrum*, *Indoderogenes* y *Monolecithotrema* se presenta una *pars* prostática corta (1) y en *Myosaccium* y *N. akeh* se presenta modificada en una vesícula prostática (2).

20. CONDUCTO EYACULADOR. Esta estructura está ausente en los hemiurini, por lo que su ausencia es la condición plesiomórfica (0), mientras que la condición apomórfica es la presencia de un conducto eyaculador (1), como en *Ahemius*, *Opisthadena* y *Neopisthadena*.

21. RECEPTÁCULO SEMINAL UTERINO (Fig. 6). Las estructuras para el almacenamiento del fluido seminal han sido caracteres taxonómicos de gran importancia en este grupo. En la mayoría de los Hemiuriformes, el extremo proximal del útero funciona como receptáculo seminal y es denominado Receptáculo Seminal Uterino; la presencia de esta estructura es la condición plesiomórfica (0). En *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Genolinea*, *Mitrostoma* y *Neotheletrum* se ha desarrollado una estructura independiente del útero,

especializada para tal fin y el receptáculo seminal uterino ha desaparecido, lo que consideramos como la condición apomórfica del carácter (1).

22. DERIVADOS DEL CANAL DE LAURER (Fig. 6). El canal de Laurer es un conducto que presumiblemente lleva los excedentes del semen y del material vitelino hacia el exterior. Esta estructura se puede apreciar en algunos grupos de Hemiuriformes como los Aziigidae, Accacoeliidae e Hirudinellidae. En algunos otros grupos, como los hemiurinos, esta estructura se ha modificado para dar origen al órgano de Juel, estructura de naturaleza glandular, provista de una vesícula central en donde se almacena y degrada el material de desecho para su posterior reabsorción y que no tiene conexión con el exterior; los hemiurini presentan esta condición, por lo que la consideramos como plesiomórfica (0). En *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Genolinea*, *Mitrostoma* y *Neotheletrum* el órgano de Juel ha sufrido una modificación ulterior, al perder su naturaleza glandular y transformarse en un receptáculo seminal, que sustituye al receptáculo seminal uterino, lo que consideramos como la condición apomórfica de este carácter (1); *Bunocotyle* y *Saturnius* carecen de órgano de Juel o de receptáculo seminal (2).

23. NUMERO DE MASAS VITELÓGENAS. Este carácter fue originalmente codificado como multiestado, ya que en las descripciones se registraban algunas especies con tres masas vitelógenas. Al examinar los ejemplares y dibujos originales, se constató que la masa vitelógena anterior puede presentar una constricción que le da apariencia bilobulada, lo que se interpretó originalmente como la existencia de tres masas en lugar de dos. Se codificó entonces la existencia de dos masas vitelógenas como el estado plesiomórfico (0); y la existencia de una sola masa en *Monolecithotrema*, *Aphanurus*, *Saturnius* y *Bunocotyle* es el estado apomórfico (1).

24. FORMA DE LAS MASAS VITELÓGENAS. Este carácter fue codificado como un carácter multiestado; la condición plesiomórfica en los hemiurinos es la posesión de dos masas ligeramente lobuladas, con tres y cuatro lóbulos respectivamente (0); en la mayoría de los bunocotilinos, las glándulas vitelógenas son dos masas con bordes enteros o irregulares (1); en *Neotheletrum* se observa una de las masas bilobulada (2).

25. POSICIÓN DE LAS MASAS VITELÓGENAS. En los hemiurini las masas vitelógenas se presentan en posición simétrica (0), mientras que en los bunocotilinos éstas pueden encontrarse en posición oblicua, como es el caso

de *Aphanuroides*, *Myosaccium*, *Mitrostoma* e *Indoderogenes* (1) o bien, en tandem, como en el caso de *Duosphincter*, *Genolinea* y *Neotheltrum* (2).

26. ESFÍNTER UTERINO (Fig. 4b). Esta estructura, que se localiza cerca de la desembocadura del útero al saco hermafrodita, solo está presente en *N.akeh*, por lo que su ausencia se considera como el estado plesiomórfico (0) y su presencia se considera una apomorfía (1).

27. SACO UTERINO (Fig. 4b). Esta estructura que es característica de *N.akeh*, se localiza entre el esfínter uterino y el saco hermafrodita. Su ausencia se considera como el estado plesiomórfico (0), mientras que su presencia se considera como el estado apomórfico (1).

28. SACO HERMAFRODITA (SINUS SAC) (Fig. 5). Esta estructura es característica de los hemiuriformes y, como parte del complejo genital terminal, es una de los caracteres que han tenido más importancia taxonómica en este grupo de helmintos. De acuerdo con Gibson y Bray (1979), el sinus sac se originó posteriormente al órgano copulador (sinus organ) como una estructura que ayuda a la extrusión de este último, aumentando la presión hidráulica. La presencia de un saco hermafrodita bien desarrollado es el estado plesiomórfico de este carácter (0), mientras que su ausencia es el estado apomórfico (1).

29. ÓRGANO COPULADOR (SINUS ORGAN). (0) presencia de un órgano copulador temporal; (1) ausencia de órgano copulador, como en los géneros *Bunocotyle*, *Aphanuroides* e *Indoderogenes*.

30. NIVEL DEL PORO GENITAL. En el grupo externo el poro genital se sitúa a la altura de la ventosa oral, lo que consideramos como el estado plesiomórfico (0); en los géneros *Bunocotyle*, *Aphanurus*, *Myosaccium*, *Genolinea*, *Mitrostoma*, *Neotheltrum* y *Monolecithotrema* se sitúa al nivel de la faringe (1) y en *Bunocotyle*, *Opisthadena*, *Neopisthadena*, *Duosphincter*, *Theletrum* y *N. akeh* se localiza posterior a la faringe (2).

3.4.3. Análisis filogenético de los Bunocotilinos.

El análisis filogenético de los 16 taxa que consideramos como válidos, utilizando las combinaciones mencionadas previamente, produjo dos árboles igualmente parsimoniosos con un índice de consistencia de 0.621 (58 transformaciones para 36 apomorfías posibles), excluyendo del análisis al carácter 29 (Fig. 7). Este carácter (la presencia o ausencia de un órgano copulador) fue incluido inicialmente en el análisis, obteniéndose 10 árboles

igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia de 0.597. Dos de esos árboles corresponden con los 2 árboles presentados en éste análisis. Los 8 árboles restantes diferían de éstos en la posición de los 5 géneros basales (*Ahemius*, *Aphanuroides*, *Aphanurus*, *Myosaccium* e *Indoderogenes*). En 6 de los 10 árboles, los dos primeros géneros aparecían formando un clado y como grupo hermano del resto de los taxa, sustentados por la carencia de un órgano copulador. La posición de los tres géneros restantes variaba con respecto a ellos mismos. La topología del árbol dentro del clado formado por el resto de los taxa era idéntica. El órgano copulador es una estructura muy difícil de observar cuando se encuentra retraído, y considerando que nos fue imposible examinar ejemplares de *Ahemius* y *Aphanuroides* y que sus descripciones originales son muy pobres, decidimos excluir este carácter del análisis, ya que es posible que el órgano copulador no haya sido observado en los géneros en donde se ha registrado su ausencia. Al excluirlo, la topología del árbol en su parte basal se resolvió, apoyando la idea de que este carácter es muy variable y de difícil observación. Como se observa en la Fig. 7, los dos árboles finales difieren solamente en la posición del género *Genolinea* con respecto a *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma* y *Neotheletrum*. Esta situación y la variabilidad observada en las especies incluidas en el género *Genolinea*, nos hace pensar en la posibilidad de que éste no sea un grupo monofilético. Las diferencias observadas en los ejemplares de *Neotheletrum akeh* con respecto a las demás especies incluidas en el género nos llevaron a considerarlo como un taxón independiente en el análisis. En la Fig. 8 se muestra el árbol de consenso, el cual muestra la separación de *N. akeh* (sustentado por 3 autapomorfias) como grupo hermano del clado formado por *Duosphincter*, *Theletrum*, *Monolecithotrema* y *Neotheletrum* + *Genolinea* + *Mitrostoma* + *Opisthadena* + *Neopisthadena*. Por lo anterior, *N. akeh* se propone como un género nuevo, que se describirá en el siguiente capítulo. El clado de *Bunocotytle* + *Saturnius* es el grupo hermano del clado que forman todos los anteriores. Los géneros *Indoderogenes*, *Myosaccium*, *Aphanurus*, *Aphanuroides* y *Ahemius* se separan como líneas independientes en la parte basal del árbol.

3.5. DISCUSIÓN.

La monofilia de la subfamilia Bunocotylineae se encuentra sustentada por las siguientes autapomorfias: ausencia de ecsoma, poro excretor grande,

vesícula excretora bulbosa, posición de los testículos en tandem, masas vitelógenas enteras y posición del poro genital a nivel de la faringe o posterior. El índice de consistencia de 0.621 para nuestros árboles es cercano a los valores obtenidos en análisis efectuados con otros grupos de digéneos (0.71 para la base de datos global de digéneos, ver Brooks y McLennan, 1993 a y b). El porcentaje de pérdidas evolutivas observadas en nuestro análisis (15.5%) apoya las observaciones de Brooks y McLennan (1993 a y b) acerca de que los parásitos no presentan valores de simplificación o plasticidad evolutiva especialmente altos en comparación con sus grupos hermanos de vida libre (ellos registraron un 12% para todo el grupo de los digéneos). La politomía formada por los géneros *Neotheletrum*, *Genolinea* y *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*, muy probablemente se deba a que los miembros del género *Genolinea* son muy variables; es el género de bunocotilinos que incluye a un mayor número de especies y frecuentemente han sido pobremente descritas. Creemos que esta politomía se resolvería al realizar un análisis filogenético de las especies de éste género, que probablemente no sea monofilético, como se mencionó previamente.

Al comparar el agrupamiento de los géneros producido por nuestro análisis con aquel propuesto por Gibson y Bray (1979) (Fig. 9), observamos que se conservaron los grupos formados por los géneros *Bunocotyle* + *Saturnius* (Bunocotylinae *sensu* Gibson y Bray, 1979) y *Opisthadena* + *Mitrostoma* + *Genolinea* + *Neotheletrum* (Opisthadeninae *sensu* Gibson y Bray, 1979). Los géneros *Monolecithotrema* y *Theletrum* (miembros de la subfamilia Theletrinae *sensu* Gibson y Bray, 1979) en nuestro árbol aparecen muy relacionados entre sí y con el clado de *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma* + *Genolinea* + *Neotheletrum*. El género *Duosphincter* había sido agrupado dentro de la subfamilia Aphanurinae, que de acuerdo con Gibson y Bray (1979), eran típicos hemiúridos que habían perdido el ecsoma, sin embargo, de acuerdo con nuestro análisis, es el grupo hermano del clado *Opisthadena* + *Mitrostoma* + *Genolinea* + *Neotheletrum*, *Monolecithotrema* y *Theletrum*, que es el más derivado de la subfamilia, y que, incluyendo a *Duosphincter*, en adelante llamaremos el "grupo opisthadena". El clado *Bunocotyle* + *Saturnius* es el grupo hermano de los anteriores, constituyéndose como uno de los grupos más derivados, mientras que en el esquema propuesto por Gibson y Bray (1979) aparecían como uno de los grupos basales. Nuestro análisis apoya la polarización de los derivados del

canal de Laurer que propusieron Gibson y Bray (1979) (el órgano de Juel pudo dar origen a a un receptáculo seminal o bien, desaparecer en *Bunocotyle* y *Saturnius*), sin embargo, no sustenta la idea de que la reducción en la talla de estos organismos sea una tendencia en este grupo, como lo sugirieron estos autores; en contraposición, muestra que la talla del organismo por sí sola no refleja la genealogía del grupo, por lo que las subfamilias propuestas por Gibson y Bray (1979) con base en este caracter no se conservaron en nuestro análisis.

Optimizando el taxón del hospedero definitivo y el hábitat de éste (marino, estuarino o dulceacuícola) en el árbol filogenético (Fig. 9), observamos que el grupo es predominante y primitivamente marino y que la mayoría de los grupos basales (*Ahemius*, *Aphanurus*, *Myosaccium*) se encuentran parasitando preferentemente a peces de la familia Clupeidae, al igual que el grupo externo. El caso del género *Aphanurus* es interesante, ya que ocasionalmente se le ha registrado parasitando a peces de los géneros *Mugil* (peces eurihalinos) y *Salmo* (dulceacuícolas), lo que indica que algunas especies de éste género han sufrido un cambio de hospedero (host-switching) y de ambiente. El "grupo opisthadena" no es específico de alguna familia de peces en particular, a excepción de los géneros *Opisthadena* y *Neopisthadena*, cuyas especies en su mayoría parasitan a peces de la familia Kyphosidae (León-Règagnon *et al.* 1997, en prensa). El árbol indica que el clado *Bunocotyle* + *Saturnius* se separó tempranamente de su grupo hermano sufriendo un cambio de hospedero y asociado a éste, un cambio de ambiente, parasitando a peces eurihalinos y dulceacuícolas, quizá en un proceso similar al que se observa en las especies del género *Aphanurus*. Las especies del género *Saturnius* son específicas de peces del género *Mugil*, típicamente estuarinos, mientras que el género *Bunocotyle* al parecer, pasó por un proceso de aislamiento periférico al colonizar a peces dulceacuícolas. Este esquema parece señalar hacia una ruta de origen de los bunocotilinos a partir de un ancestro con cierta especificidad hospedatoria hacia la familia Clupeidae y una colonización posterior de otros grupos de peces, en ocasiones adoptando una especificidad hospedatoria elevada, como en los géneros *Opisthadena* y *Saturnius*.

Al relacionar la distribución geográfica con la hipótesis filogenética que aquí se propone (Fig. 10), se observa que los grupos basales (excepto *Myosaccium*), así como el género *Bunocotyle* se restringen al Mar Árabe,

Golfo Pérsico y Mar Mediterraneo. El género *Saturnius* presenta una distribución geográfica muy amplia, en correspondencia con aquella de sus hospederos (peces del género *Mugil*) y el "grupo opisthadena" igualmente, tiene una distribución muy amplia (Pacífico del Este y Oeste, Nueva Zelanda, Australia y algunas especies han sido registradas en el Golfo de México, el Mar Caribe y el Mar Árabe). La distribución geográfica actual del grupo sugiere una distribución ancestral relativamente restringida al Mar Árabe, Golfo Pérsico y Mar Mediterraneo (Mar de Tethys) y que a partir del ancestro del "grupo opisthadena" y el clado *Bunocotyle* + *Saturnius*, sufrió una radiación asociada al cambio de hospederos, hacia el Pacífico y de aquí, en el caso de algunos géneros hacia el Golfo de México y el Mar Caribe, quizás antes de que surgiera el Istmo de Panamá como una barrera entre el Océano Pacífico y el Atlántico hace aproximadamente 4 millones de años (Lessios, 1979). Es probable que la capacidad de colonizar nuevos géneros de hospederos (diferentes de clupeidos) le brindó a las ramas derivadas del grupo la posibilidad de extender su distribución geográfica. De cualquier manera, la historia biogeográfica del grupo de los bunocotilinos parece muy compleja, como se esperaría en los parásitos de organismos marinos, cuya capacidad de desplazamiento puede conducir a la formación de patrones biogeográficos muy complejos, que difícilmente pueden explicarse dentro del marco de procesos tales como la vicarianza o la dispersión. Tal es el caso de la familia Pronocephalidae, parásitos primitiva y predominantemente de tortugas marinas (Pérez-Ponce de León y Brooks, 1995), organismos que tienen una gran capacidad de desplazamiento, quizás mayor que la de los peces marinos. En su estudio, Pérez-Ponce de León y Brooks (1995) descubrieron un escenario biogeográfico muy complejo, sugiriendo una combinación de dispersión y vicarianza durante un largo periodo de tiempo. Este tipo de patrones deberá estudiarse basándose en hipótesis filogenéticas de grupos particulares, ricos en especies y con un nivel taxonómico inferior.

Finalmente, la hipótesis filogenética de los hemiuriformes propuesta por Brooks *et al.* (1985) se basó en las diagnósticas de las familias que Gibson y Bray (1979) consideraron válidas en su monografía del grupo. A lo largo del presente estudio pudimos constatar que algunos taxa se sustentan sobre caracteres que no comparten todos sus miembros, o que varían considerablemente. Es necesario abordar el estudio filogenético a niveles taxonómicos inferiores (género, especie) con el fin de obtener un esquema

clasificadorio que refleje la genealogía de los grupos de este complejo grupo de digéneos.

Agradecimientos.

El financiamiento para la realización de este estudio provino de la beca para doctorado del CONACyT, de PADEP-UNAM proy. 3333-199 y de PAPIIT-UNAM proy. IN201593. Agradezco especialmente al M. en C. Luis García, Colección Nacional de Helmintos, México, al Dr. Ralph Lichtenfels, curador, y al Dr. Eric Hoberg, United States National Parasite Collection, al Dr. Masaaki Machida, curador, National Science Museum Helminth Collection, Tokyo, y al Dr. Shunya Kamegai, curador, y al Dr. Jun Araki, Meguro Parasitological Museum por el préstamo de ejemplares.

3.6. LITERATURA CITADA.

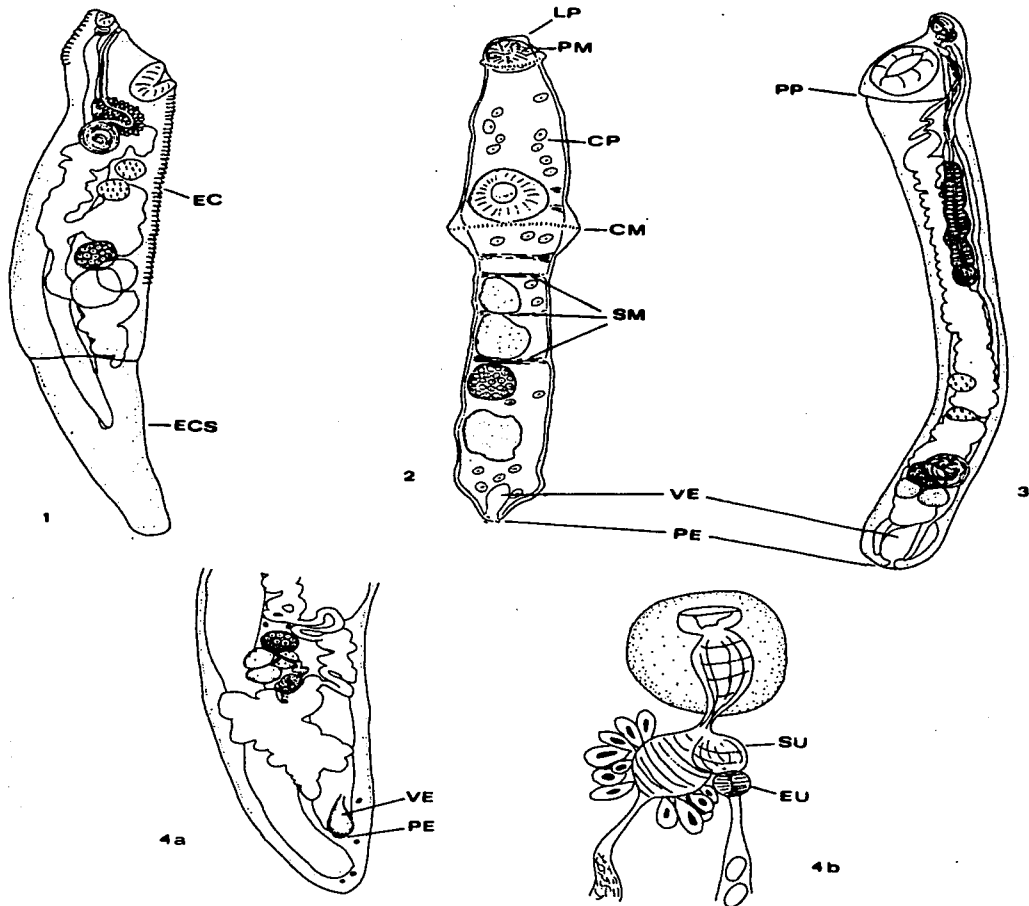
- BROOKS, D.R., R.T. O'GRADY y D.R. GLEN. 1985. Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptive radiation. *Can. J. Zool.* **63**: 411-443.
- BROOKS, D.R. and D.A. MCLENNAN. 1993a. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- BROOKS, D.R. and D.A. MCLENNAN. 1993b. Macroevolutionary patterns of morphological diversification among parasitic flatworms (Platyhelminthes: Cercomeria). *Evolution* **47**: 495-509.
- GIBSON, D.I. y R.A. BRAY. 1979. The Hemiuroidea: Terminology, Systematics and Evolution. *Bull. Br. Nat. Hist. Mus. (Zool.)* **36**: 35-146.
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana. 263 p.
- LEÓN-RÉGAGNON, V., G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN y D.R. BROOKS. (En prensa). Phylogenetic analysis of *Opisthadena* Linton, 1910 (Digenea: Hemiuridae: Bunocotylineae). *J. Parasitol.*
- LEÓN-RÉGAGNON, V., G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN y L. GARCÍA-PRIETO. 1997. Description of *Heteroplectanum oliveri* sp. n. (Monogenea: Diplectanidae) and comments on the helminth fauna of *Kyphosus elegans* (Perciformes: Kyphosidae) from Chamela Bay, México. *Jour. Helminthol. Soc. Wash.* **64**: 000-000

- LESSIOS, H.A. 1979. Use of panamanian sea urchins to test the molecular clock. *Nature* **280**: 509-561.
- MACHIDA, M. 1980. Hemiurid trematodes of *Kyphosus* collected around Cape Shionomisaki, Kii Peninsula. *Memoirs Natural Science Museum, Tokyo* **13**: 113-120.
- MACHIDA, M. 1989. Five hemiurid trematodes from tropical marine fishes of southern Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A.* **15**: 189-195.
- MADDISON, W.P., M.J. DONOGHUE y D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* **33**: 83-103
- PÉREZ-PONCE DE LEÓN, G. y D.R. BROOKS. 1995. Phylogenetic relationships of the genera of the Pronocephalidae Looss, 1902 (Digenea: Paramphistomiformes). *J. Parasitol.* **81**: 267-277.
- SWOFFORD, D. 1993. *Phylogenetic analysis using parsimony*. Version 3.1.1. Illinois atural History Survey, Urbana, Illinois.
- TANG, C.T., Z.M. SHI, CAO HUA, J.Z. GUAN and C.S. PAN. 1983. Trematodes from marine fishes from Fujian. I. Hemiurids. *Acta Zootaxonomica Sinica* **8**: 33-42.
- WATROUS L. E. y Q. WHEELER. 1981. The outgroup method of character analysis. *Syst. Zool.* **30**: 1-11.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and sons, New York. 439 pages.
- WILEY, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks and V.A. Funk. 1991. *The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History Press, Lawrence, Kansas. 158 p.
- YAMAGUTI, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan. Vol. I. 1074 pp. Vol. II. 349 grabados.

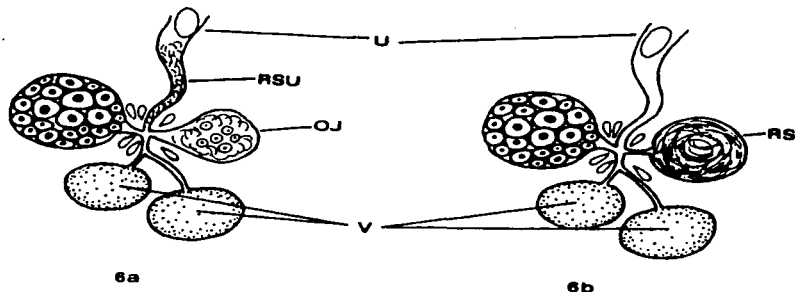
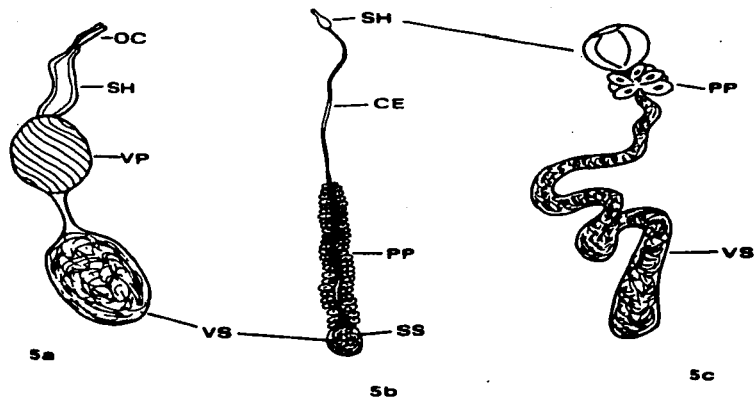
Tabla 1. Matriz de datos para los géneros de la subfamilia Bunocotylinae*. Los caracteres se ordenan de acuerdo con la numeración del texto; la descripción de los caracteres y los argumentos de polaridad se detallan en el texto. 0 = estado plesiomórfico; 1, 2 = estado apomórfico; ? = datos faltantes.

| car.→ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | | | |
|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| taxa↓ | | | | | | | | | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 |
| GEx | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| BU | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | ? | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| SA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | ? | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| AP | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| AH | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ? |
| AD | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? |
| DU | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| MY | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| OP | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| NO | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| GE | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| MI | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| NE | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| TH | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| IN | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | ? | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | ? |
| MO | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? | 0 | 0 | 0 | 1 |
| NA | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 |

* GEx (Grupo externo) = Hemiurini (*Hemiurus*, *Parahemiurus*, *Anahemiurus*); BU = *Bunocotyle*; SA = *Saturnius*; AP = *Aphanurus*; AH = *Ahemiurus*; AD = *Aphanuroides*; DU = *Duosphincter*; MY = *Myosaccium*; OP = *Opisthadena*; GE = *Genolinea*; MI = *Mitrostoma*; NE = *Neotheletrum*; TH = *Theletrum*; IN = *Indoderogenes*; MO = *Monolecithotrema*; NA = *Neotheletrum akeh*.



Figuras 1-4. Estructuras características de hemiurini y bunocotilinos. 1. *Parahemiurus*; 2. *Saturnius*; 3. *Opisthadena*; 4a. *Neotheletrum akeh*, extremo posterior; 4b. Región terminal del útero. CM = Cinturón muscular; CP = Células en parénquima; EC = Estrías cuticulares; ECS = Ecsoma; EU = Esfinter uterino; LP = Lóbulo preoral; PE = Poro excretor; PP = Pliegue postacetabular; PM = Papilas musculares; SM = Septos musculares internos; SU = Saco uterino; VE = Vesícula excretora.



Figuras 5 y 6. Complejos genitales en hemiurinos y bunocotilinos. 5. Complejos genitales masculinos. 5a. *Myosaccium*; 5b. *Opisthadena*; 5c. *Neotheletrum*. 6. Complejos genitales femeninos. CE = conducto eyaculador; OC = órgano copulador; OJ = órgano de Juel; PP = pars prostática; RS = receptáculo seminal; RSU = receptáculo seminal uterino; SH = saco hermafrodita; SS = saco seminal; U = útero; V = vitelógenas; VP = vesícula prostática; VS = vesícula seminal.

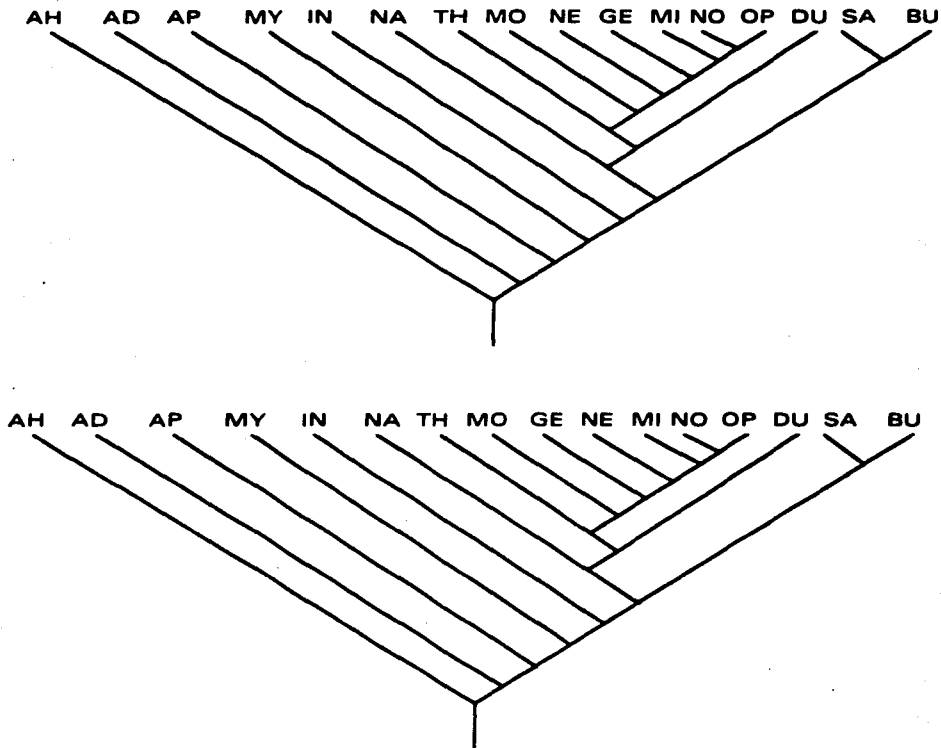


Figura 7. Árboles filogenéticos igualmente parsimoniosos para los géneros de la subfamilia Bunocotylinae. I.C. 0.621. BU = *Bunocotyle*; SA = *Saturnius*; AP = *Aphanurus*; AH = *Ahemius*; AD = *Aphanuroides*; DU = *Duosphincter*; MY = *Myosaccium*; OP = *Opisthadena*; GE = *Genolinea*; MI = *Mitrostoma*; NE = *Neotheletrum*; TH = *Theletrum*; IN = *Indoderogenes*; MO = *Monolecithotrema*; NO = *Neopisthadena*; NA = *Neotheletrum akeh*.

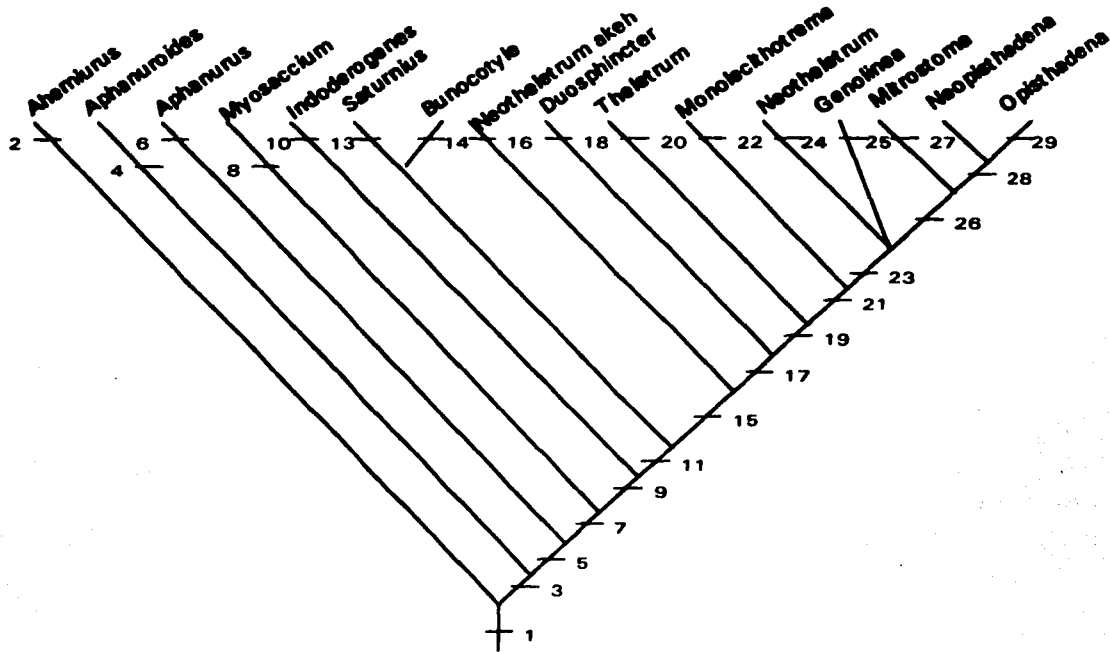
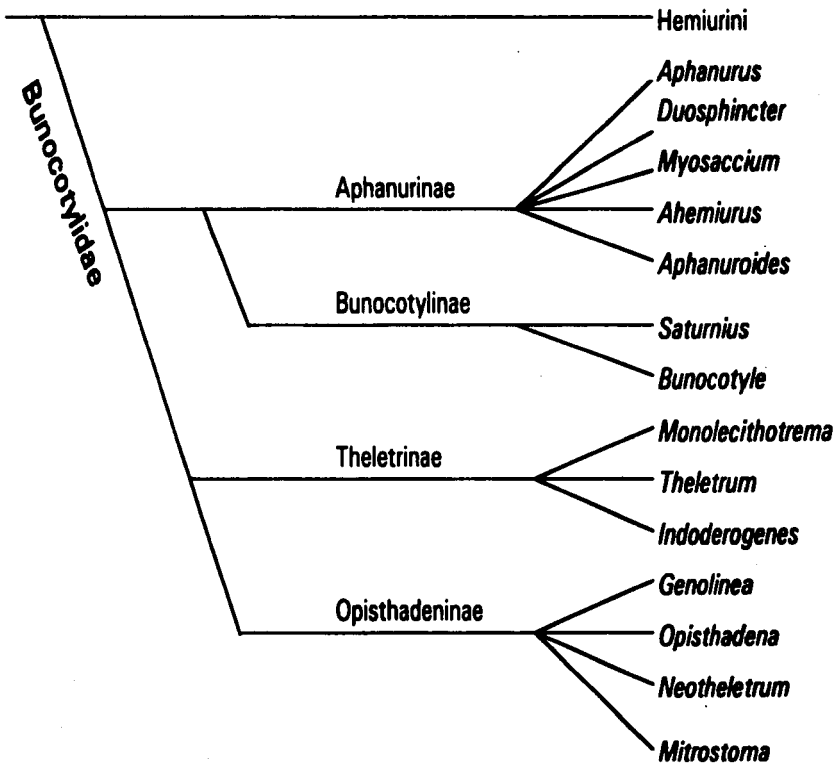


Figura 8. Arbol filogenético de consenso para los 15 géneros de la subfamilia Bunocotylinae.

Los guiones y los números anexos indican las sinapomorfias que soportan las relaciones filogenéticas (el número del carácter seguido de su estado entre paréntesis): 1 = 1(1), 13(1), 14(1), 16(2), 24(1), 30(1); 2 = 20(1)c; 3 = 25(1); 4 = 28(1)c; 5 = 16(1); 6 = 23(1)c; 7 = 19(1), 17(1); 8 = 19(2)c; 9 = 2(1), 30(2); 10 = 28(1)c; 11 = 16(2)r; 12 = 3(1), 4(1), 22(2), 23(1)c; 13 = 5(1), 6(1), 11(1)c; 14 = 15(1), 28(1)c, 30(1)r; 15 = 18(1), 25(2); 16 = 12(1), 19(2)c, 26(1), 27(1); 17 = 11(1)c; 18 = 2(0)r, 9(1)c; 19 = 8(1); 20 = 7(1)c; 21 = 30(1)r; 22 = 23(1)c; 23 = 21(1), 22(1); 24 = 8(0)r, 24(2); 25 = 16(1)r; 26 = 7(1)c, 17(0)r, 19(0)r, 25(1)r; 27 = 8(0)r, 9(1)c, 10(1); 28 = 11(0)r, 17(0)r, 20(0)r, 25(0)r, 30(2)r; 29 = 18(2). c = convergencia, r = reversión. La identidad de cada carácter se encuentra referida en el texto.

Figura 9. Esquema evolutivo de la subfamilia Bunocotyliinae propuesto por Gibson y Bray (1979)



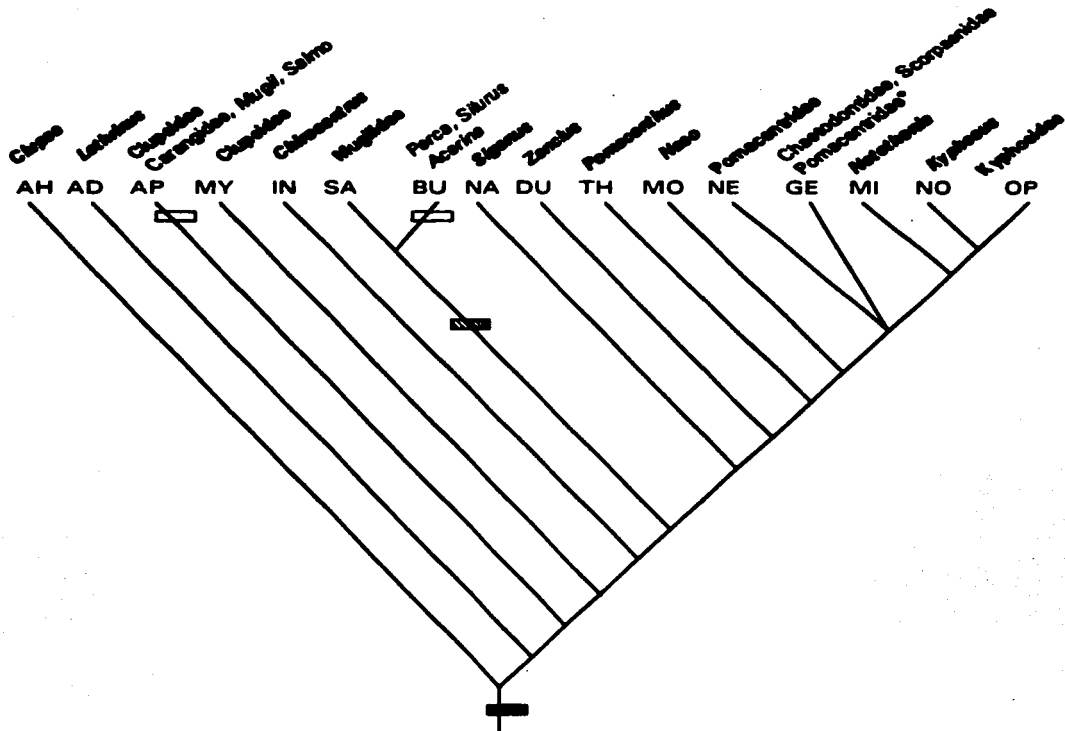


Figura 10. Optimización de los grupos de hospederos en la hipótesis filogenética propuesta para la subfamilia Bunocotylinae. Se indica en negritas el género o familia sobre la que existe especificidad. Se menciona el género de hospederos en los casos en que solo se ha registrado en éste. *El género *Genolinea* se ha registrado en más de diez familias de hospederos. BU = *Bunocotyle*; SA = *Saturnius*; AP = *Aphanurus*; AH = *Ahemius*; AD = *Aphanuroides*; DU = *Duosphincter*; MY = *Myosaccium*; OP = *Opisthadena*; GE = *Genolinea*; MI = *Mitrostoma*; NE = *Neothelstrum*; TH = *Thelestrum*; IN = *Indoderogenes*; MO = *Monolecithotrema*; NA = *Neothelstrum akeh*; NO = *Neopisthadena*.

■ = ambiente marino; ▨ = estuarino; □ = dulceacuicola.

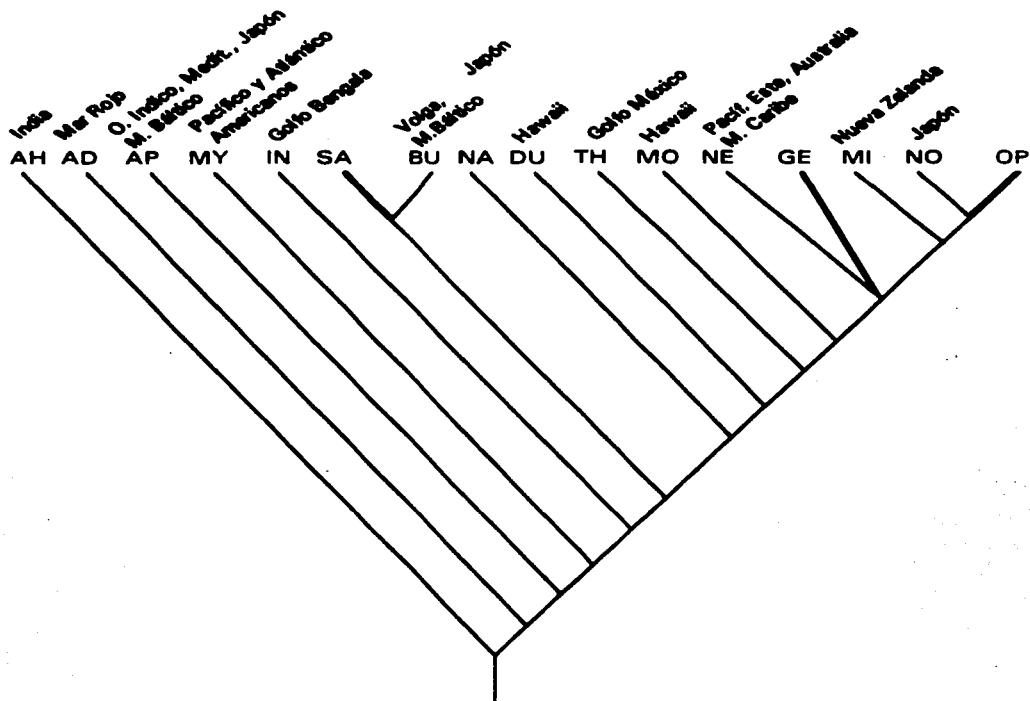


Figura 11. Optimización de la distribución geográfica de los taxa en la hipótesis filogenética propuesta para la subfamilia Bunocotylinae. Las líneas gruesas señalan a los taxa con amplia distribución geográfica (O. Pacífico, Australia, O. Indico, Mediterraneo y Golfo de México) BU = *Bunocotyle*; SA = *Satumius*; AP = *Aphanurus*; AH = *Ahemius*; AD = *Aphanuroides*; DU = *Duosphincter*; MY = *Myosaccium*; OP = *Opisthadena*; GE = *Genolinea*; MI = *Mitrostoma*; NE = *Neotheletrum*; TH = *Theletrum*; IN = *Indoderogenes*; MO = *Monolecithotrema*; NO = *Neopisthadena*; NA = *Neotheletrum akeh*.

CAPÍTULO 4.

DESCRIPCIÓN DE UN GÉNERO NUEVO DE LA SUBFAMILIA BUNOCOTYLINAE DOLLFUS, 1950 (DIGENEA: HEMIURIDAE).

4.1. RESUMEN.

En este trabajo se erige un género nuevo para incluir a la especie descrita originalmente como *Neotheletrum akeh* Machida, 1989. El género nuevo se caracteriza por presentar un órgano de Juel, un receptáculo seminal uterino, un esfínter y una vesícula uterinos, así como el poro excretor en posición medio-ventral.

4.2. INTRODUCCIÓN.

El género *Neotheletrum* fue creado por Gibson y Bray (1979) para incluir a 5 especies que originalmente fueron descritas como miembros del género *Theletrum* (Linton, 1910): (*N. lissosomum* (Manter, 1940), *N. frontilatum* (Manter, 1969), *N. gravidum* (Manter, 1940), *N. magnasaccum* (Sogandares y Sogandares, 1961) y *N. pomacentri* (Nahhas y Cable, 1964). Estas especies se diferencian del género monotípico *Theletrum* por la presencia de un receptáculo seminal (derivado del órgano de Juel), por la carencia de un receptáculo seminal uterino y por la forma bilobulada de la masa vitelógena anterior, asimismo, carecen del pliegue postacetabular típico de aquel género. Machida (1989) describió una especie nueva de la subfamilia Bunocotylinae, asignándola al género *Neotheletrum* Gibson y Bray, 1979. Al reexaminar este material como parte de un estudio sistemático de la subfamilia Bunocotylinae, notamos que la especie originalmente descrita como *Neotheletrum akeh* Machida, 1989 posee rasgos que no corresponden con las características diagnósticas de este género ni con ninguno otro de los géneros de bunocotilinos descritos hasta la fecha. La hipótesis de relaciones filogenéticas para la subfamilia Bunocotylinae (Capítulo 3), en donde se consideró a *N. akeh* como un taxón independiente, lo sitúa en una posición alejada del género *Neotheletrum* en el cladograma, apoyando la propuesta de considerar a esta especie como un género independiente, que aparece como grupo hermano de *Duosphincter* + *Theletrum* + *Monolecithotrema* + *Neotheletrum* + *Genolínea* + *Opisthadena* + *Neopisthadena* + *Mitrostoma*.

En este trabajo se propone la creación de un género nuevo para incluir a esta especie de hemiúrido y se redescrive ésta, complementando su descripción original.

4.3. MATERIALES Y MÉTODOS.

Con fines comparativos, se examinaron las descripciones originales del los géneros y los siguientes ejemplares depositados en colecciones y museos: Colección Nacional de Helminthos, México (CNHE): *Neotheletrum gravidum* (999P); *N. lissosomum* (1517); *Myosaccium ecaude* (2791 al 2797). United States National Parasite Collection (USNPC): *Theletrum fustiforme* (8500, 39392). National Science Museum Tokyo (NSMT): *Neotheletrum akeh* (PI3184). La terminología utilizada en las descripciones corresponde con la propuesta por Gibson y Bray (1979). Las medidas se expresan en milímetros. Se indica el promedio y en seguida el intervalo entre paréntesis. Los dibujos se elaboraron con la ayuda de una cámara clara.

4.4. RESULTADOS.

Bunocotylinae n. gen.

Diagnosis: Hemiuridae, Bunocotylinae. Cuerpo robusto, alargado a lingüiforme, liso. Sin pliegue postacetabular. Con fibras musculares muy desarrolladas, que parten de las ventosas para insertarse en la pared del cuerpo. Acetábulo precuatorial. Ciegos intestinales muy amplios, con numerosas constricciones, principalmente en la región anterior, extendiéndose hasta el extremo posterior del cuerpo. Dos testículos oblicuos, postacetabulares. Vesícula seminal tubular y preacetabular. *Pars* prostática vesicular. Saco hermafrodita ovoide, bien desarrollado. Ovario oval, postesticular. Vitelógenas en forma de dos masas compactas, con bordes lisos o irregulares, situadas posteriormente al ovario. Órgano de Juel y receptáculo seminal uterino presentes. Región distal del útero formando un esfínter musculoso seguido de una vesícula uterina con paredes también musculosas, que desemboca hacia el conducto hermafrodita. Poro excretor situado en posición medio-ventral, entre las asas posteriores del útero y el extremo de los ciegos.

Especie tipo: *Neotheletrum akeh* Machida, 1989

(Figs. 1 y 2)

Redescripción basada en el holotipo y 9 paratipos (NSMT PI3184). Cuerpo robusto, alargado a lingüiforme, mide 4.1 (3.29 - 5.49) de largo por 0.99 (0.84 - 1.24) de ancho máximo al nivel del acetábulo. Ventosa oral terminal, mide 0.27 (0.15 - 0.39) de largo por 0.34 (0.28 - 0.45) de ancho. Acetábulo situado al final del primer tercio del cuerpo, mide 0.52 (0.45 - 0.63) de largo por 0.56 (0.49 - 0.66) de ancho. La relación entre el largo de las ventosas es de 1: 1.9 y la relación entre el ancho de éstas es de 1: 1.65. Presentan fibras musculares muy desarrolladas desde la ventosa oral a la pared del cuerpo al nivel de la bifurcación cecal, así como del acetábulo hacia los lados del cuerpo y hacia atrás. Posee asimismo, numerosas células distribuidas sin seguir un patrón definido en el parénquima y que probablemente sean de naturaleza glandular. La faringe es oval y mide 0.099 (0.087 - 0.12) de largo por 0.125 (0.11 - 0.16). El esófago es muy corto y los ciegos intestinales son gruesos y terminan cerca del extremo posterior, uno más anterior que el otro.

Los testículos son ovoides, orientados diagonalmente, situados posteriores al acetábulo en el espacio intercecal; el anterior mide 0.158 (0.097 - 0.21) de largo por 0.174 (0.14 - 0.21) de ancho. El testículo posterior mide 0.153 (0.11 - 0.20) de largo por 0.173 (0.13 - 0.22) de ancho. La vesícula seminal es tubular, larga y sinosa, en la región preacetabular; en ocasiones llega a sobrelaparse ligeramente con esta ventosa. Presentan una vesícula prostática, rodeada de células glandulares; mide 0.064 (0.02 - 0.078). El conducto hermafrodita es musculoso, y se encuentra dentro de el saco hermafrodita, que es globoso y mide 0.199 (0.145 - 0.253) de largo por 0.141 (0.12 - 0.199) de ancho. Existe un atrio genital previo a la desembocadura del poro genital, situado éste a la mitad de la distancia que existe entre la bifurcación cecal y el acetábulo.

El ovario es ovoide, mide 0.124 (0.104 - 0.150) de largo por 0.174 (0.153 - 0.218) de ancho. Se encuentra situado en la región media de la parte posterior del cuerpo. Las glándulas vitelógenas se presentan en forma de dos masas con bordes lisos o irregulares, posteriores al ovario, en tandem; miden 0.169 (0.112 - 0.208) de diámetro. El órgano de Juel es postovárico, lateral a las vitelógenas. La parte proximal del útero funciona como receptáculo seminal uterino. La mayor parte del útero se distribuye en la región

postovárica, aunque se presentan numerosas asas entre el ovario y los testículos. La parte distal del útero cuenta con un esfínter que mide 0.03 (0.29 - 0.32) de diámetro y que comunica con una vesícula uterina de paredes ligeramente musculosas, mide 0.059 (0.054 - 0.061) de diámetro. Esta estructura desemboca en el conducto hermafrodita. Los huevos son muy numerosos y miden 0.224 de largo por 0.128 de ancho.

La vesícula excretora es bulbosa; el poro excretor se encuentra situado ventralmente en la región media del cuerpo, a 0.46 (0.32 - 0.5) del extremo posterior. Las ramas excretoras terminan independientemente a cada lado de la ventosa oral.

Hospedero: *Siganus virgatus*

Hábitat: Estómago

Localidad: Amami-Ōshima, Japón

Ejemplares depositados: NSMT- PI 3184

4.5. DISCUSIÓN.

El nuevo género pertenece a la subfamilia Bunocotylinae por carecer de un ecsoma, presentar las glándulas vitelógenas en forma de dos masas compactas y por presentar un poro excretor amplio y una vesícula excretora bulbosa (ver capítulo 3).

Machida (1989) agrupó a *Neotheletrum akeh* en este género de bunocotilinos guiado por la apariencia de las masas vitelógenas. Al examinar los ejemplares tipo, notamos que, aunque los bordes de éstas estructuras en algunos ejemplares son irregulares, nunca llegan a presentar la constricción que le da la apariencia bilobulada a la masa vitelógena anterior en las especies del género *Neotheletrum*. Por otro lado, este autor no consideró la naturaleza de las estructuras de almacenamiento del esperma en esta especie como un carácter de importancia taxonómica. En el capítulo anterior pudimos constatar que la evolución de los derivados del canal de Laurer (órgano de Juel y receptáculo seminal), así como del receptáculo seminal uterino es altamente congruente con la evolución del grupo de los bunocotilinos (caracteres 21 y 22 en el análisis filogenético, capítulo 3). La carencia de un receptáculo seminal derivado del canal de Laurer y la presencia de un órgano de Juel y un receptáculo seminal uterino, excluyen definitivamente a estos ejemplares del género *Neotheletrum* y de otros muy relacionados con éste tales como

Opisthadena Linton, 1910, *Mitrostoma* Manter, 1954 y *Genolinea* Manter, 1925, quienes junto con *Duosphincter* Manter y Pritchard, 1969 forman un grupo monofilético (ver capítulo 3).

Finalmente, estos ejemplares presentan tres características exclusivas (autapomorfias) que los separan de todos los demás géneros de bunocotilinos: la posición medio-ventral del poro excretor, que en el resto de los géneros es terminal o subterminal y la presencia de un esfínter y una vesícula uterinos. En la hipótesis filogenética propuesta para la subfamilia Bunocotylinae presentada en el capítulo anterior, el nuevo taxón se encuentra ubicado en la parte basal del "grupo opisthadena", como grupo hermano del clado *Duosphincter* + *Theletrum* + *Monolecithotrema* + *Neotheletrum* + *Genolinea* + *Mitrostoma* + *Opisthadena* + *Neopisthadena*.

Agradecimientos.

El financiamiento para la realización de este estudio provino de la beca para doctorado del CONACyT, de PADEP-UNAM proy. 3333-1994, 3344-1996 y de PAPIIT-UNAM proy. IN201593. Agradezco especialmente al Dr. Masaaki Machida, curador, National Science Museum Helminth Collection, Tokyo, al M. en C. Luis García, Colección Nacional de Helmintos, México, al Dr. Ralph Lichtenfels, curador, y al Dr. Eric Hoberg, United States National Parasite Collection, por el préstamo de ejemplares.

4.6. LITERATURA CITADA.

- GIBSON, D.I. y R.A. BRAY. 1979. The Hemiuroidea: Terminology, Systematics and Evolution. *Bull. Br. Nat. Hist. Mus. (Zool.)* **36**: 35-146.
- LINTON, E. 1910. Helminth fauna of the Dry Tortugas. II. Trematodes. *Carnegie Institution Publications* **133**: 11-98.
- MACHIDA, M. 1989. Five hemiurid trematodes from tropical marine fishes of southern Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A.* **15**: 189-195.
- MANTER, H. W. 1940. Digenetic trematodes of Galapagos Islands and the neighboring Pacific. *Allan Hancock Pacific Exped.* **2**: 329-496.
- MANTER, H. W. 1969. Some digenetic trematodes of marine fishes of New Caledonia. Part IV. Hemiuridae and summary. *Proc. Helm. Soc. Wash.* **36**: 194-204.

NAHAS, F. M. and R. M. CABLE. 1964. Digenetic and aspidogastrid trematodes from marine fishes of Curacao and Jamaica. *Tulane Studies in Zoology* **11**: 169-227.

SOGANDARES, B. F. and L. M. SOGANDARES. 1961. Nine digenetic trematodes of marine fishes from the atlantic coast of Panama. *Tulane Studies in Zoology* **8**: 141-153.

Plés de Figuras.

Fig. 1. Paratipo de *Neotheletrum akeh* Machida, 1989 Vista ventral. Escala = 1 mm.

Fig. 2. Detalle del complejo genital terminal de *Neotheletrum akeh* Machida, 1989. Escala = 0.1 mm.

Abreviaturas: ag = atrio genital; ch = canal hermafrodita; cp = células en parénquima; eu = esfinter uterino; fm = fibras musculares; o = ovario; oj = órgano de Juel; pe = poro excretor; rsu = receptáculo seminal uterino; sh = saco hermafrodita; t = testículo; u = útero; v = vitelógenas; ve = vesícula excretora; vp = vesícula prostática; vs = vesícula seminal; vu = vesícula uterina.

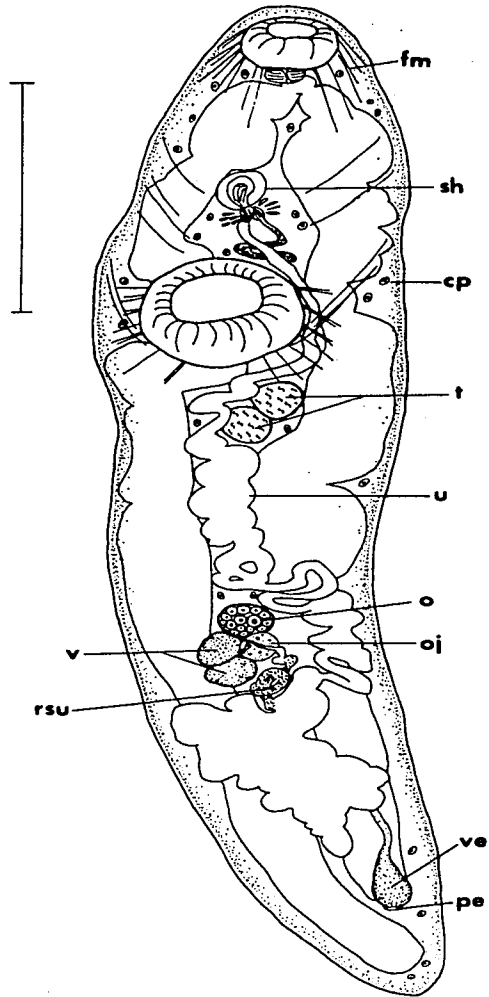


Fig.1

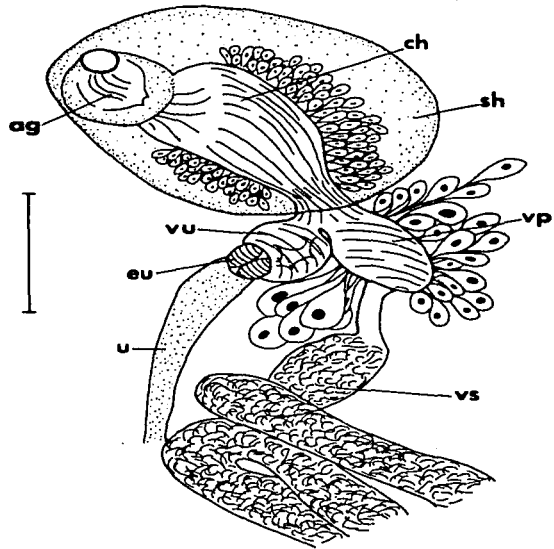


Fig.2

CAPÍTULO 5.

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF *OPISTHADENA* (DIGENEA: HEMIURIDAE)

León-Règagnon, V.* , G. Pérez-Ponce de León* and D.R. Brooks** .
(Manuscrito aceptado publicación en el Journal of Parasitology)

5.1. ABSTRACT.

Systematic study of the closely related hemiurid genera *Mitrostoma*, *Neopisthadena* and *Opisthadena* revealed that *Opisthadena cortesi* is a junior synonym of *O. dimidia* and *O. fujianensis* and *O. marina* are species inquirendae. Phylogenetic analysis of the 7 recognized species, based on 21 transformation series derived from comparative morphological characters, produced a single tree with a consistency index of 0.735. The five species of the genus *Opisthadena* constitute a monophyletic clade and *Neopisthadena habeii* is their sister group. *Mitrostoma nototherniae* is the sister group of the other 6 members of the clade. Geographic distribution suggests an ancient circumpacific distribution of the group. The association between kyphosids and this group of hemiurids appeared with the ancestor of *Neopisthadena* and *Opisthadena*.

5.2. INTRODUCTION.

The Hemiuridae (sensu Brooks et al. 1985) is 1 of the most diverse, and characteristic, groups of digeneans inhabiting marine fishes. Gibson and Bray (1979) grouped together the genera *Opisthadena* Linton, 1910, *Genolinea* Manter, 1925, *Neotheletrum* Gibson and Bray, 1979 and *Mitrostoma* Manter, 1954 in the subfamily Opisthadeninae. *Neopisthadena* Machida, 1980 was described as a group closely related to *Opisthadena*. *Mitrostoma* and *Neopisthadena* are both monotypic; *M. nototherniae* Manter, 1925 was

*Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, UNAM.

** Departamento de Zoología, Universidad de Toronto, Canadá.

described by Manter (1954) from *Notothenia macrocephala* (Günther) off New Zealand and *Neopisthadena habeii* Machida, 1980 was described from *Kyphosus cinerascens* (Forsk.) off Japan (Machida, 1980). *Opisthadena* comprises 8 nominal species. The type species, *O. dimidia* Linton, 1910, was first described from *Kyphosus sectatrix* (Linn.) and *K. incisor* (Cuvier Valenciennes) off Florida (Linton, 1910). It was subsequently recorded in *Kyphosus* spp. off Florida (Manter, 1947; Overstreet, 1969), the Pacific coast of Panama and the Caribbean Sea (Sogandares-Bernal, 1959), South Australia (Manter, 1966), Japan (Machida, 1980), the Caribbean Sea (Sierra, 1984) and the Pacific coast of México (León-Régagnon et al., 1997). The other species of *Opisthadena* have restricted geographic distributions. *Opisthadena kuwaiti* Al-Yamani and Nahhas, 1981 was described from the Arabian Gulf in *Valamugil seheli* (Forsk.) (Al-Yamani and Nahhas, 1981). *Opisthadena cortesi* Bravo-Hollis, 1965 was described from *Kyphosus elegans* (Peters) off the Gulf of California (Bravo-Hollis, 1965). Yamaguti (1970) described *O. kyphosi* Yamaguti, 1970 from *Kyphosus cinerascens* off Hawaii. *Opisthadena bodegensis* Johnson and Copsey, 1953 and *O. cheni* Martin, 1978 were described off the coast of California from *Cebidichthys violaceus* (Girard) (Johnson and Copsey, 1953) and *Girella nigricans* (Ayers) (Martin, 1978), respectively. Finally, Tang et al. (1983) described *O. fujianensis* Tang, Shi, Cao, Guan and Pan, 1983 and *O. marina* Tang, Shi, Cao, Guan and Pan, 1983 from Fujian, China, in *Mugil engelii* (Bleeker) and *Ambassis gymnocephalus* (Lacépède), respectively.

This study was undertaken to propose a hypothesis of the phylogenetic relationships of the species of *Opisthadena*, *Neopisthadena* and *Mitrostoma*, and to examine the biogeographic and coevolutionary history of the group.

5.3. MATERIALS AND METHODS

5.3.1. Specimens examined:

We examined all available published sources and the following specimens (species name followed by accession number (), number of examined specimens [], host and locality): Colección Nacional de Helmintos, México City, México (CNHE): *O. cortesi* (898 P, 1379 P, 1483 P) [24] *Kyphosus elegans*, Baja California, México; *O. dimidia* (899 P, 2631 P, 2632 P) [9] *K. incisor*, Quintana Roo and *K. elegans*, Jalisco, México; *Genolinea dactylopagri* Manter, 1954 (2485 P) [1] *Dactylopagrus macropterus* (Forster),

New Zealand; *G. laticauda* Manter, 1925 (807 P) [9] *K. elegans*, Sonora, México; *Neotheletrum lissosomum* Manter, 1940 (1517 P) [1] "Angel fish", Socorro Island, México; *N. gravidum* Manter, 1940 (999 P) [1] *Abudefduf saxatilis* (Linn.), Socorro and Clarión Islands, México; *Parahemiurus merus* (2633 to 2641 P) [53] *Harengula thrissina* (Jordan and Gilber) and *Opisthonema libertate* (Günther), Jalisco, México. United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland, U.S.A. (USNPC): *O. dimidia* (8489, 77751) [3] *K. sectatrix*, Florida and Puerto Rico; *O. bodegensis* (37338) [1] *Cebidichthys violaceus*, California; *O. kyphosi* (63790) [5] *K. cinerascens*, Hawaii; *Mitrostoma nototheniae* (49150) [1] *Notothenia macrocephala*, New Zealand; *Genolinea dactylopagri* (49151) [1] *Dactylopagrus macropterus*, New Zealand; *G. anura* Layman, 1930 (49177) [1] *Chironemus spectabilis* (Hutton), Australia; *G. montereyensis* Annereaux, 1947 (36952) [1] *Clinocottus analis* (Girard), California; *G. noblei* Nahhas and Cable, 1964 (60290) [1] *Abudefduf saxatilis*, Jamaica. Meguro Parasitological Museum, Tokyo, Japan (MPM): *O. kyphosi* (15245) [4] *K. cinerascens*, Japan. National Science Museum Tokyo, Japan (NSMT): *Neopisthadena habeii* (PI 2293) [5] *K. cinerascens*, Japan; *O. dimidia* (PI 2234) [3] *K. cinerascens*, Japan. We were unable to establish contact with the Hancock Parasite Collection (University of Southern California), where *Opisthadena cheni* is reportedly deposited. Moreover, the location of type specimens was not indicated in the original descriptions of *O.karachi* and *O.kuwuaiti*. Therefore, we based our character analysis for these 3 species on the original descriptions.

5.3.2. Analyses performed

Phylogenetic analyses were performed using the methods of phylogenetic systematics (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Wiley et al., 1991). Results were confirmed quantitatively using the PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) computer program version 3.1.1. (Swofford, 1993), run on a Macintosh LCIII computer. The following options were examined: (1.) characters: all unordered, or only character 18 unordered; (2.) outgroups: plesiomorphic conditions determined by the state observed in the genera *Genolinea* and *Neotheletrum*, which are recognized to be the most related genera of bunocotylids (Gibson and Bray, 1979) as a primary outgroup and the Hemiurini (*Hemiurus*, *Parahemiurus* and *Anahemiurus*). The hemiurids were recognized to be the sister group of bunocotylids by Brooks et al. (1985)

and within them, the hemiurini were considered to be the most related group of the bunocotilids (Gibson and Bray, 1979); (3.) optimization: Acctran, Deltran; and (4.) tree-building algorithms: exhaustive search.

5.4. RESULTS

5.4.1. Taxa recognized

Of the 10 nominal species in this group, we recognize 7 as valid in this study; 5 species of *Opisthadena* and the monotypic *Neopisthadena habeii*, and *Mitrostoma nototherniae*. Overstreet (1969) synonymized *O. cortesi* with *O. dimidia*. We examined the type specimens of *O. cortesi* and agree with Overstreet's evaluation. Machida (1980) proposed that *O. kyphosi* was synonymous with *O. dimidia*. He argued that the number of oral papillae was not a useful character for distinguishing species because in Japanese specimens of *O. dimidia* the number of oral papillae varied from 5 pairs, as originally described by Manter (1947), to 3 pairs. We have noticed the same variation in number of papillae in the specimens of *O. dimidia* that we examined, but we also found that at least 3 pairs of oral papillae are always present. *Opisthadena kyphosi*, by contrast, bears no oral papillae, and for that reason we consider it a valid species. Finally, *O. fujianensis* and *O. marina* were described based on a single specimen each, and the characters used to separate them from other species, e.g., body length, the presence of annulations in the tegument, and the shape of the genital cone vary greatly with fixation techniques. The shape of vitelline masses in *O. fujianensis* indicate that this specimen might belong in the Lecithasterinae (sensu Brooks et al. 1985), and the male genital ducts of *O. marina* differ greatly from those of other members of *Opisthadena*. We therefore, consider those taxa species inquirendae in this analysis.

5.4.2. Character argumentation

We used the following characters and their states in phylogenetic analysis (characters are listed in order of their appearance in Table 1; 0 = plesiomorphic; 1, 2 = apomorphic; ? = unknown). The polarity argumentation for each character is:

(1.) Seminal vesicle. Three states: 0 = saccate; 1 = tubular; 2 = seminal sac. In the species of the genus *Opisthadena* there is a sac containing a very coiled tubular seminal vesicle.

- (2.) Egg size. Two states: 0 = larger than 25 μ m; 1 = 13-18 μ m.
- (3.) Pharynx size. Two states: 0 = pharynx smaller than the oral sucker; 1 = pharynx and oral sucker the same size.
- (4.) Testes location. Two states: 0 = in the second third of the body; 1 = in the posterior third of the body.
- (5.) Excretory ducts. Two states: 0 = non-branched anteriorly to the acetabulum; 1 = branched anteriorly.
- (6.) Oral papillae. Two states: 0 = absent; 1 = present. As noted above, the number of oral papillae is variable within a species.
- (7.) Testes position. Three states: 0 = symmetrical; 1 = oblique; 2 = tandem. In most of the genera of the hemiurini (outgroup) testes are symmetrical, so we considered this state as plesiomorphic.
- (8.) Distance between posterior testis and ovary. Two states: 0 = posterior testis lies more than its own length from the ovary; 1 = posterior testis lies less than its own length from the ovary.
- (9.) Location of the vitellaria and ovary. Two states: 0 = in the third quarter of the body; 1 = in the fourth quarter of the body.
- (10.) Muscular sphincter around acetabulum. Two states: 0 = absent; 1 = present.
- (11.) Seminal vesicle wall. Two states: 0 = thin; 1 = thick.
- (12.) End of pars prostatica. Three states: 0 = at the level of acetabulum; 1 = posterior to the acetabulum; 2 = anterior to the acetabulum.
- (13.) Acetabular papillae. Two states: 0 = absent; 1 = present. This is a unique state for *O. cheni*.
- (14.) Extension of excretory ducts. Two states: 0 = running forward the acetabulum; 1 = forward the acetabulum and back posteriorly to testes level.
- (15.) Postacetabular transverse fold. Two states: 0 = absent; 1 = present. In the description of the Arabian species, there is no mention made of the presence or absence of the fold. Because we could not examine type specimens, we coded this character as "unknown" (?).
- (16.) Ejaculatory duct. Two states: 0 = absent; 1 = present.
- (17.) Seminal receptacle. Two states: 0 = absent; 1 = present.
- (18.) Preacetabular pit. Two states: 0 = absent; 1 = present.
- (19.) Excretory vesicle bifurcation. Two states: 0 = near the posterior margin of the acetabulum; 1 = at the level of testes. The condition of this character is not

described in detail for *O. kuwaiti* and *O. cheni*, we coded this character as "unknown" (?) for those two species.

(20.) Uterine seminal receptacle. Two states: 0 = present; 1 = absent.

(21.) Vitelline masses position. Three states: 0 = symmetrical; 1 = oblique; 2 = tandem.

5.4.3. Phylogenetic analysis of Bunocotylinae

Phylogenetic analyses of the 7 taxa we consider valid, using all combinations of above options, produced a single most parsimonious phylogenetic tree (Fig. 1), with a consistency index of 0.735 (34 transformations to account for 25 apomorphic states). This result predicts that *O. kuwaiti* possesses postacetabular fold and that *O. kuwaiti* and *O. cheni* possess excretory vesicles that bifurcate at the level of testes; verification of these predictions requires examination of specimens. Only 2 of the 34 evolutionary changes postulated by this tree represent an evolutionary loss (the loss of oral papillae in *O. kyphosi* and *O. kuwaiti*), indicating a minimal amount of secondary simplification in the evolution of these parasites. The loss of the ecsoma and cuticular plications present in the Hemiurini, are not considered herein, because those are the result of a previous simplification event, in some basal point of the ancestral states of bunocotilids. The tree supports the monophyly of *Mitrostoma* + *Neopisthadena* + *Opisthadena*; the presence of a postacetabular transverse fold is the synapomorphy diagnosing the clade. The tree further suggests that the monotypic *Mitrostoma* is the sister group of the remaining species and *Neopisthadena habeii* is the sister species of the genus *Opisthadena*, which is monophyletic.

5.5. DISCUSSION

The level of homoplasy encountered in this study is comparable to those found in other phylogenetic systematic studies of digeneans (Brooks and McLennan, 1993a,b; Pérez-Ponce de León and Brooks, 1995a,b), though substantially less than postulated by intuitive or evolutionary taxonomic studies (e.g., Pearson, 1992). The low amount of simplification in this genera of bunocotilids provides additional support for previous observations by Brooks and McLennan (1993a,b) and Pérez-Ponce de León and Brooks

(1995a,b) that parasitic platyhelminths seem to have experienced little secondary simplification during their evolutionary history.

Manter (Van Cleave and Manter, 1948; Manter, 1949,1965) considered the reef fish genus *Kyphosus* an interesting system for biogeographical and coevolutionary studies using helminth parasites. *Kyphosus* spp. and their helminth fauna laid the cornerstone for Manter's thoughts about what he called 'parascript' (see Brooks and McLennan, 1993a). Manter (1965) proposed an Indo-Pacific origin of *Kyphosus*, with secondary dispersion to the Americas via Japan and Hawaii and to the Caribbean Sea via the eastern Pacific Ocean. Several *Opisthadena* species inhabit kyphosid and related girellid hosts, so this study provides an opportunity to examine Manter's ideas in the light of current methods of phylogenetic and biogeographic analysis.

The phylogenetic tree depicts *Mitrostoma nototherniae*, from New Zealand, as the sister species of the rest of the clade. The next branching point separates *Neopisthadena habeii*, found in Japan from the five species of *Opisthadena*, found in the Arabian Sea, Pacific Ocean and Caribbean Sea. The New Zealand, then Japan plus Arabian Sea and American Pacific distributions suggests a circum-Pacific ancient distribution of the group. Within the *Opisthadena* clade, the arabian species *O. kuwaiti* is the sister species of the rest. The next two species, *O. cheni* and *O. bodegensis*, occur along the California coast. *Opisthadena bodegensis* is the sister species of *O. kyphosii*, the Hawaiian endemic, plus *O. dimidia*, which is widely distributed throughout the Pacific Ocean and is the only member of the genus currently known from the Caribbean Sea. This particular geographic pattern does not support Manter's view of a progressive dispersion from the western to the eastern Pacific Ocean, suggesting rather that the Hawaiian endemic and its widespread sister species are derived from the eastern Pacific Ocean. The geographic distribution of *O. dimidia* is also interesting. Other hemiurids, such as *Derogenes varicus*, are extremely widespread in the marine environment, but those species tend to exhibit little host specificity. *Opisthadena dimidia*, by contrast, inhabits only members of *Kyphosus*. The species is found in geographic areas lacking other members of the genus (the Caribbean Sea and Australia) and also sympatrically with its sister species, *O. kyphosii*, and with non sister-species inhabiting kyphosids and girellids (*O. habeii*, and *O. cheni*). Its occurrence in the Caribbean Sea supports Manter's (1965) views of colonization of the Caribbean Sea from the Eastern Pacific Ocean. Because *O.*

dimidia is a highly derived, rather than a basal, member of its clade, it is not reasonable to suggest that it is a widespread ancestral generalist from which the other members of the group are derived. Its distribution pattern is more likely the result of secondary colonization of areas and hosts which are suitable for its survival (the occurrence of its sister-species in the same species of host in Hawaii might indicate that *O. kyphosi* originated as a result of allopatric speciation). It is also possible that the widespread occurrence of *O. dimidia*, including its presence in the Caribbean Sea, is the result of anthropogenic phenomena, thus representing recent dispersal of the species. In either case, the species is a highly successful colonizer.

Four species of *Opisthadena* and *Neopisthadena* (*O. dimidia*, *O. kyphosi*, *N. habeni*) are restricted to fishes of the Kyphosidae or the related Girellidae (*O. cheni*) and they, together with *O. kuwaiti* and *O. bodegensis*, which do not inhabit kyphosids or girellids, constitute a clade in the phylogenetic tree. The hosts for *Mitrostoma nototherniae* and for *Genolinea* and *Neotheletrum* are not kyphosids or girellids, suggesting that the association between kyphosids and girellids and this clade of digeneans originated with the common ancestor of *Opisthadena* plus *Neopisthadena*. If so, the occurrence of *O. kuwaiti* and *O. bodegensis* in a host which is neither a kyphosid nor a girellid would best be interpreted as the result of speciation via host switching (a form of peripheral isolates allopatric speciation, see Brooks and McLennan, 1993).

The host and geographic distribution patterns discussed above make it difficult to interpret the degree of evolutionary association between kyphosids and girellids and *Opisthadena*. A possible solution would be to treat *Opisthadena* as a single data source, then assemble additional phylogenetic trees for other parasite groups inhabiting the same hosts and combine them in a single analysis to see if the parasite groups supported any general geographic or host relationships (Brooks Parsimony Analysis Wiley, 1988 a, b; Brooks, 1981, 1990; Brooks and McLennan, 1991, 1993). In this case, phylogenetic studies of groups such as *Cadenatella* Dollfus, 1948, *JeanCADENATIA* Dollfus, 1948, *Enenterum* Linton, 1910, *Deontacylix* Linton, 1910 (Digenea), and *Filisoma* Van Cleave, 1928 (Acanthocephala) could provide the additional parasite data necessary to ask if the geographic distribution and host patterns indicated by *Opisthadena* are unique to that group or are part of a general pattern of marine evolutionary diversification.

Acknowledgments

Funding for this study was provided by PADEP-UNAM proy. 3333-1994 and 3344-1996 to VLR, PAPIIT-UNAM proy. IN201593 to GPPL and NSERC Operating Grant No. A7696 to DRB. Special thanks to Dr. Ralph Lichtenfels, curator, and Dr. Eric Hoberg, United States National Parasite Collection, Dr. Masaaki Machida, curator, National Science Museum Helminth Collection, Tokyo, and Dr. Shunya Kamegai, curator, and Dr. Jun Araki, Meguro Parasitological Museum for the loan of specimens.

5.6. LITERATURE CITED

- Al-Yamani, F.Y., and F.M. Nahhas. 1981. Digenetic trematodes of marine fishes from the Kuwaiti coast of the Arabian Gulf. *Kuwait Bulletin of Marine Science* **3**: 1-22.
- Bravo-Hollis, M. 1966. Helmintos de peces de aguas mexicanas del Pacífico. XXIV. Descripción de *Opisthadena cortesi* n. sp. (Tremátodo). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica* **36**:141-145.
- Brooks, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Systematic Zoology* **30**: 229-249.
- _____. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* **39**: 14-30.
- _____, R.T. O'Grady and D.R. Glen. 1985. Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercocaria) with comments on their adaptive radiation. *Canadian Journal of Zoology* **63**: 411-443.
- _____, and D.A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 434 p.
- _____. 1993a. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 429 p.
- _____. 1993b. Macroevolutionary patterns of morphological diversification among parasitic flatworms (Platyhelminthes: Cercocaria). *Evolution* **47**: 495-509.

- Gibson, D.I. and R.A.Bray. 1979. The hemiuroidea: terminology, systematics and evolution. *Bulletin of the British Natural History Museum (Zoology)* **36**: 35-146.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 263 p.
- Johnson, W.F. and J.E. Copsey. 1953. *Opisthadena bodegensis* n. sp. (Trematoda) from Dillon Beach, California. *Transactions of the American Microscopical Society* **72**: 78-81.
- León-Régagnon, V., G. Pérez-Ponce de León and L. García-Prieto. 1997. Description of *Heteroplectanum oliveri* sp. n. (Monogenea: Diplectanidae) and comments on the helminth fauna of *Kyphosus elegans* (Perciformes: Kyphosidae) from Chamela Bay, México. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. **63**: 000-000.
- Linton, E. 1910. Helminth fauna of the Dry Tortugas. II. Trematodes. *Carnegie Institution Publications* **133**: 11-98.
- Machida, M. 1980. Hemiurid trematodes of *Kyphosus* collected around Cape Shionomisaki, Kii Peninsula. *Memoirs Natural Science Museum, Tokyo* **13**: 113-120.
- Manter, H.W. 1947. The digenetic trematodes of marine fishes of Tortugas, Florida. *American Midland Naturalist* **38**: 257-416.
- _____. 1949. An additional trematode from Tortugas, Florida, and a new name for *Opisthoporus* Manter, 1947, preoccupied. *American Midland Naturalist* **41**: 432- 435.
- _____. 1954. Some digenetic trematodes from fishes of New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* **82**: 475-568.
- _____. 1965. Parasites of fishes as biological indicators of recent and ancient conditions. In: Host parasite relationships. *Proceedings of the XXVI annual biology colloquium*. J. E. McCauley (ed.) Oregon State Univ. Press, Corvallis, Oregon, 59-71.
- _____. 1966. A peculiar trematode, *Gorgocephalus kyphosi* gen. et sp. n. (Lepocreadiidae:Gorgocephalinae subfam. n.), from a marine fish of South Australia. *Journal of Parasitology* **52**: 347-350.
- Martin, W.E. 1978. Digenetic trematodes of the marine fish, *Girella nigricans* (Ayers), from Southern California with the description of two new species. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **45**: 175-181.

- Overstreet, R.M. 1969. Digenetic trematodes of marine teleost fishes from Biscayne Bay, Florida. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 15: 119-176.
- Pearson, J.C. 1992. On the position of the digenean family Heronimidae: an inquiry into a cladistic classification of the Digenea. *Systematic Parasitology* 21: 81-166.
- Pérez-Ponce de León, G., and D.R. Brooks. 1995a. Phylogenetic relationships of the genera of the Pronocephalidae Looss, 1902 (Digenea: Paramphistomiformes). *Journal of Parasitology* 81: 267-277.
- _____. 1995b. Phylogenetic relationships among the species of *Pyelosorum* Loss, 1899 (Digenea: Pronocephalidae). *Journal of Parasitology* 81: 278-280.
- Sierra, R.N.A. 1984. Descripción taxonómica de algunos tremátodos parásitos de peces marinos de la zona del Caribe Mexicano. Thesis. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 89 p.
- Skrjabin, K.I. 1955. *Trematody jivotnyj i cheloveka. Osnovy trematologii*. Vol. XI. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moskva, U.S.S.R., 743 p.
- Sogandares-Bernal, F. 1959. Digenetic trematodes of marine fishes from the gulf of Panama and Bimini, British West Indies. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 7: 17-117.
- Swofford, D. 1993. *Phylogenetic analysis using parsimony*. Version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Urbana, Illinois.
- Tang, C.T., Z.M. Shi, Cao Hua, J.Z. Guan, and C.S. Pan. 1983. Trematodes from marine fishes from Fujian. I. Hemiurids. *Acta Zootaxonomica Sinica* 8: 33-42.
- Van Cleave, H., and H.W. Manter. 1948. A new species of the acanthocephalan genus *Filisoma* from the Dry Tortugas, Florida. *Journal of Parasitology* 33: 487-490.
- Watrous, L. E., and Q. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and sons, New York, New York, 439 pages.
- _____. 1988a. Vicariance biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.
- _____. 1988b. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 37: 271-290.

- _____, D. Siegel-Causey, D.R. Brooks and V.A. Funk. 1991. *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History Press, Lawrence, Kansas. 158 p.
- Yamaguti, S. 1970. *The digenetic trematodes of hawaiian fishes*. Keigaku Publishing Co., Tokyo. 436 p.

TABLE 1. Data matrix for *Opisthadena*, *Neopisthadena* and *Mitrostoma**. Characters are numbered as in the text; for descriptions of characters and polarity arguments, see text. 0 = plesiomorphic condition; 1,2 = apomorphic conditions; ? = condition unknown.

| char→ taxa↓ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| HE | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GE | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| NE | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| MN | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| NH | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| DI | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| CH | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | ? | 1 | 1 |
| KU | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ? | 1 | 1 | 0 | ? | 1 | 1 |
| KY | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| BO | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |

* HE = Hemiurini (out group); GE = *Genolinea* (outgroup); NE = *Neotheletrum* (outgroup); MN = *Mitrostoma nototherniae*; NH = *Neopisthadena habei*; DI = *Opisthadena dimidia*; CH = *O. cheni*; KA = *O. karachi*; KU = *O. kuwaiti*; KY = *O. kyphosi*; BO = *O. bodegensis*.

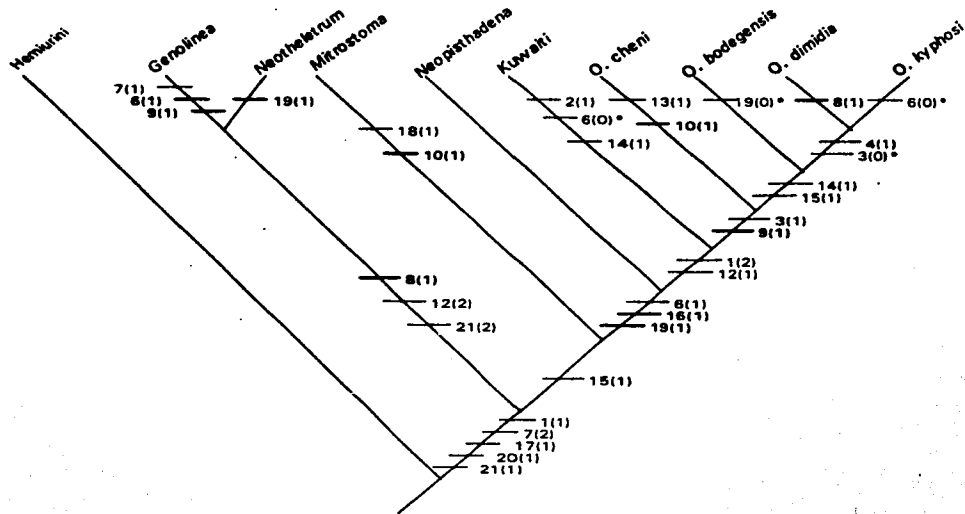


FIGURE 1. Phylogenetic tree for *Mitrostoma nototherniae*, *Neopisthadena habeii* and 5 species of *Opisthadena*. Numbers accompanying slash marks on the tree indicate putative synapomorphies (character number followed by character state in parentheses) supporting the phylogenetic relationships. For identities of characters, refer to text. Bold numbers, convergent or parallel character state; * reversal. For character 3, it is equally parsimonious to postulate that state "1" is a synapomorphy of *O. cheni*, *O. bodegensis*, *O. kyphosi* and *O. dimidia*, with a reversal to state "0" in *O. kyphosi* plus *O. dimidia*, with no change in postulated relationships.

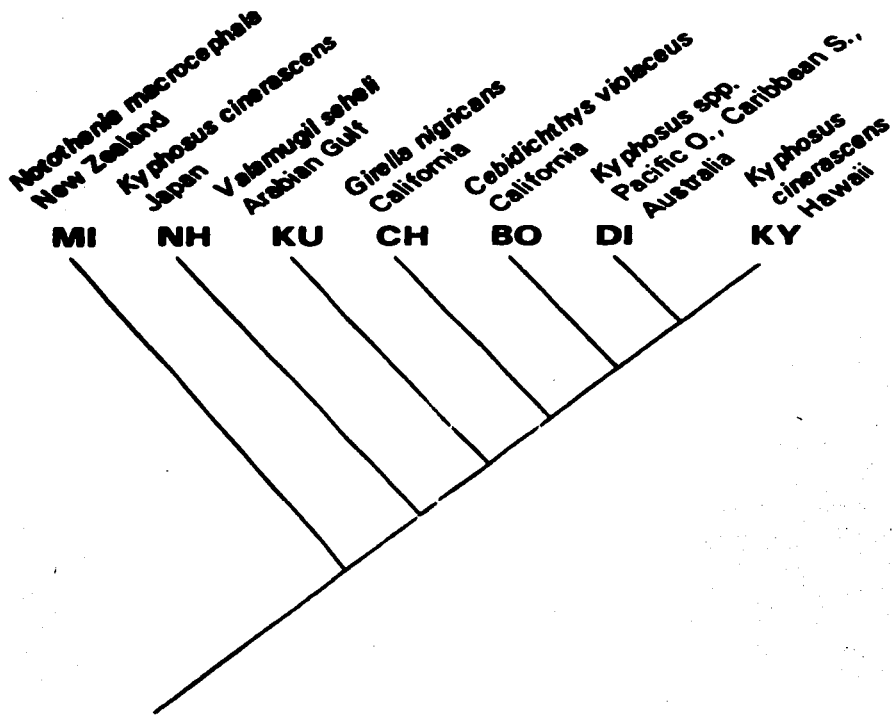


FIGURE 2. Optimization of geographic distribution and hosts onto phylogenetic tree for *Mitrostoma*, *Neopisthadena* and *Opisthadena* species. MI = *Mitrostoma*; NH = *Neopisthadena*; KU = *O. kuwaiti*; CH = *O. cheni*; BO = *O. bodegensis*; DI = *O. dimidia*; KY = *O. kyphosi*.

CAPÍTULO 6.

CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.

En este último capítulo se enlistan las conclusiones alcanzadas con el desarrollo de este trabajo de tesis, indicándose al final de cada párrafo el número del capítulo en donde se trató ese punto, como una referencia. Asimismo, se hace una reflexión acerca de las perspectivas de trabajo en el estudio de este grupo de helmintos.

Conclusiones generales.

- Se establece el registro de Hemiuriformes de peces de la Bahía de Chamela, que consta de 15 especies, de las cuales 12 representan registros nuevos de hospedero y localidad (2).
- Se describe una nueva especie del género *Hysterolecitha*, parásito del intestino de *Sectator ocyurus* (Kyphosidae) en la Bahía de Chamela, Jalisco (2).
- Se señala la gran capacidad de colonización de los Hemiuriformes y se menciona ésta como la causa principal de los patrones de distribución geográfica y hospedatoria de las especies registradas (2).
- Se propone una hipótesis de relaciones filogenéticas para los 16 géneros de la subfamilia Bunocotylinae. La monofilia de la subfamilia está sustentada por seis sinapomorfias: ausencia de ecsoma, poro excretor grande, vesícula excretora bulbosa, posición de los testículos en tandem, masas vitelógenas enteras y la posición del poro genital a nivel de la faringe o posterior (3).
- Se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos con un índice de consistencia de 0.62. La diferencia entre ambos resulta de la incertidumbre en la posición del género *Genolinea* en el árbol (3).
- En referencia al cladograma de consenso obtenido, como los grupos más derivados, se forman dos subgrupos: el clado formado por *Saturnius* +

Neopisthadena + *Mitrostoma* + *Genolinea* + *Neotheletrum* + *Monolecithotrema* + *Theletrum* + *Duosphincter*. Los géneros *Ahemiurus*, *Aphanuroides*, *Aphanurus*, *Myosaccium* e *Indoderogenes* se separan independientemente de la rama basal del cladograma (3).

- Se sugiere que el grupo de los bunocotilinos es muy antiguo y que se originó a partir de un ancestro que habitaba en peces de la familia Clupeidae o en el ancestro de éstos, distribuido en los mares Mediterraneo y Arábigo (que corresponde con la extensión del antiguo Mar de Tethys) (3).
- Se describe un género nuevo para incluir a la especie originalmente descrita como *Neotheletrum akeh* Machida, 1989 (4).
- El nuevo género se caracteriza por presentar un órgano de Juel, receptáculo seminal uterino, un esfínter y una vesícula uterinos y el poro excretor en posición medio-ventral (4).
- Se propone una hipótesis de relaciones filogenéticas para las especies del género *Opisthadena* Linton, 1910, en donde se muestra al género *Neopisthadena* Machida, 1980 como grupo hermano de las especies de *Opisthadena* y al género *Mitrostoma* Manter y Pritchard, 1960 como grupo hermano de los anteriores (5).
- Se obtuvo un solo cladograma para las especies del género con un índice de consistencia de 0.735, indicando una baja cantidad de homoplasia dentro del grupo (5).
- Los patrones de distribución observados para las especies del género apoya la idea de que su distribución ancestral era circumpacífica. La asociación con los hospederos de la familia Kyphosidae se originó con el ancestro de los géneros *Neopisthadena* y *Opisthadena*.

Perspectivas.

Por su complejidad y diversidad, el estudio del grupo de los Hemiuriformes en particular y de los digéneos en general, es un campo fascinante. A pesar de que los hemiuriformes han sido objeto de numerosos y variados estudios, existen aún muchos aspectos de su biología que permanecen prácticamente ignorados, como sus ciclos de vida, fisiología, etc. A lo largo de este estudio, se hizo patente en repetidas ocasiones la falta de unidad en cuanto al empleo de una terminología común, así como la pobreza

de algunas descripciones de los taxa. Solo será posible lograr un esclarecimiento de la taxonomía de este grupo unificando dicha terminología, detallando lo más minuciosamente posible las descripciones de los nuevos taxa y redescubriendo aquellos que así lo requieran. Asimismo, la inclusión de aspectos complementarios tales como estudios filogenéticos, ecológicos, de ciclos de vida, etc. en los trabajos descriptivos, permitiría avanzar en la búsqueda del esquema clasificadorio que refleje de mejor manera las relaciones genealógicas de este complejo grupo de organismos.

Desafortunadamente, es muy reducido aún el número de taxónomos que han abordado el empleo de metodologías como las provistas por la sistemática filogenética, que permitan plantear hipótesis de relaciones genealógicas sustentadas en un análisis riguroso de una serie de datos. El presente es el primer estudio filogenético a nivel infra-familiar para el grupo de los hemiuriformes. A lo largo de éste, se detectaron numerosos problemas a resolver, como por ejemplo la definición de la posición del género *Genolinea* en el árbol de los bunocotilinos. Sería necesario que se emprendiera un estudio intensivo para descubrir las relaciones filogenéticas en diversos niveles taxonómicos para resolver los problemas taxonómicos existentes en el grupo de los Hemiuriformes.

Asimismo, con el desarrollo que han experimentado las técnicas en sistemática molecular en la actualidad, éstas podrían tener una aplicación importante en el conocimiento de la taxonomía y relaciones filogenéticas de grupos de helmintos como el que se estudió en el presente trabajo.