Mauro Cardoso Jr.

**Taxonomia das linhagens de *Acanthobothrium* Van Beneden,
1850 (Eucestoda: Tetraphyllidea) parasitas de
Potamotrygonidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes)**

**São Paulo
2010**

Mauro Cardoso Jr.

**Taxonomia das linhagens de *Acanthobothrium* Van Beneden,
1850 (Eucestoda: Tetraphyllidea) parasitas de
Potamotrygonidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes)**

**Taxonomy of *Acanthobothrium* Van Beneden, 1850 (Eucestoda:
Tetraphyllidea) parasites of Potamotrygonidae (Chondrichthyes:
Myliobatiformes)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas, na área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Portella de Luna Marques

**São Paulo
2010**

Cardoso Jr., Mauro
Taxonomy of *Acanthobothrium* Van Beneden, 1850 (Eucestoda:
Tetraphyllidea) parasites of Potamotrygonidae (Chondrichthyes:
Myliobatiformes).
v+73p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Parasitologia; 2. Especificidade; 3. Taxonomia; 4.
Helminologia; 5. Neotropical

Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Zoologia

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Fernando P. de Luna Marques

Aos meus pais, meu irmão e minha noiva.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Mauro Cardoso e Maria das Dores Afonso Cardoso, a minha eterna gratidão por todo amor, dedicação e apoio em mais esta etapa da minha vida. Apoio esse, indispensável para que esse trabalho pudesse ser realizado, sei do sacrifício de vocês para que, uma vez mais, eu pudesse alcançar meus objetivos. Agradeço a meu irmão, José Afonso Neto, e sua esposa, Ana Márcia Zanqueta, pela amizade sincera, pelo companheirismo e apoio SEMPRE. Agradeço também à minha tia, Maria Antônia Afonso, pelo amor, carinho e paciência.

Gostaria de agradecer a meu orientador, Prof. Dr. Fernando Portella de Luna Marques, pela oportunidade de aprendizado, amizade e paciência. Nossas coletas ficarão sempre na minha lembrança.

Aos meus colegas de laboratório que me auxiliariam tanto durante todos esses anos. Ao amigo, William Santana (Will), por apoiar e intermediar meu encontro com o Dr. Fernando e pela convivência na extinta República Zé Colméia. Ao Prof. Dr. Florian Reyda pela amizade e por ter me ensinado muita das técnicas que utilizei neste trabalho, como também no desenvolvimento deste projeto. À Natália da Mata Luchetti pela amizade, paciência e pela confecção dos desenhos presentes nesta dissertação. À Verônica Mantovani Bueno pela amizade, sinceridade e apoio, você também me aturou bastante. Ao meu amigo/padrinho Prof. Dr. Marcus Vinícius Domingues sempre pronto a ajudar. À Laura Canal pela organização e tombamento do material no MZUSP. Ao amigo Dr. Felipe Martins pelo apoio e amizade. À amiga/madrinha Sabrina Baroni pela amizade e apoio.

Gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Marcelo de Carvalho pela disponibilidade em solucionar dúvidas referentes à taxonomia. Gostaria também de agradecer aos membros do Laboratório de Taxonomia e Sistemática de Elasmobrânquios pelo auxílio em coletas e na discussão sobre a taxonomia dos hospedeiros.

Agradeço também a todos os técnicos do departamento de Zoologia da USP, especialmente a Enio Mattos e Eduardo Mattos (*in memoriam*) pela ajuda na utilização do microscópio eletrônico de varredura e histologia. Agradeço a Prof. Dra. Elisabeth Höfling, pela oportunidade em aprender as técnicas para o uso do microscópio eletrônico de varredura. Ao Prof. Alberto de Freitas Ribeiro, coordenador do Laboratório de Biologia Celular e Microscopia Eletrônica e Confocal pela oportunidade de aprendizagem. Aos técnicos do Laboratório de Biologia Celular e Microscopia Eletrônica e Confocal Márcio Valentim Cruz e Waldir Caldeira, por terem me ensinado a utilizar o microscópio eletrônico.

Agradeço às secretárias do departamento de Zoologia, em especial às secretárias Marly Salviano de Almeida, Maria Lúcia Vieira e Luzinéia Ongaro Junquer, pelo apoio durante estes anos. Agradeço também aos funcionários da secretaria de pós-graduação do Instituto de Biociências – USP.

Agradecimentos especiais aos curadores: Prof. Dr. Scott Lyell Gardner – Manter Laboratory of Parasitology; Dr. Eric P. Hoberg – U. S. Parasite Collection; Lic. Fabián Tricárico e Alejandro Tablado – Museo Argentino de Ciencias Naturales e finalmente ao dr. Prof. Marcelo Knoff – Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz, pelo empréstimo tipo a ser examinado.

Gostaria de agradecer aos alunos da Prof. Dra. Lurdes Foresti de Almeida Toledo, pelo convite em auxiliá-los em suas coletas de peixes. De forma especial, gostaria de agradecer ao meu amigo Carlos Eduardo Lopes – técnico do Laboratório de Ictiogenética da USP, pela amizade sincera e apoio.

Os meus mais sinceros agradecimentos aos grandes amigos que aqui fiz: Max Maronna, Verônica Mantovani Bueno, Marcus Vinícius Domingues, Felipe Martins, Patrícia Lopes, Thiago Fernandes, João Paulo (Gordinho), Pedro Nunes, Mateus Soares, Sabrina Baroni, Sabrina Timão, Fernando Lucas (Frank), Lina Almeida, Janice Muriel (MZUSP), Ilana Fichberg (MZUSP), Carine Chamon (MZUSP), Aline Staskowian (MZUSP), Allysson (MZUSP) e William (MZUSP).

Finalmente, meu eterno agradecimento a minha noiva, Riviane Garcez, pelo amor, carinho e companheirismo, pois sem você nada disso teria sido possível, amo você!

A realização desse trabalho foi possível graças ao financiamento direto do CNPq na forma de bolsa de mestrado (Proc. 130160/2008-3), e o auxílio individual à pesquisa financiado pela FAPESP (Proc. 2008/09436-8).

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	2
1. Introdução	3
2. Material e Métodos	10
2.1. Microscopia óptica: preparação e obtenção d e dados morfológicos	12
2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (M.E.V.)	14
3. Resultados e Discussão	16
3.1. Taxonomia de Acanthobothrium parasitas de Potamotrygonidae	16
3.1.1. <i>Acanthobothrium terezae</i> Rego & Dias, 1976	16
3.1.1a. Redescrição	16
3.1.1b. Sumário taxonômico	20
3.1.1c. Considerações taxonômicas	20
3.1.2. <i>Acanthobothrium quinonesi</i> Mayes, Brooks e Thorson, 1978	27
3.1.2a. Redescrição	27
3.1.2b. Sumário taxonômico	32
3.1.2c. Considerações taxonômicas	35
3.1.3. <i>Acanthobothrium amazonensis</i> Mayes, Brooks e Thorson, 1978	40
3.1.3a. Redescrição	40
3.1.3b. Sumário taxonômico	42
3.1.3c. Considerações taxonômicas	43
3.1.4. <i>Acanthobothrium</i> sp. n. 1	44
3.1.4a. Descrição	44
3.1.4b. Sumário taxonômico	49
3.1.4c. Considerações taxonômicas	50
3.1.5. <i>Acanthobothrium</i> sp. n. 2	50
3.1.5a. Descrição	50
3.1.5b. Sumário taxonômico	54
3.1.5c. Considerações taxonômicas	55
3.2. Diversidade e variação morfológica	56
3.3. Padrões de distribuição e especificidade	59
3.4. Considerações finais	67
4. Conclusões	68
5. Literatura citada	70

RESUMO

Membros de *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) são primariamente parasitas elasmobrânquios em todos os oceanos. No entanto, algumas linhagens são encontradas em arraia de água doce da família Potamotrygonidae da região Neotropical. O reconhecimento das entidades taxonômicas que participam de um sistema parasita/hospedeiro é essencial para que estudos comparativos que visam elucidar os padrões e processos responsáveis pela diversificação destes sistemas. Atualmente, 175 espécies são reconhecidas para o gênero, das quais apenas seis parasitam exclusivamente potamotrigonídeos (*A. terezae*, *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi*, *A. ramiroi* e *A. peruvienne*). Historicamente, a maioria das espécies de *Acanthobothrium*, em particular as espécies parasitas de potamotrigonídeos, foi descrita baseando-se em um número restrito de exemplares provindos de localidades muito distantes umas das outras e coletados em poucas espécies de potamotrigonídeos. Esta prática tem conduzido pesquisadores a denominar novos táxons sob a premissa de que estas linhagens exibem pouca variação morfológica. Neste trabalho, foram examinados 649 espécimes de hospedeiros, representando 10 espécies e 14 morfo-espécies de potamotrigonídeos, provenientes de 10 sub-bacias hidrográficas. Somente cinco espécies de *Acanthobothrium* são reconhecidas neste trabalho para o sistema de água doce, *A. terezae* (sinônimo *A. ramiroi*), *A. quinonesi* (sinônimos *A. regoi* e *A. peruvienne*), *A. amazonensis* e duas novas espécies *A. sp. n.1* e *A. sp. n. 2*. Verificou-se que estas cinco espécies de *Acanthobothrium* parasitam 27 espécies de potamotrigonídeos em quase todas as sub-bacias hidrográficas da América do Sul, demonstrando um padrão de especificidade distinto de seus congêneres marinhos. As diferenças observadas nos padrões de especificidade entre estes dois ambientes pode decorrer da inexistência de amostras representativas de grupos monofiléticos de hospedeiros marinhos e/ou a despreocupação em obter amostragens adequadas de espécimens seja de hospedeiros ou parasitas. Novas fontes de dados (*e.g.*, molecular) são necessárias para entender melhor os limites do atual status taxonômico das espécies de água doce de *Acanthobothrium*. Outra recomendação para acessar a variabilidade morfológica de tetrafilídeos, em geral, é o aumento do tamanho amostral considerando diferentes áreas e hospedeiros. A representatividade biogeográfica é fundamental para a compreensão da biodiversidade. Sistematas que trabalham com a taxonomia de tetrafilídeos devem ter cautela no uso de dados morfométricos e merísticos na diagnose de espécies que são descritas com base um material biológico reduzido.

ABSTRACT

Members of *Acanthobothrium* (Eucestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) are mainly parasites marine elasmobranchs throughout the oceans. However, few lineages are found in freshwater stingrays of the family Potamotrygonidae, which members are restricted to the Neotropic. The recognition of taxonomic units involved in a host/parasite system is essential for comparative studies so that the diversification process resulting from historic associations can be accurately elucidated. Currently, 175 species are recognized for the genus, but only six parasite potamotrygonids (*A. terezae*, *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi*, *A. ramiroi* e *A. peruvienne*). Historically, most species of *Acanthobothrium*, including freshwater ones, has been described based on a restricted number of specimens from distant localities and few potamotrygonid species. This practice has led researchers to describe new species based on the premises that those lineages present low morphological variation. In this study, 649 host specimens were examined, representing 10 species and 14 morphotypes of potamotrygonids from 10 river sub basins of South America. Only five *Acanthobothrium* species were recognized as valid for the freshwater system, *Acanthobothrium terezae* (synonym *A. ramiroi*), *A. quinonesi* (synonyms *A. regoi* and *A. peruvienne*), *A. amazonensis* and two new species *A. sp. n.1* and *A. sp. n. 2*. These five species of *Acanthobothrium* parasite 27 species of potamotrygonids in almost all river basins of South America, presenting a distinct host specificity pattern from their marine counterparts. The differences in the diversity patterns observed for marine and freshwater lineages could be due to inadequate sampling of monophyletic marine groups and/or to the lack of concern with obtaining a representative number of specimens attributed to one species (host or parasite). New sources of data (*e.g.*, molecular) are necessary to better understand the limits of the present taxonomic status of freshwaters species of *Acanthobothrium*. Another recommendation to access morphological variability of tetraphyllideans is to increase the sample size to different areas and hosts. Meaningful biogeographical representation is fundamental to the comprehension of biodiversity. Systematists working on the taxonomy of tetraphyllideans should also be cautious when using morphometric and meristic characters to distinguish species, which are described based on reduced biological material.

1. INTRODUÇÃO

Adotando uma definição ampla de parasitismo, na qual um organismo obtém recursos de um organismo vivo sem provocar a morte do hospedeiro, chegaríamos à conclusão de que quase 50% das espécies animais conhecidas podem ser classificadas como parasitas (Price 1980; Windsor 1998). Diante da diversidade de linhagens de parasitas em Metazoa, Poulin & Morand (2000) sugerem que pelo menos 60 linhagens independentes de parasitas surgiram durante a história evolutiva deste grupo. Esses mesmos autores contemplam a idéia de que linhagens de parasitas têm se diversificado de forma gigantesca ao longo de sua história evolutiva e que a diversificação dessas linhagens supera a de linhagens de vida livre.

Muitos parasitas obtêm recursos somente de uma diversidade restrita de hospedeiros. Nesse contexto, parasitas exibem variação no grau de especificidade ao hospedeiro, no qual alguns infectam somente uma única espécie, outros infectam um número de espécies um pouco maior, e uns poucos ainda são capazes de infectar um número elevado de espécies (Roberts & Janovy Jr., 1996). O alto grau de conexão entre especificidade e filogenia sugere que a especificidade ao hospedeiro é influenciada por características determinadas historicamente (Desdevises *et al.*, 2002). Portanto, é essencial que as entidades taxonômicas que participam de um sistema parasita/hospedeiro sejam bem conhecidas para que estudos comparativos (*i.e.*, considerando filogenias) estejam livres de artefatos taxonômicos que possam obscurecer os padrões e processos responsáveis pela diversificação deste tipo de associação histórica.

Diante dos problemas na identificação de entidades taxonômicas, inúmeros estudos têm sido desenvolvidos com o intuito de reconhecer e delimitar linhagens históricas buscando fontes de caracteres diferentes daquelas tradicionalmente usadas nos grupos em questão. O objetivo final da maioria desses estudos é propiciar um melhor entendimento dos limites das linhagens de parasitas, bem como os relacionamentos filogenéticos entre elas. Nesse contexto, nas últimas décadas, além do refinamento de dados morfológicos (*e.g.*, microscopia eletrônica de varredura e confocal), o uso de técnicas moleculares e de ultra-estruturas (*i.e.*, dados sobre a morfologia e os padrões de distribuição de microtríquias sob microscopia eletrônica de varredura) tornaram-se prevalentes na literatura parasitológica (*e.g.*, Rego *et al.*, 1999; Levron *et al.*, 2005; Caira & Durkin, 2006; Nadler *et al.*, 2006; Zheng *et al.*, 2007; Lovy *et al.*, 2007;).

Um sistema de parasita/hospedeiro que carece de resolução taxonômica em muitas de suas entidades participantes é composto pelos Cercomeromorpha (Cestoda + Monogeneoidea), parasitas de potamotrigonídeos – arraia de água doce. A família Potamotrygonidae é representada por

batóideos (*i.e.*, arraias) restritos aos sistemas fluviais Neotropicais. Ao contrário de seus ancestrais marinhos ou até mesmo de linhagens recentes que eventualmente ingressam temporariamente em ambientes estuarinos, seus membros são exclusivamente de água doce (Lovejoy, 1996; de Carvalho *et al.*, 2003, 2004). A convoluta história biogeográfica do hospedeiro e seu impacto na diversificação de suas linhagens associadas de parasitas fazem deste sistema um interessante modelo para estudos em biogeografia e associação histórica. No entanto, o alicerce fundamental para estes estudos reside no refinamento taxonômico tanto das linhagens de parasitas como de seus hospedeiros.

Atualmente, a família Potamotrygonidae encontra-se organizada taxonomicamente em três gêneros (*i.e.*, *Paratrygon* Duméril, 1865, *Potamotrygon* Garman, 1913 e *Plesiotrygon* Rosa, Castello & Thorson, 1987) que juntos incluem no mínimo 18 espécies (de Carvalho *et al.*, 2003). Segundo Deynat (2006), esta diversidade é representada por 16 espécies e Rosa *et al.* (2008) estimaram 19 a 21 espécies. No entanto, Marques (dados não publicados) e de Carvalho (comunicação pessoal), afirmam que estudos recentes de potamotrigonídeos das drenagens amazônicas revelam que a diversidade de *Potamotrygon* é subestimada.

Os potamotrigonídeos são claramente monofiléticos (Rosa, 1985; Lovejoy, 1996; de Carvalho, 2003), compartilhando apomorfias morfofisiológicas únicas, tais como: uma pélvis com um processo mediano anterior expandido (processo pré-pélvico), sangue com baixa concentração de uréia e redução da glândula retal (Garman, 1877; Thorson *et al.*, 1983; de Carvalho, 2003). No entanto, a origem deste grupo de batóideos tem despertado interesse de inúmeros investigadores, sendo objeto de diversas hipóteses biogeográficas (Brooks, 1992, Lovejoy *et al.*, 1998; Marques, 2000; de Carvalho, 2004). Em comum, estas hipóteses postulam a importância de ingressões marinhas no continente e subsequentes eventos de especiação após a ocorrência de eventos paleogeográficos que isolaram um ancestral marinho. Brooks *et al.* (1981) e Brooks (1992), com base em uma hipótese de vicariância, declararam que os potamotrigonídeos e outros peixes derivados de linhagens marinhas foram isolados em um mar epicontinental, formado pela orogênese andina. Todavia, Lovejoy (1997) refutou esta hipótese afirmando haver pouca acuidade nos dados utilizados. Lovejoy *et al.* (1998) sugeriram que a divergência entre os potamotrigonídeos e sua linhagem-irmã marinha ocorreu durante o Mioceno e que a distribuição desta linhagem-irmã deve incluir o Caribe, como proposta de origem de incursões marinhas. Portanto, os potamotrigonídeos representam uma das linhagens da ictiofauna Neotropical de origem marinha que colonizaram os sistemas fluviais da América do Sul no passado. Este padrão é espelhado por outros grupos, tais como: corvinas (Scianidae), peixes-agulha (Belonidae), anchovas (Engraulidae) e linguados

(Achiridae) que aparentemente seguiram a mesma trajetória dos potamotrigonídeos (Lovejoy *et al.*, 2006).

Refletindo as peculiaridades da origem de seus hospedeiros, os parasitas são igualmente interessantes, pois há evidências de que a fauna parasitária de Potamotrygonidae parece espelhar a história de derivação de seus hospedeiros (Hoberg *et al.*, 1998; Marques, 2000). Por exemplo, o gênero *Echinocephalus* Molin 1858 (Nematoda: Gnathostomatidae) inclui oito espécies parasitas em batóideos marinhos e uma espécie restrita a potamotrigonídeos. Hoberg *et al.* (1998) propuseram uma hipótese filogenética para membros de *Echinocephalus* congruente com as hipóteses de derivação de potamotrigonídeos (Lovejoy, 1996; Marques, 2000). De acordo com Hoberg *et al.* (1998), *E. daileyi* Deardorff, Brooks & Thorson, 1981 parasita de potamotrigonídeos, é grupo irmão do clado (*E. janzeni* + *E. diazi*), parasitas das espécies irmãs anfi-panamenhas *Himantura pacifica* Beebe & Tee-Van, 1941 e *H. schmardae* Werner, 1904, respectivamente. O padrão filogenético obtido para os membros de *Echinocephalus* corrobora a hipótese de relacionamento dos hospedeiros com base em dados morfológicos e moleculares (Lovejoy, 1996; Marques, 2000) sugerindo co-divergência entre essas linhagens. Porém, outras linhagens de parasitas ainda aguardam o refinamento taxonômico e filogenético obtido em *Echinocephalus* para que cenários de associação histórica possam ser testados.

Os Cercomeromorpha presentes em Potamotrygonidae apresentam uma singularidade, pois estão representados por grupos com diferentes origens históricas (Tabela 1). Nesses hospedeiros são encontrados tanto grupos de parasitas tipicamente marinhos, refletindo a origem do hospedeiro, como grupos exclusivos de Potamotrygonidae – restritos aos sistemas fluviais Neotropicais. Por exemplo, membros de *Acanthobothrium* van Beneden, 1849; *Anindobothrium* Marques, Brooks & Lasso, 2001; *Rhinebothrium* Linton, 1890 e *Paraoncomegas* Campbell, Marques & Ivanov, 1999, parasitam elasmobrânquios marinhos e potamotrigonídeos, embora as espécies encontradas nos sistemas fluviais estejam restritas a esta região biogeográfica. Por outro lado, espécies de *Potamotrygonocestus* Brooks & Thorson, 1976; *Nandocestus* Reyda, 2008; *Rhinebothroides* Mayes, Brooks & Thorson, 1981; *Potamotrygonocotyle* Mayes, Brooks & Thorson, 1981 e *Parahenteronchotyle* Mayes, Brooks & Thorson, 1981 são exclusivamente parasitas de potamotrigonídeos, sugerindo que estes táxons se originaram posteriormente às incursões marinhas no Mioceno.

Tabela 1. Espécies nominais de Cercomeromorpha registradas para Potamotrygonidae.

Espécie Nominal	Status Taxonômico	Distribuição Biogeográfica
<i>Acanthobothrium</i> van Beneden, 1849 (“Tetraphyllidea”: Onchobothriidae)	válido	cosmopolita/marinho/fluvial
<i>A. terezae</i> Rego & Dias, 1976	válida	neotropical/fluvial
<i>A. quinonesi</i> Mayes <i>et al.</i> , 1978	válida	neotropical/fluvial
<i>A. amazonensis</i> Mayes <i>et al.</i> , 1978	válida	neotropical/fluvial
<i>A. regoi</i> Brooks, <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial
<i>A. ramiroi</i> Ivanov, 2005	válida	neotropical/fluvial
<i>A. peruvienne</i> Reyda, 2008	válida	neotropical/fluvial
<i>Potamotrygonocestus</i> Brooks & Thorson, 1976 (“Tetraphyllidea”: Onchobothriidae)	válido	neotropical/fluvial
<i>P. magdalenensis</i> Brooks & Thorson, 1976	válida	neotropical/fluvial
<i>P. travassosi</i> Rego, 1979	válida	neotropical/fluvial
<i>P. amazonensis</i> Mayes <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial
<i>P. orinocoensis</i> Brooks <i>et al.</i> , 1981	sinônimo *	neotropical/fluvial
<i>P. chaoi</i> Marques <i>et al.</i> , 2003	válida	neotropical/fluvial
<i>P. fitzgeraldae</i> Marques <i>et al.</i> , 2003	válida	neotropical/fluvial
<i>P. maura</i> Marques <i>et al.</i> , 2003	válida	neotropical/fluvial
<i>P. marajoara</i> Luchetti <i>et al.</i> , 2008	válida	neotropical/fluvial
<i>Nandocestus</i> Reyda, 2008 (“Tetraphyllidea”: Phyllobothriidae)	válido	neotropical/fluvial
<i>N. guariticus</i> (Marques <i>et al.</i> , 2001)	válida	neotropical/fluvial
<i>Anindobothrium</i> Marques, Brooks & Lasso, 2001 (“Tetraphyllidea”: Phyllobothriidae)	válido	neotropical/marinho/fluvial
<i>A. lisae</i> Marques <i>et al.</i> , 2001	válida	neotropical/fluvial
<i>Rhinebothrium</i> Linton, 1890 (“Tetraphyllidea”: Phyllobothriidae)	válido	cosmopolita/marinho/fluvial
<i>R. paratrygon</i> Rego & Dias, 1976	válida	neotropical/fluvial
<i>R. paranaenses</i> Ivanov, 2009	válida	neotropical/fluvial
<i>R. copianulum</i> Reyda, 2008	válida	neotropical/fluvial
<i>Rhinebothroides</i> Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Rhinebothriidae: Phyllobothriidae)	válido	neotropical/fluvial
<i>R. freitasi</i> (Rego, 1979)	válida	neotropical/fluvial
<i>R. circularisi</i> Mayes <i>et al.</i> , 1981	sinônimo **	neotropical/fluvial
<i>R. glandularis</i> Brooks <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial
<i>R. mclennanae</i> Brooks & Amato, 1992	sinônimo **	neotropical/fluvial
<i>R. molarai</i> (Brooks & Thorson, 1976)	válida	neotropical/fluvial
<i>R. scorzai</i> (López-Neyra & Diaz-Ungriá, 1958)	válida	neotropical/fluvial
<i>R. venezuelensis</i> Brooks <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial
<i>R. campbelli</i> Ivanov, 2004	sinônimo **	neotropical/fluvial
<i>Paraoncomegas</i> Campbell, Marques & Ivanov, 1999	válido	cosmopolita[?]/marinho/fluvial
<i>P. araya</i> (Woodland, 1934)	válida	neotropical/fluvial
<i>Potamotrygonocotyle</i> Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Monogenoidea: Monocotylidae)	válido	neotropical/fluvial
<i>P. tsalickisi</i> Mayes <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial
<i>P. aramasae</i> Domingues <i>et al.</i> , 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. chisholmae</i> Domingues & Marques, 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. dromedarius</i> Domingues & Marques, 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. quadracotyle</i> Domingues <i>et al.</i> , 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. rarum</i> Domingues <i>et al.</i> , 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. rionegrense</i> Domingues <i>et al.</i> , 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. umbella</i> Domingues <i>et al.</i> , 2007	válida	neotropical/fluvial
<i>P. eurypotamoxenus</i> Domingues & Marques, 2007	sinônimo ***	neotropical/fluvial
<i>P. uruguensis</i> Domingues & Marques, 2007	sinônimo ***	neotropical/fluvial
<i>P. tatianae</i> Domingues & Marques, 2010 [sub.]	válida	neotropical/fluvial
<i>P. tocantinense</i> Domingues & Marques, 2010 [sub.]	válida	neotropical/fluvial
<i>P. septemcotyle</i> Domingues & Marques, 2010 [sub.]	válida	neotropical/fluvial
<i>P. auriculocotyle</i> Domingues & Marques, 2010 [sub.]	válida	neotropical/fluvial
<i>Parahenteronchotyle</i> Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Monogenoidea: Hexabothriidae)	válido	neotropical/fluvial
<i>P. amazonense</i> Mayes <i>et al.</i> , 1981	válida	neotropical/fluvial

*, Marques *et al.* (2003); **, Bueno, 2010; ***, Domingues & Marques, 2010 [sub.]

Embora Marques (2000) e estudos subsequentes [*e.g.*, Marques *et al.*, 2001; Marques &

Brooks, 2003; Marques *et al.*, 2003; Domingues & Marques, 2007; Domingues *et al.*, 2007; Reyda, 2008; Luchetti *et al.*, 2008; Bueno, 2010; Domingues & Marques (submetido)] tenham se empenhado em descrever a diversidade de parasitas de potamotrigonídeos, a taxonomia de alguns grupos pertencentes a este sistema parasita/hospedeiro ainda carece de refinamento. Marques (2000) reconheceu 34 espécies de helmintos, parasitas de potamotrigonídeos, distribuídos em 17 gêneros. Posteriormente, Ivanov (2004, 2005), Luchetti *et al.* (2008) e Reyda (2008) acrescentaram 5 novas espécies, e Reyda & Marques (em preparação) reconheceram mais duas espécies para esses hospedeiros. Nesta mesma contagem inicial de Marques (2000), eram reconhecidas apenas duas espécies de monogenóides, cujo conhecimento aumentou recentemente graças aos estudos de Domingues *et al.* (2007), Domingues & Marques (2007) e Domingues & Marques (submetido) que reconheceram 13 espécies de monogenóides (Tabela 1). Desta forma, nota-se que esforços recentes em amostrar novas regiões, novos hospedeiros e estudar grupos pouco conhecidos têm revelado que a diversidade de parasitas de potamotrigonídeos ainda é pouco conhecida.

Dentre os Cercomeromorpha, a maior diversidade de parasitas residentes em potamotrigonídeos é representada pelas Ordens Tetraphyllidea Carus, 1863 e Rhinebothriidea Healy, 2009 - refletindo o padrão geral de diversidade de cestóides encontrados em elasmobrânquios de forma geral. Seus membros exibem uma notável variedade de formas, principalmente na estrutura de fixação ao hospedeiro – o escólex (Roberts & Janovy Jr., 1996; Caira *et al.* 2001). Grande parte dos gêneros de parasitas encontrados em potamotrigonídeos sofreu revisões taxonômicas recentes (*e.g.*, Marques & Brooks, 2003; Marques *et al.*, 2003; Reyda, 2008; Bueno, 2010). No entanto, um dos gêneros mais diversos de tetrafilídios, *Acanthobothrium*, permanecia sem revisões recentes para as linhagens residentes nos sistemas fluviais Neotropicais.

Atualmente, mais de 150 espécies são reconhecidas para o gênero *Acanthobothrium* (Campbell & Beveridge, 2002; Ivanov, 2005; Fyler, 2009). De acordo com dados publicados até 2009, seis espécies parasitam exclusivamente potamotrigonídeos (*e.g.*, Rego & Dias, 1976; Mayes *et al.*, 1978; Brooks *et al.*, 1981; Ivanov, 2005; Reyda, 2008). O conhecimento sobre a diversidade deste gênero é resultado de inúmeras descrições isoladas e poucas revisões mais abrangentes. Dentre as revisões mais inclusivas, centradas predominantemente na fauna marinha, estão os trabalhos de Goldstein (1967), que considerou 44 espécies válidas, e Williams (1969), que atribuiu 69 espécies ao gênero *Acanthobothrium*.

Décadas mais tarde, Campbell & Beveridge (2002), em uma abordagem biogeográfica mais restrita do que as anteriores, reconheceram 33 espécies de *Acanthobothrium* para a costa Australiana, das quais 27 foram consideradas espécies novas. Mais recentemente, Fyler (2009)

desenvolveu um amplo estudo de sistemática, biogeografia e evolução em *Acanthobothrium* considerando membros de *Acanthobothrium* coletados em 33 espécies de elasmobrânquios de 26 regiões biogeográficas ao redor do globo, incluindo uma única espécie fluvial da região Neotropical. Neste estudo, a autora reconheceu 42 novas espécies para o gênero, das quais 11 já foram formalmente descritas (Fyler, 2009).

Em contraste com a grande diversidade de *Acanthobothrium* em ambientes marinhos, a representatividade das espécies parasitas de potamotrigonídeos ainda é pouco conhecida. A primeira espécie de *Acanthobothrium* parasita de potamotrigonídeos foi descrita por Rego & Dias (1976), que reconheceram *Acanthobothrium terezae* em *Paratrygon motoro* [sic] e *Elipesurus* sp. obtidos na região do Rio Salobra, Mato Grosso, Brasil. A identificação dos hospedeiros é duvidosa, pois o epíteto específico “*motoro*” é atribuído ao gênero *Paratrygon* e *Elipesurus* é considerado “*genus inquirendum*” por de Carvalho *et al.* (2003). Subsequentemente, Mayes *et al.* (1978) descreveram *Acanthobothrium quinonesi*, parasita de *Potamotrygon magdalenae* – uma espécie endêmica do Rio Magdalena, Colômbia. No mesmo ano, Mayes *et al.* (1978) erigiram *Acanthobothrium amazonensis*, parasita de *Potamotrygon circularis* (= *Potamotrygon motoro*), coletados na região do Rio Itacuaí, Amazonas, Brasil. Anos mais tarde, Mayes *et al.* (1981) reconheceram *Acanthobothrium regoi* como parasita de *Potamotrygon orbignyi* e *Potamotrygon motoro* do Rio Orinoco, Venezuela. Enfim, *Acanthobothrium ramiroi*, uma espécie parasita de *Potamotrygon motoro* na região Rio Paraná, Argentina, foi descrita por Ivanov (2005) e, mais recentemente, Reyda (2008) reconheceu *Acanthobothrium peruvienne* como parasita de *Potamotrygon motoro* na região do Rio Madre de Dios, Peru.

Tabela 2. Procedência, representatividade e quantidade de material biológico no qual a atual taxonomia das espécies de *Acanthobothrium* de água doce é baseada.

Espécie nominal	Número de espécies de hospedeiros amostrado	Número de indivíduos utilizados na descrição	Bacias ou sub-bacias amostradas
<i>Acanthobothrium terezae</i> Rego & Dias, 1976	1	4	Rio Salobra/Miranda/Paraguai, Brasil.
<i>Acanthobothrium quinonesi</i> Mayes et al., 1978	1	15	Rio Magdalena, Bolivar, Colômbia.
<i>Acanthobothrium amazonensis</i> Mayes et al., 1978	1	10	Rio Itacuaí, Ataláia do Norte, AM, Brasil.
<i>Acanthobothrium regoi</i> Brooks, et al., 1981	1	5	Rio Orinoco, Venezuela.
<i>Acanthobothrium ramiroi</i> Ivanov, 2005	1	8	Rio Colastiné, Argentina.
<i>Acanthobothrium peruvienne</i> Reyda, 2008	1	7	Rio Madre de Dios, Peru.

Historicamente, a maioria das espécies de *Acanthobothrium*, em particular as espécies parasitas de potamotrigonídeos, foi descrita com base em um número restrito de exemplares provindos de localidades muito distantes umas das outras e coletados em poucas espécies de potamotrigonídeos (Tabela 2). Por exemplo, *A. terezae* foi descrita com base em quatro indivíduos

provenientes do Rio Salobra na Bacia do Prata e *A. peruvienne*, descrita com base em sete indivíduos provenientes do Rio Madre de Dios no Peru. Esta prática é responsável pela crença, embora implícita, de que estas linhagens exibem pouca variação morfológica. As consequências desta premissa estão nas justificativas que muitos autores apresentam para denominar novos táxons.

Os esforços realizados na coleta e no estudo de espécimes parasitas de potamotrigonídeos, nos últimos anos, reforçaram a tese de que pouco é conhecido sobre a diversidade dos Cercomeromorpha deste sistema. O exame de amostras com uma ampla representação biogeográfica, provenientes de várias espécies de hospedeiros, é essencial para a compreensão dos padrões de variação morfológica exibidos por estas linhagens, delimitando de maneira menos ambígua estas espécies de helmintos (*e.g.*, Reyda, 2008; Bueno, 2010).

Dentro deste contexto, este trabalho visa avaliar os padrões de variação morfológica do gênero *Acanthobothrium*, parasitas de potamotrigonídeos e seus padrões de distribuição biogeográfica. Objetiva-se, portanto, a delimitação de espécies de maneira não ambígua, e, consequentemente, a proposta de novas espécies ou mesmo a sinonímia de espécies já descritas, na medida em que estes novos exemplares exibam coerência morfológica incompatível com o conceito atual das espécies nominais existentes para o gênero.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes de potamotrigonídeos amostrados para este trabalho foram coletados empregando-se diversos métodos, tais como: espinhéis, redes e arpão. As coletas foram realizadas durante o período de julho de 1996 a agosto de 2007 nas principais bacias e sub-bacias brasileiras (Figura 1 e Tabela 3). Foram examinados 649 espécimes de hospedeiros, representando 10 espécies e 14 morfo-espécies de potamotrigonídeos, provenientes de 10 sub-bacias hidrográficas,.

Figura 1. Pontos de coletas demarcando a origem dos hospedeiros amostrados neste estudo. Os códigos plotados no mapa (e.g., AC06) servem de referência para a obtenção de detalhes das localidades amostradas no banco de dados eletrônico disponível em http://www.ib.usp.br/hpc/hpc_search.php.

Após a coleta dos hospedeiros, aqueles submetidos à necropsia sofreram eutanásia pela injeção de solução saturada de benzocaína em etanol 92% na região cardíaca. As válvulas espirais dos hospedeiros foram removidas com hemostatos e bisturis, fixadas em formol 4% a 60°C por cerca de uma semana e posteriormente transferidas para álcool 70%. Em laboratório, as válvulas foram triadas sob estereoscópio para a remoção dos espécimes de *Acanthobothrium*, os quais foram estocados em

álcool 70% e selecionados para técnicas de microscopia óptica e eletrônica de varredura.

Tabela 3. Representatividade taxonômica e biogeográfica de hospedeiros amostrados neste estudo. Os nomes atribuídos às espécies não descritas seguem Domingues & Marques (2007).

Espécie	Sub-bacias	Rio	Município, Estado e País	Localidade Geográfica	Data
<i>Potamotrygon brachyura</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp. tar1</i>	Rio Paraguai, São Lourenço	Rio Cuiabá, Rio Mutum ou Lagoa Chá Mariana	Barão de Melgaço, Vila Mutum, MT, Brasil	S 16°17'55.68": O 55°48'13.32"	Julho, 2006
<i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon cf. motoro</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i>	Rio Solimões, Juruá, Japurá	Rio Tarauacá, Lago Arara	Tarauacá, AC, Brasil	S 8°4'5.88": O 70°43'4.8"	Julho, 2006
<i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon scobina</i> <i>Paratrygon aiareba</i>	Rio Amazonas, Trombetas, outros	Rio Abacaxis	Borba, Comunidade Maruin, AM, Brasil	S 4°16'58.08": O 58°36'42.48"	Janeiro, 2007
<i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon scobina</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon falkneri</i> <i>Potamotrygon cf. castexi</i> <i>Potamotrygon cf.2 motoro</i> <i>Potamotrygon histrix</i>	Rio Solimões, Negro, Branco	Rio Branco, Rio Uruarica	Boa Vista, RR, Brasil	N 3°22'51.96": O 60°35'44.16"	Fevereiro, 2007
<i>Potamotrygon sp. negra</i> <i>Potamotrygon sp. jabuti</i> <i>Potamotrygon scobina</i> <i>Potamotrygon sp. mar1</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp.</i>	Rio Paraguai, São Lourenço	Rio Salobra	Miranda, MS, Brasil	S 20°12'59.34": O 56°29'42.95"	Julho, 2004
<i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon sp.</i>	Rio Amazonas, Tapajós, Juruena	Teles Pires Jamanxin	Apiacás, MT, Brasil Novo Progresso, PA, Brasil	S 8°46'45.12": O 57° 27' 55.44" S 7°9'30.24": O 55° 25' 55.92"	Dezembro, 2005
<i>Potamotrygon sp. mar1</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp.</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon schroederi</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Paratrygon aiareba</i>	Rio Meruu, Acará, Guamá, outros	Baia de Marajó, Rio Arari, Ig. do Urubu	Cachoeira do Arari, PA, Brasil	S 0°59'58.2": O 48° 57' 52.56"	Agosto, 2007
<i>Potamotrygon sp. cururu</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp. toc1</i> <i>Potamotrygon cf. orbignyi</i> <i>Potamotrygon sp. toc2</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp. toc3</i> <i>Potamotrygon sp. toc4</i> <i>Potamotrygon henlei</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp.</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon leopoldi</i>	Rio Solimões, Negro, Branco	Rio Negro, Boca do Rio Demeñí Rio Negro, Rio Demeñí, Lago Maqui Rio Negro, Ilha da Mariana, Praia do Meio Rio Negro, Paraná Zamula Rio Negro, Ilha do Cuchara Rio Negro, Boca do Bafuana Rio Negro, Praia do Tabuleiro	Barcelos, AM, Brasil	S 0°46'31.8": O 62° 56' 14.28" S 0°42'42.84": O 62° 59' 35.88" S 0°52'11.28": O 62° 46' 37.92" S 0°58'38.64": O 62° 54' 46.44" S 0°54'24.12": O 62° 58' 21.72"	Fevereiro, 2004
<i>Potamotrygon sp. cururu</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp. toc1</i> <i>Potamotrygon cf. orbignyi</i> <i>Potamotrygon sp. toc2</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp. toc3</i> <i>Potamotrygon sp. toc4</i> <i>Potamotrygon henlei</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp.</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon leopoldi</i>	Rio Tocantins, Manuel Alves	Rio Tocantins, Rio Paraná Rio Tocantins, Rio Manuel Alves Rio Tocantins, Rio Manuel Alves	Paraná, TO, Brasil Ipueiras, TO, Brasil	S 12°37'34.38": O 47° 52' 55.47" S 11°15'48.52": O 48° 26' 56.79"	Agosto, 2004 Junho, 2005
<i>Potamotrygon sp. toc3</i> <i>Potamotrygon sp. toc4</i> <i>Potamotrygon henlei</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp.</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon leopoldi</i>	Rio Araguaia, Mortes, Javaés	Rio Araguaia	Caseara, TO, Brasil	S 9°16'11.66": O 49° 58' 18.70"	Junho, 2005
<i>Potamotrygon sp. cururu</i> <i>Potamotrygon motoro</i> <i>Potamotrygon sp. toc1</i> <i>Potamotrygon cf. orbignyi</i> <i>Potamotrygon sp. toc2</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp. toc3</i> <i>Potamotrygon sp. toc4</i> <i>Potamotrygon henlei</i> <i>Paratrygon aiareba</i> <i>Potamotrygon sp.</i> <i>Potamotrygon orbignyi</i> <i>Potamotrygon leopoldi</i>	Rio Amazonas, Xingú, Iriri, Paru	Rio Xingú	São Felix do Xingú, PA, Brasil	S 6°39'23.33": O 51° 59' 56.72"	Julho, 2005
<i>Potamotrygon brachyura</i>	Rio Uruguai, Ijuí, outros	Rio Uruguai	Porto Xavier, RS, Brasil	S 27°53'44.75": O 55° 13' 29.78"	Março, 2005

A maioria destes espécimes de hospedeiros encontra-se depositada na Coleção Ictiológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Imagens, dados detalhados de localidade e forma de coleta dos espécimes estão disponíveis no banco de dados eletrônico http://www.ib.usp.br/hpc/hpc_search.php.

Espécimes adicionais, material tipo e *vouchers*, foram obtidos de coleções científicas e comparados àqueles provenientes deste estudo. As abreviações referentes a estas coleções são as seguintes: **CHIOC** – Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz; **SNMNH** – Smithsonian National Museum of Natural History; **HWML** – Harold W. Manter Laboratory of Parasitology,

University of Nebraska; **MACN** – Museo Argentino de Ciencias Naturales; **USNPC** – United States National Parasite Collection; e **MZUSP** – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

2.1. *Microscopia óptica: preparação e obtenção de dados morfológicos*

Exemplares do gênero *Acanthobothrium* foram hidratados em séries alcoólicas regressivas, corados com Hematoxilina de Delafield, desidratados em séries alcoólicas progressivas, diafanizados em Salicilato de Metila e montados em lâmina e lamínula com Bálsamo do Canadá.

Dados merísticos, morfométricos e ilustrações foram obtidas em um microscópio óptico Olympus BX51 com ocular micrométrica e câmera lúcida. Os parâmetros morfométricos e merísticos considerados neste estudo seguem aqueles tradicionalmente utilizados na taxonomia do gênero (Tabela 4). Estes dados foram sempre obtidos de espécimes e/ou segmentos maduros (*i.e.*, espécimes com o poro genital aberto) para permitir comparações entre indivíduos no mesmo estágio de desenvolvimento. Parâmetros morfométricos estão expressos em micrômetros, a não ser que indicados de outra maneira. Todos os parâmetros são apresentados na seguinte ordem: variação, médias, desvio padrão e número amostral. As medidas dos ganchos são apresentadas de acordo com a fórmula de Baer (1948) e modificadas por Euzet (1959) (Figura 2):

Os dados morfológicos (*i.e.*, variação, média e desvio padrão) foram compilados considerando espécimes provenientes de uma mesma espécie de hospedeiro e uma determinada sub-bacia hidrográfica. Gráficos de dispersão foram gerados para os parâmetros morfológicos tradicionalmente utilizados na diagnose de espécies nominais de *Acanthobothrium* (*i.e.*, Rego & Dias, 1976; Mayes *et al.*, 1978; Brooks *et al.*, 1981; Ivanov, 2005; Reyda, 2008) com o programa Origin 8.1 versão Evaluation/Demo (OriginLab Data Analysis and Graphing Software).

Tabela 4. Parâmetros morfométricos e merísticos obtidos dos espécimens de *Acanthobothrium* neste estudo.

Parâmetro morfométrico ou merístico	Abreviação	Comentários
Comprimento Total	CT (mm)	Obtida do ápice do escólex à extremidade posterior da proglótide terminal. A distinção foi feita entre o estágio de maturidade desta proglótide. Indivíduos para os quais havia evidência de que a proglótide terminal era resultado de fragmentação do animal durante a coleta e/ou triagem, foram descartados.
Número de Segmentos	NSeg	A primeira proglótide foi identificada com base na visualização das margens anterior e posterior de cada segmento, na região germinativa próxima ao pedúnculo cefálico. A partir desse segmento foi contabilizado o número de segmentos.
Número de segmentos imaturos	-	Contabilizado o número de segmentos imaturos, levando-se em consideração a presença do poro genital fechado.
Número de segmentos maduros	NSegM	Contabilizado o número de segmentos maduros, levando-se em consideração a presença do poro genital aberto.
Número de segmentos grávidos	NSegG	Contabilizado o número de segmentos grávidos, levando-se em consideração a presença de ovos no útero. Os segmentos grávidos também foram classificados quanto ao estágio de gravidez (i.e., estágio 1: pouca quantidade de ovos no útero e ausência de divertículos uterinos; estágio 2: presença de ovos por todo o útero, porém sem alteração do posicionamento dos testículos e com divertículos uterinos pouco desenvolvidos; estágio 3: útero completamente preenchido por ovos, divertículos uterinos bem desenvolvidos e desaparecimento dos testículos e demais estruturas internas).
Comprimento do segmento maduro	CSegM	Obtida a partir da margem anterior do segmento até a sua margem posterior.
Largura do segmento maduro	LSegM	Obtida sempre na altura do poro genital, de uma margem lateral a outra.
Comprimento do segmento grávido	CSegG	Obtida a partir da margem anterior do segmento até a sua margem posterior.
Largura do segmento grávido	LSegG	Obtida sempre na altura do poro genital, de uma margem lateral a outra.
Comprimento do escólex	CEsc	Obtida sempre no sentido ântero-posterior do escólex. A medida inicia-se no ápice da almofada apical até a margem posterior do botrídio.
Largura do escólex	LEsc	Obtida sempre na região de maior largura do escólex, geralmente na altura do lóculo medial. A medida inicia-se na margem lateral de um botrídio indo até a margem lateral do outro botrídio.
Comprimento do botrídio	CBot	Obtida sempre no sentido ântero-posterior do escólex. A medida inicia-se na margem anterior do botrídio indo até a margem posterior do botrídio.
Largura do botrídio	LBot	Obtida sempre na região de maior largura do escólex, geralmente na altura do lóculo medial. A medida inicia-se na margem lateral de um botrídio indo até a margem medial do mesmo botrídio.
Comprimento da almofada apical	CAApi	Obtida a partir da margem anterior da almofada apical até a sua base posterior.
Largura da almofada apical	LAApi	Obtida a partir da margem lateral da almofada apical até a sua margem medial.
Comprimento da ventosa acessória	CVAc	Obtida a partir da margem anterior da abertura da ventosa acessória até a sua margem posterior.
Largura da ventosa acessória	LVAc	Obtida a partir da margem lateral da abertura da ventosa acessória até a sua margem medial.
Comprimento do lóculo anterior	CLocAnt	Obtida a partir da margem anterior do botrídio até a margem entre o lóculo anterior e o lóculo medial.
Comprimento do lóculo medial	CLocMed	Obtida a partir da margem anterior do lóculo medial até a margem entre o lóculo medial e o lóculo posterior.
Comprimento do lóculo posterior	CLocPos	Obtida a partir da margem anterior do lóculo posterior até a margem posterior do mesmo lóculo.
Ganchos laterais	GlatA/B/C/D	As medidas para os ganchos laterais foram Obtidas de acordo com a fórmula de Euzet, 1960 (Figura 2).
Ganchos mediais	GmedA/B/C/D	As medidas para os ganchos mediais foram Obtidas de acordo com a fórmula de Euzet, 1960 (Figura 2).
Comprimento do pedúnculo cefálico	CPC	Obtida a partir da região do véluo no escólex até o início da região germinativa.
Largura do pedúnculo cefálico	LPC	Obtida logo abaixo do véluo, de uma margem lateral a outra do pedúnculo cefálico.
Largura do segmento grávido mais novo	LSegGJ	Obtida sempre na altura do poro genital, de uma margem lateral a outra.
Largura do segmento grávido mais velho	LSegGV	Obtida sempre na altura do poro genital, de uma margem lateral a outra, no segmento grávido mais velho.
Diâmetro dos testículos	DTes	Obtida, sempre, em segmentos maduros e em três testículos diferentes na região aporal.
Número total de testículos	NTes	Contagem total, considerando as três categorias abaixo.
Número de testículos pré-vaginais	NTesPre	Contagem do número de testículos presentes na região pré-vaginal, ou seja, acima e do mesmo lado do poro genital.
Número de testículos pós-vaginais	NTesPos	Contagem do número de testículos presentes na região pós-vaginal, ou seja, abaixo e do mesmo lado do poro genital.
Número de testículos aporais	NTesApo	Contagem do número de testículos presentes na região aporal, ou seja, do lado inverso ao poro genital.
Largura do saco do cirro no segmento grávido	LSCSegG	Obtida na maior largura observada no saco do cirro.
Largura do saco do cirro no segmento maduro	LSCSegM	Obtida na maior largura observada no saco do cirro.
Largura do ovário no segmento grávido	LOvSegG	Obtida na altura do istmo ovariano, entre as margens laterais do ovário.
Comprimento do ovário no segmento grávido	COvSegG	Obtida a partir da margem anterior do ovário até a sua margem posterior.
Comprimento do ovário no segmento maduro	COvSegM	Obtida a partir da margem anterior do ovário até a sua margem posterior.
Largura do ovário no segmento maduro	LOvSegM	Obtida na altura do istmo ovariano, entre as margens laterais do ovário.
Diâmetro dos ovos	DOvos	Obtida em segmentos grávidos e em três ovos diferentes ao longo da proglótide.

Figura 2. Marcos e trajetória linear para a obtenção de dados morfométricos para os ganchos de *Acanthobothrium*, de acordo com a fórmula de Baer (1948) e modificadas por Euzet (1959). (**Fonte:** modificada de Ivanov, 2005)

2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (M.E.V.)

Espécimes individualizados para análise em microscopia eletrônica de varredura (M.E.V.) foram segmentados separando o escólex do estróbilo. Os estróbilos foram montados em lâminas permanentes para posterior identificação e atribuição de material testemunho (*i.e.*, *vouchers*) seguindo o protocolo descrito na seção 2.1. O material testemunho está depositado na Coleção Helmintológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Os escólices foram hidratados em séries alcoólicas regressivas, imersos em solução de Tetróxido de Ósmio (1%) a $\sim 10^{\circ}\text{C}$ por uma hora, desidratados em séries alcoólicas progressivas, submetidos ao ponto crítico no BALZERS CPD 030 (Critical Point Dryer), montados em suportes de alumínio (*stubs*) e metalizados com ouro no BALZERS SCD 050 (Sputter Coater). Posteriormente, os espécimes foram analisados sob o microscópio eletrônico de varredura Zeiss, modelo DSM-940 do Laboratório de Biologia Celular, Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências – USP. As regiões de captura de imagens foram selecionadas conforme protocolo estabelecido por Ivanov (2005) e com a adição de outras regiões (Figura 3).

Dados merísticos e morfométricos das estruturas tegumentares (*i.e.*, microtríquias) foram documentadas em micrografias. Dados morfométricos e merísticos foram obtidos utilizando o programa UTHSCSA Image Tool versão 3.00 (Wilcox *et al.*, 1995-2002). Para análise da densidade de estruturas tegumentares, as imagens foram subdivididas em quadrantes de $1\ \mu\text{m}^2$, dos quais foram selecionados 10 aleatoriamente para a contagem de microtríquias. Para a obtenção de dados morfométricos, foram medidas cinco microtríquias de cada tipo em cada imagem. A terminologia empregada na descrição das microtríquias segue aquela proposta por Chervy (2009).

Figura 3. Regiões de captura de micrografias eletrônicas para *Acanthobothrium* sp. Regiões 1, 2, 5, 8 seguem Ivanov (2005). Demais regiões foram adicionalmente consideradas neste estudo. Legendas: 1: superfície distal da almofada apical, 2: superfície proximal da almofada apical, 3: superfície da epiderme que recobre o gancho, 4: superfície marginal lateral do lóculo anterior, 5: superfície central do lóculo anterior, 6: superfície marginal entre os lóculo anterior e medial, 7: superfície marginal lateral do lóculo medial, 8: superfície central do lóculo posterior, 9: superfície marginal posterior do lóculo posterior, e 10: superfície do pedúnculo cefálico.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Taxonomia de *Acanthobothrium* parasitas de *Potamotrygonidae*

3.1.1. *Acanthobothrium terezae* Rego & Dias, 1976

(Figuras 4, 5, 6 e Tabela 5)

Sinonímia: *Acanthobothrium ramiroi* Ivanov, 2005.

3.1.1a. *Redescrição* (baseada em 24 espécimes, 11 indivíduos completos, 9 indivíduos incompletos, 4 proglótides livres e 1 escólex preparado para Microscopia Eletrônica de Varredura – M.E.V):

Vermes anapolíticos, 16-81 ($42,52 \pm 26,57$, $n=7$) mm de comprimento; maior largura ao nível do escólex; 70-175 (112 ± 45 , $n=11$) segmentos acraspedotos (Figura 4F, G). Escólex composto por 4 botrídios e pedúnculo cefálico, órgão apical ausente (Figura 4A, 5A-C). Escólex com 590-1205 ($955,83 \pm 126,59$, $n=18$) de comprimento por 555-1215 ($958,50 \pm 206,63$, $n=10$) de largura (Figura 4A, 5A-C). Botrídio livre posteriormente, 390-860 ($759,23 \pm 147,67$, $n=13$) de comprimento por 270-515 ($420,56 \pm 65,35$, $n=18$) de largura, cada um com 3 lóculos; almofada apical 27-145 ($72,71 \pm 26,63$, $n=16$) de comprimento por 103-269 ($177,53 \pm 42,37$, $n=16$) de largura; ventosa acessória com 4-46 ($21,13 \pm 12,66$, $n=9$) de comprimento por 19-64 ($39,52 \pm 13,24$, $n=9$) de largura, portando um par de ganchos; lóculo anterior 185-454 ($324,44 \pm 66,84$, $n=17$), lóculo medial 138-350 ($242,21 \pm 54,31$, $n=17$) e lóculo posterior 165-370 ($280,96 \pm 53,85$, $n=16$) de comprimento (Figura 4A, 5A-C).

Velum presente ao nível do septo entre os lóculos medial e posterior (Figura 4A, 5AC). Ganchos bifurcados, ocos, com canal interno liso, portando um simples e conspícuo tubérculo na parte proximal da ponta axial; cobertos por tecido e pontas dos prolongamentos livres (Figura 4A-B, 5A). Gancho medial mais robusto e conspícuamente mais largos do que os laterais (Figura 4B).

Fórmula dos ganchos laterais:

$$\frac{44-83 (58,46 \pm 22,21) \quad 41-101 (63,19 \pm 178,54) \quad 44-86 (61,75 \pm 15,58)}{86-167 (114,03 \pm 26,97)}$$

Fórmula dos ganchos mediais:

$$\frac{46-69 (55,58 \pm 7,10) \quad 64-118 (81,10 \pm 17,71) \quad 44-79 (61,13 \pm 16,80)}{101-177 (124,74 \pm 22,89)}$$

Prolongamento axial do gancho lateral tão longo quanto o abaxial; prolongamento axial do gancho medial conspícuamente mais largo que o prolongamento abaxial (Figura 4B). Pedúnculo

Figura 4. Morfologia geral de *Acanthobothrium terezae*. **A**, Scólex; escala = 200 μ m. **B**, Detalhe dos ganchos; escala = 30 μ m. **C**, Detalhe da região do ovário; escala = 100 μ m. **D**, Ovo; escala = 25 μ m. **E**, Detalhe da genitália; escala = 100 μ m. **F**, Segmento maduro; escala = 100 μ m. **G**, Segmento grávido; escala = 200 μ m. Abreviações: **GLAT**, Gancho Lateral; **GMED**, Gancho Medial, **GM**, Glândula de Mehlis; **OC**, Oótipo; **OV**, Ovário; **RS**, Receptáculo Seminal; **U**, Útero; **DU**, Ducto Uterino (Fonte: modificado de Ivanov, 2005).

Figura 5. *Acanthobothrium terezae* (MZUSP 6714 – voucher), microscopia eletrônica de varredura. **A**, Escólex; escala = 100 µm. **B**, Vista superior da região apical; escala = 100 µm. **C**, Vista parcial da região apical, detalhando os ganchos; escala = 50 µm.

Figura 6. *Acanthobothrium terezae* (MZUSP 6714 – voucher), microscopia eletrônica de varredura (MEV), Escalas = 1 µm. **A**, Superfície proximal da almofada apical. **B**, Superfície distal da almofada apical. **C**, Superfície proximal da epiderme que recobre o gancho. **D**, Superfície marginal lateral do lóculo anterior. **E**, Superfície central do lóculo anterior. **F**, Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial. **G**, Superfície marginal lateral do lóculo medial. **H**, Superfície central do lóculo posterior. **I**, Superfície do pedúnculo cefálico.

cefálico 1009-3960 ($1947,21 \pm 694,70$, $n=16$) de comprimento por 239-573 ($396,02 \pm 111,36$, $n=15$) de largura na base do escólex (Figura 4A).

Superfície proximal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 23,5 microtríquias/ μm^2 (Figura 6A). Superfície distal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 36,2 microtríquias/ μm^2 (Figura 6B). Superfície marginal lateral do lóculo anterior coberta por espinitríquias gladiadas, 2 microtríquias/ μm^2 (Figura 6D). Superfície distal do lóculo anterior coberta por filitríquias papiliformes, 18,3 microtríquias/ μm^2 (Figura 6E). Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial coberta por filitríquias papiliformes (Figura 6F). Superfície marginal lateral do lóculo medial coberta por espinitríquias gladiadas, 2,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 6G). Superfície distal do lóculo posterior coberta por filitríquias aciculares (Figura 6H). Superfície marginal inferior do lóculo posterior coberta por espinitríquias gladiadas, 4,2 microtríquias/ μm^2 . Superfície do pedúnculo cefálico coberta por espinitríquias gladiadas, 2 microtríquias/ μm^2 (Figura 6I).

Segmentos maduros 1-5 (3 ± 1 , $n=19$) em número, 683-2277 ($1239,25 \pm 482,85$, $n=17$) de comprimento por 594-1296 ($834,08 \pm 182,42$, $n=16$) de largura (Figura 4F). Os segmentos grávidos 1-22 (8 ± 7 , $n=18$) em número, 1435-3831 ($2734,38 \pm 656,59$, $n=20$) de comprimento por 305-965 ($644,17 \pm 261,66$, $n=12$) de largura (Figura 4G).

Testículos com 45-75 ($62,50 \pm 10$, $n=16$) de diâmetro, apresentando duas fileiras em corte transversal; 43-114 ($90,81 \pm 14,77$, $n=21$) em número, sendo 18-49 ($34,90 \pm 7,15$, $n=21$) pré-vaginais, 1-15 ($9,50 \pm 3,26$, $n=22$) pós-vaginais, 30-65 ($48,64 \pm 6,93$, $n=22$) aporais, estendendo anteriormente à margem anterior do ovário para a margem anterior do segmento (Figura 4F). Saco do cirro oval, 40-288 ($126,37 \pm 50,58$, $n=17$) na maior largura no segmento maduro e 67-277 ($166,50 \pm 38,90$, $n=20$) na maior largura no segmento grávido, contendo o saco do cirro, coberto com delgadas microtríquias (Figura 4E). Vasos deferentes extensos, altamente espiralados dorsalmente ao útero.

Ovário lobulado, levemente em forma de H em vista dorsoventral, bilobado em secção transversal ao nível do istmo ovariano, 178-564 ($318,36 \pm 107,09$, $n=18$) de comprimento por 224-844 ($522,32 \pm 140,85$, $n=18$) de largura ao nível do istmo ovariano, nos segmentos maduros (Figura 4C e F); 425-1138 ($691,85 \pm 177,03$, $n=20$) de comprimento por 359-739 ($546,81 \pm 116,82$, $n=20$) de largura ao nível do istmo ovariano, nos segmentos grávidos (Figura 4G). Vagina espessa, anterior ao saco do cirro, tendo um esfíncter muscular conspícuo, descendo posteriormente, formando um receptáculo seminal oval (Figura 4E-F). Vagina e saco do cirro unem-se em um átrio genital, poro genital marginal alternando irregularmente, da margem posterior do segmento (Figura 4E-F). Folículos vitelínicos em

colunas laterais, interrompidos ventralmente ao nível do saco do cirro e da vagina, com alguns folículos presentes dorsalmente ao nível do poro genital, estendendo da margem anterior do segmento para a margem posterior do segmento (Figura 4E-G). Útero em forma de saco, tendo divertículos laterais nos segmentos grávidos terminais, estendendo em direção à margem anterior do segmento (Figura 4G). Ovos esféricos, oncosfera bem desenvolvida, 9-18 ($12,87 \pm 2,87$, $n=19$) de diâmetro (Figura 4D).

3.1.1b. Sumário taxonômico:

Hospedeiro Tipo: *Potamotrygon motoro* (Müller e Henle, 1841), (Myliobatiformes, Potamotrygonidae).

Local de infecção: Válvula espiral.

Localidade Tipo: Município de Miranda, Rio Salobra, Bacia do Prata, Mato Grosso, Brasil.

Localidades adicionais: Rio Colastiné, Bacia do Prata, Santa Fé, Argentina (S 31°40', O 60°46') e Rio Coronda, Bacia do Prata, Santa Fé, Argentina (S 32°36', O 60°46') (Ivanov, 2005); Município de Barão de Melgaço, Bacia do Prata, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16°17'55.679", O 55°48'13.3194"), Município de Tarauacá, Bacia Amazônica, Rio Tarauacá, Acre, Brasil (S 8°4' 5.88", O 70°43'4.8"), Município de Boa Vista, Bacia Amazônica, Rio Urariquera, Roraima, Brasil, (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594"), Município de Cachoeira do Arari, Bacia Amazônica, Baía de Marajó, Rio Arari, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") e Distrito de Luiz Alves, Bacia Amazônica, Rio Araguaia, Goiás, Brasil (S 13° 13' 03.04", O 50° 35' 07.86").

Hospedeiros adicionais: *Potamotrygon brachyura*, *Paratrygon aiereba* e *Potamotrygon scobina*.

Espécimes examinados provenientes de coleções científicas: *Acanthobothrium terezae*, 4 espécimes maduros e fragmentos do estróbilo, parátipos CHIOC 31215a-b; *Acanthobothrium ramiroi*, um espécime maduro e completo designado como holótipo MACN-Pa 412/1 e três espécimes maduros e completos designados como parátipos MACN-Pa 412/2-3 e USNPC 92521.

Material adicional: MZUSP 6706, 1 espécime maduro e completo, Barão de Melgaço, Bacia do Prata, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194") em *Potamotrygon brachyura*; MZUSP 6707, 1 espécime maduro e completo proveniente do Município de Tarauacá, Bacia Amazônica, Rio Tarauacá, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6708, 3 espécimes maduros e completos proveniente do Município de Tarauacá, Bacia Amazônica, Rio Tarauacá, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6709, 1 espécime maduro e completo proveniente do Município de Boa Vista, Bacia Amazônica, Rio Urariquera, Roraima, Brasil (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6710, 1 espécime maduro e completo proveniente do Município de Boa Vista, Bacia Amazônica, Rio Urariquera, Roraima, Brasil (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594") em *Potamotrygon scobina*; MZUSP 6711, 1 espécime maduro e completo proveniente do Município de Boa Vista, Bacia Amazônica, Rio Urariquera, Roraima, Brasil (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6712, 8 espécimes maduros e completos provenientes do Município de Cachoeira do Arari, Bacia Amazônica, Rio Arari, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6713, 1 espécime maduro e completo proveniente do Município de Cachoeira do Arari, Bacia Amazônica, Rio Arari, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon scobina*; e MZUSP 6714, 4 espécimes maduros e completos proveniente do Município de São Miguel do Araguaia, Bacia Amazônica, Rio Araguaia, Goiás, Brasil (S 13° 13' 03.04", O 50° 35' 07.86") em *Paratrygon aiereba*.

3.1.1c. Considerações taxonômicas:

Existem pelo menos dois grupos morfológicamente bem distintos dentre as espécies de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos. Um dos grupos é formado pelas espécies nominais *A. terezae* e *A. ramiroi* e o outro grupo é formado pelas espécies nominais *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi* e *A. peruviense*. Membros do primeiro grupo diferem do segundo por apresentarem músculos que se estendem do escólex ao estróbilo mais evidentes, maior número de

testículos (120-140 vs. 95-131, respectivamente) e ganchos laterais e mediais maiores (212-239 vs. 150-182 e 300-326 vs. 205-242, respectivamente; Rego & Dias, 1976; Ivanov, 2005). Os problemas observados na taxonomia de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos estão centrados na circunscrição precisa das espécies nominais que compõem cada um destes grupos e estão geralmente associados à compreensão da variabilidade morfológica destes tetrafilídeos, à medida que novas amostras de novos hospedeiros e localidades tornaram-se disponíveis.

Ivanov (2005) considerou sete caracteres que para diferenciar *A. terezae* de *A. ramiroi*. Segundo a autora, *A. ramiroi* apresenta comprimento total, dimensões do escólex, ganchos laterais e mediais, número de segmentos e número de testículos menores em comparação a espécimes atribuídos a *A. terezae*. Adicionalmente, a autora afirma que o segmento grávido terminal de espécimes do mesmo comprimento em *A. ramiroi* são três vezes mais longos do que largos, ao passo em *A. terezae*, todos os segmentos grávidos são mais largos do que longos.

No entanto, durante este estudo, verificou-se que muitos dos caracteres que foram considerados diagnósticos entre estas duas espécies apresentaram sobreposição diante de uma amostra que contempla outras localidades e outras espécies de hospedeiros. Adicionalmente, observou-se que alguns caracteres não eram passíveis de comparação, uma vez que foram obtidos de indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento e/ou deformados pela preparação inadequada de lâminas permanentes, e outros, ambigualmente definidos e/ou de difícil visualização.

Ivanov (2005) reconhece que *A. ramiroi* é muito similar a *A. terezae*, principalmente pela presença de ganchos assimétricos, mas sugere que a primeira possui ganchos laterais e mediais menores que *A. terezae*. O exame dos exemplares utilizados por Ivanov (2005) e Rego & Dias (1976) nas descrições de *A. ramiroi* e *A. terezae*, respectivamente, corroboram a asserção da autora (Tabela 5 e Figura 7). Os espécimes coletados no presente estudo e atribuídos a este complexo de espécies exibiram média de tamanho dos ganchos laterais e mediais inferior ao registrado para essas espécies nominais. A comparação de outras dimensões dos ganchos entre estas duas espécies nominais e os espécimes coletados no presente estudo mostra que as variações morfométricas de alguns parâmetros se sobrepõem (*e.g.*, GlatB e GlatC; GMedB e GMedC; Tabela 5). Estas sobreposições são resultado da relação direta entre o número de exemplares examinados e a variação observada nos parâmetros morfométricos e merísticos dentro destes grupos morfológicamente similares (*i.e.*, *A. ramiroi* e *A. terezae*). Estas duas espécies nominais, como todas as demais espécies de *Acanthobothrium* de água doce descritas até o presente, baseiam-se em um número muito restrito de indivíduos (*e.g.*, quatro

Figura 7. Plot das dimensões dos ganchos laterais e mediais, número de segmentos e número de testículos da série tipo de *A. terezae* e *A. ramiroi*, e espécimens atribuídos ao com

Figura 8. Plot do comprimento total da série tipo de *A. terezae* e *A. ramiroi*, e espécimens atribuídos ao complexo..

espécimes para *A. terezae* e oito para *A. ramiroi*), o que limita nosso conhecimento sobre a variação morfológica destes organismos. Esta observação sugere cautela no uso do tamanho dos ganchos laterais e mediais como diagnóstico entre estas duas espécies.

Tabela 5. Dados merísticos e morfométricos para *Acanthobothrium terezae*, *A. ramiroi* e indivíduos coletados neste estudo atribuídos à este complexo de espécies.

PARÂMETROS ^s	<i>A. terezae</i> [*]	<i>A. terezae</i> [#]	<i>A. ramiroi</i> ^{&}	<i>A. ramiroi</i> [#]	indivíduos atribuídos ao complexo
CT (mm)	88-110	76-79 (77,88 ± 1; n=2)	50-84,5 (70,2 ± 18; n=5)	47-78 (70 ± 15; n=4)	16-81 (42,52 ± 26,57; n=7)
NSeg	200-260	178-189 (184 ± 8; n=2)	130-176 (156 ± 17; n=5)	128-160 (149 ± 15; n=4)	70-175 (112 ± 45; n=11)
NSegM	-	15-17 (16 ± 1; n=2)	3-11 (8 ± 3; n=5)	2-5 (4 ± 2; n=4)	1-5 (3 ± 1; n=19)
NSegG	-	4-16 (10 ± 8; n=2)	5-22 (16 ± 7; n=5)	11-23 (20 ± 6; n=4)	1-22 (8 ± 7; n=18)
CSegM	1100	603-851 (727 ± 175; n=2)	710-1280 (916 ± 171; n=5; n=30)	762-1158 (927 ± 206; n=4)	683-2277 (1239,25 ± 482,85; n=17)
LSegM	2500	2237-2504 (2371 ± 189; n=2)	880-1440 (1111 ± 160; n=5; n=30)	1039-1376 (1217 ± 169; n=4)	594-1296 (834,08 ± 182,42; n=16)
CSegG	2400	881-1069 (975 ± 133; n=2)	1440-3080 (2030 ± 482; n=5; n=30)	1791-3059 (2576 ± 599; n=4)	1435-3831 (2734,38 ± 656,59; n=20)
LSegG	2100	2197	920-1400 (1135 ± 124; n=5; n=28)	999-1178 (1101 ± 74; n=4)	305-965 (644,17 ± 261,66; n=12)
CEsc	1900-2000	1550	1200-1440 (1348 ± 97; n=5)	1140-1390 (1272 ± 128; n=4)	590-1205 (955,83 ± 126,59; n=18)
LEsc	2900-3000	-	1500-1740 (1588 ± 93; n=5)	1360-1535 (1455 ± 88; n=4)	555-1215 (958,50 ± 206,63; n=10)
CBot	1590	1300	1000-1220 (1120 ± 72; n=5; n=11)	925-1165 (1078 ± 105; n=4)	390-860 (759,23 ± 147,67; n=13)
LBot	830	935	560-700 (649 ± 48; n=5; n=11)	565-625 (593 ± 30; n=4)	270-515 (420,56 ± 65,35; n=18)
CAApi	-	-	225-275 (248 ± 18; n=5; n=11)	83-155 (129 ± 31; n=4)	27-145 (72,71 ± 26,63; n=16)
LAApi	-	-	110-150 (131 ± 11; n=5; n=11)	237-247 (239 ± 4; n=4)	103-269 (177,53 ± 42,37; n=16)
CVAc	-	-	75-130 (103 ± 15; n=5; n=13)	9-19 (14 ± 6; n=2)	4-46 (21,13 ± 12,66; n=9)
LVAc	-	-	50-95 (68 ± 14; n=5; n=13)	29-54 (41 ± 17; n=2)	19-64 (39,52 ± 13,24; n=9)
CLocAnt	600	595	400-540 (450 ± 56; n=5; n=11)	412-444 (426 ± 13; n=4)	185-454 (324,44 ± 66,84; n=17)
CLocMed	340-412	340	230-350 (288 ± 43; n=5; n=11)	303-412 (359 ± 52; n=4)	138-350 (242,21 ± 54,31; n=17)
CLocPost	456-510	400	300-470 (395 ± 51; n=5; n=11)	330-449 (389 ± 65; n=4)	165-370 (280,96 ± 53,85; n=16)
GLatA	148-163	118-121 (119 ± 1; n=2)	75-97 (86 ± 7)	74-86 (80 ± 5; n=4)	44-83 (58,46 ± 22,21)
GLatB	125-152	133-138 (135 ± 3; n=2)	72-102 (92 ± 10)	76-103 (90 ± 11; n=4)	41-101 (63,19 ± 178,54)
GLatC	92-120	106	87-100 (92 ± 4)	88-98 (94 ± 4; n=4)	44-86 (61,75 ± 15,58)
GLatD	212-239	232-234 (233 ± 1; n=2)	150-182 (170 ± 12)	153-175 (163 ± 9; n=4)	86-167 (114,03 ± 26,97)
GMedA	190-205	133-135 (134 ± 1; n=2)	82-105 (96 ± 7)	56-101 (85 ± 24; n=4)	46-69 (55,58 ± 7,10)
GMedB	193-220	202-205 (203 ± 1; n=2)	132-165 (151 ± 11)	143-158 (152 ± 7; n=4)	64-118 (81,10 ± 17,71)
GMedC	95-120	96-98 (97 ± 1; n=2)	55-75 (65 ± 6)	61-81 (69 ± 10; n=4)	44-79 (61,13 ± 16,80)
GMedD	300-326	306-308 (307 ± 1; n=2)	205-242 (226 ± 13)	209-234 (225 ± 13; n=4)	101-177 (124,74 ± 22,89)
CPC	-	-	1500-4000 (2980 ± 1016; n=5)	3178-3960 (3143 ± 759; n=4)	1009-3960 (1947,21 ± 694,70; n=16)
LPC	-	-	700-1240 (964 ± 195; n=5; n=11)	605-741 (654 ± 62; n=4)	239-573 (396,02 ± 111,36; n=15)
LSegGJ	-	1170-2645 (1907 ± 1042; n=2)	1080-1480 (1270 ± 147; n=5; n=25)	530-1080 (738 ± 239; n=4)	305-965 (644,17 ± 261,66; n=12)
LSegGV	-	1080-2320 (1700 ± 876; n=2)	920-1400 (1135 ± 124; n=5; n=28)	505-1185 (705 ± 321; n=4)	285-875 (5939,18 ± 227,41; n=11)
DTes	-	14-18 (16 ± 2; n=6)	60-110 (89 ± 10; n=5; n=80)	75-90 (83 ± 7; n=4)	45-75 (62,50 ± 10; n=16)
NTes	120-140	146-161 (153 ± 10; n=2)	95-131 (115 ± 10; n=5; n=25)	112-132 (125 ± 9; n=9)	43-114 (90,81 ± 14,77; n=63)
NTesPre	-	54-62 (58 ± 5; n=2)	38-55 (47 ± 5; n=5; n=25)	37-60 (40 ± 10; n=4)	18-49 (34,90 ± 7,15; n=21)
NTesPos	14-16	12-20 (16 ± 5; n=2)	5-11 (8 ± 2; n=5; n=25)	8-14 (10 ± 2; n=4)	1-15 (9,50 ± 3,26; n=22)
NTesApo	-	74-88 (81 ± 9; n=2)	47-71 (61 ± 6; n=5; n=25)	59-79 (67 ± 8; n=4)	30-65 (48,64 ± 6,93; n=22)
LSCSegM	-	-	105-250 (153 ± 34; n=5; n=60)	120-190 (151 ± 35; n=9)	40-288 (126,37 ± 50,58; n=17)
LSCSegG	-	-	105-250 (153 ± 34; n=5; n=60)	170-240 (200 ± 30; n=12)	67-277 (166,50 ± 38,90; n=20)
COvSegM	-	227-346 (287 ± 84; n=2)	175-375 (265 ± 52; n=5; n=25)	207-356 (270 ± 76; n=9)	178-564 (318,36 ± 107,09; n=18)
LOvSegM	-	1782-1821 (1801 ± 28; n=2)	580-950 (765 ± 105; n=5; n=25)	722-920 (831 ± 100; n=9)	224-844 (522,32 ± 140,85; n=18)
COvSegG	-	237-405 (321 ± 119; n=2)	acima de 850	455-831 (621 ± 161; n=12)	425-1138 (691,85 ± 177,03; n=20)
LOvSegG	-	1593-1841 (1717 ± 175; n=2)	-	663-950 (801 ± 122; n=12)	359-739 (546,81 ± 116,82; n=20)
DOvos	-	12-14 (13 ± 1; n=2)	15-16 (15 ± 0,5; n=10)	14-19 (17 ± 2; n=12)	9-18 (12,87 ± 2,87; n=19)

§, Descrições dos parâmetros estão disponíveis na Tabela 4; *, publicados por Rego & Dias (1976); #, exame direto da série tipo; e &, publicados por Ivanov (2005).

Ivanov (2005) considerou ainda que o tamanho total de *A. terezae* é maior do que aquele observado para *A. ramiroi* (88–100 vs. 51–84 mm), embora os limites de variação no tamanho destas duas espécies estejam próximos. O exame de espécimes adicionais revela que indivíduos atribuídos ao grupo *terezae/ramiroi* variam de 16 a 81 mm de comprimento total, sobrepondo-se aos valores publicados e/ou reavaliados para *A. ramiroi* (Tabela 5 e Figura 8). Uma vez que a diferença entre o limite superior e inferior destas espécies nominais apresenta-se muito tênue, era esperado que, com o

acúmulo de um maior número de material biológico, esses valores apresentassem sobreposição, indicando que esse parâmetro não tem utilidade na diagnose destas espécies nominais.

Outro caráter utilizado na diagnose destas duas espécies nominais refere-se ao número de segmentos. Ivanov (2005) sugere que *A. ramiroi*, possui menor número de segmentos por estróbilo em comparação a *A. terezae* (Tabela 5 e Figura 7). Porém, a recontagem do número de segmentos do material tipo revelou proximidade entre estes valores (178-189 vs. 128-160). O número de segmentos dos exemplares coletados no presente estudo (70-175) se sobrepõe aos valores publicados por Ivanov (2005) e aos valores obtidos no exame dos parátipos destas espécies (Tabela 5 e Figura 7). A discrepância entre estes valores pode ser atribuída a dois fatores: 1) a dificuldade em se identificar o início da contagem das proglótides na região germinativa, e 2) ao maior número amostral utilizado no presente estudo (*i.e.*, 11). De qualquer forma, este caráter não parece ser adequado para a diagnose destas espécies nominais.

O número de testículos também foi considerado como um caráter diagnóstico entre as duas espécies nominais. Segundo Ivanov (2005), *A. ramiroi* apresenta menor número de testículos, em relação a *A. terezae* (Tabela 5 e Figura 8). Todavia, observa-se uma sobreposição entre os valores publicados para *A. terezae* e *A. ramiroi* (120-140 vs. 95-131). O exame de novos exemplares revelou a sobreposição de valores (43-114) entre estas espécies nominais e aproximou-os daqueles publicados por Rego & Dias (1976).

Embora a preparação do material tipo de *A. terezae* comprometa a obtenção de inúmeros dados morfométricos, resultado da excessiva compressão dos espécimes durante a montagem das lâminas permanentes, Ivanov (2005) considerou que dimensões do escólex pudessem ser úteis para distinguir *A. ramiroi* de *A. terezae* (Tabela 5 e Figura 9). Ivanov (2005) reconhece que, em função da forma com que os espécimes de *A. terezae* foram montados, a morfometria das partes moles desta espécie deve ser considerada com cautela. No entanto, isso não a impediu de listar as dimensões do escólex, que certamente não são passíveis de mensuração na série tipo de *A. terezae*, entre os caracteres diagnósticos para diferenciar as duas espécies.

A fusão do botrídio com a região posterior do escólex atribuída a *A. terezae*, embora Rego & Dias (1976) não tenham apresentado esta informação na descrição original, e inexistente em *A. ramiroi*, não poderia ser utilizada para diferenciar estas espécies pelas razões expostas acima. Os espécimes coletados no presente estudo não apresentaram a fusão entre essas estruturas (Figura 5). Muito provavelmente, este seja o caso para *A. terezae*, mas que depende da obtenção de novos exemplares da

localidade tipo para confirmação. O fato é que o material tipo de *A. terezae* não está em condições de fornecer de maneira inequívoca qualquer informação sobre esse caráter, colocando em descrédito sua inclusão na lista de atributos que permitem diferenciar estas espécies nominais.

Outro caráter observado por Ivanov (2005) foi a presença de um conspícuo esfíncter muscular vaginal, que não está presente na descrição de *A. terezae* e não pode ser observado nos parátipos. Mais uma vez, os artefatos taxonômicos produzidos em função da má preparação podem ser evocados para considerar a distinção destas espécies com base na presença e/ou ausência deste caráter. No material disponível para este estudo, observou-se a presença de um esfíncter muscular vaginal, apresentando um receptáculo vaginal ora mais dilatado, ora menos dilatado dependendo do estágio de maturação da proglótide.

Finalmente, para justificar sua nova espécie, Ivanov (2005:395) argumentou que “*it is also worth noting that in worms of **similar length**, the older gravid segments of *A. ramiroi* are 3 times longer than wide, whereas in *A. terezae* all gravid segments are wider than long*” (ênfase minha). Durante este estudo, foi observado que vermes de mesmo tamanho podem ou não possuir proglótides terminais no mesmo estágio de desenvolvimento. Observou-se ainda que, conforme as proglótides terminais e subterminais vão se desenvolvendo, muda a proporção entre comprimento e largura desta estrutura, na qual proglótides mais maduras tendem a ser mais longas do que largas (Figura 4 F e G). Desta forma, as proporções da proglótide terminal estão relacionadas com seu estágio de desenvolvimento e não com comprimento total do indivíduo. Portanto, a comparação feita por Ivanov (2005) é inadequada. Os valores para estas proporções, obtidos para os espécimes coletados neste estudo, apresentaram sobreposição tanto no comprimento como na largura, em relação àqueles obtidos para *A. ramiroi*. Consequentemente, os valores obtidos para os espécimes coletados neste estudo ficaram fora do alcance de *A. terezae*. Adicionalmente, observou-se que espécimes exibem diferentes estados de relaxamento após a coleta e fixação, alterando essa proporção. Assim, sugere-se cautela no uso desta proporção na diagnose de tetrafilídeos. Em suma, as dimensões da proglótide não permitem a diagnose destas espécies nominais.

Os argumentos acima sugerem que *Acanthobothrium terezae* deva ser considerada uma espécie válida, e que *A. ramiroi* é sinônimo júnior desta espécie. Esta conclusão baseia-se na observação de que todos os caracteres utilizados até o momento para diferenciar estas espécies nominais não são discretos como se pensava, após o exame de novos indivíduos provenientes de diversas sub-bacias hidrográficas e/ou hospedeiros.

Figura 9. Plot do comprimento e largura do escólex e comprimento e largura do segmento grávido da série tipo de *A. terezae* e *A. ramiroi*, e espécimens atribuídos ao complexo.

3.1.2. *Acanthobothrium quinonesi* Mayes, Brooks e Thorson, 1978

(Figuras 10, 11 e 12 e Tabela 6)

Sinonímias: *Acanthobothrium regoi* Brooks, Mayes e Thorson, 1981; *Acanthobothrium peruvienne* Reyda, 2008.

3.1.2a. *Redescricao (baseada em 373 espécimes:* 102 indivíduos inteiros, 271 proglótides livres e 2 indivíduos preparados para **M.E.V.**):

Vermes apolíticos, 3-33 ($12,61 \pm 6,40$, $n=102$) mm de comprimento total; maior largura ao nível do escólex; 15-120 ($48,83 \pm 19,30$, $n=102$) segmentos acraspedotos (Figura 10A). Escólex composto por 4 botrídios e um pedúnculo cefálico, órgão apical ausente (Figura 10B e 11A). Escólex 255-670 ($474,89 \pm 79,72$, $n=93$) de comprimento por 210-865 ($493,45 \pm 119,30$, $n=93$) de largura. Botrídio livre posteriormente, 160-535 ($365,12 \pm 65,86$, $n=81$) de comprimento por 95-325 ($211,88 \pm 51,04$, $n=81$) de largura, cada um com 3 lóculos, almofada apical 24-108 ($54,03 \pm 16,53$, $n=100$) de comprimento por 51-180 ($128,08 \pm 23,46$, $n=100$) de largura; ventosa acessória 4-51 ($22,92 \pm 9,25$, $n=97$) de comprimento por 4-61 ($39,14 \pm 9,33$, $n=97$) de largura, portando um par de ganchos; lóculo anterior 96-333 ($231,90 \pm 43$, $n=87$), lóculo medial 44-135 ($87,64 \pm 17,10$, $n=87$) e lóculo posterior 27-148 ($78,53 \pm 26,25$, $n=87$) de comprimento (Figura 10B-C e 11A).

Vélum presente ao nível do septo entre os lóculos medial e posterior. Ganchos bifurcados, ocos, com canal interno liso, portando um simples e conspícuo tubérculo na parte proximal do prolongamento axial; cobertos por tecido e com as pontas dos prolongamentos livres (Figura 10B-C). Gancho medial mais robusto e conspícuamente mais largos do que os laterais (Figura 10B-C).

Fórmula dos ganchos laterais:

$$\frac{27-59 (42,68 \pm 6,81), 51-123 (81,42 \pm 13,61), 37-96 (60,89 \pm 11,47)}{76-167 (114,65 \pm 18,20)}$$

Fórmula dos ganchos mediais:

$$\frac{27-56 (40,47 \pm 7,14), 59-123 (91,82 \pm 15,28), 37-83 (57,52 \pm 11,32)}{61-170 (123,12 \pm 21,89)}$$

Prolongamento axial do gancho lateral mais longo do que o prolongamento abaxial; prolongamento axial do gancho medial mais longo do que a prolongamento abaxial (Figura 10B-C). Pedúnculo cefálico com microtríquias visíveis sob microscopia óptica, 118-1089 ($381,70 \pm 179,13$,

Figura 10. Morfologia geral de *A. quinonesi*. A, Verme completo (MZUSP 6734). B, Detalhe no escólex MZUSP 6734). C, Ganchos MZUSP 6729). D, Detalhe da região do saco do cirro (MZUSP 6734). E, Proglótide terminal (MZUSP 6734).

Figura 11. Microscopia eletrônica de varredura de *A. quinonesi* (MZUSP 6727). **A**, Escólex; escala = 50 µm. **B**, Vista superior da região do poro genital com cirro evertido; escala = 50 µm. **C**, Detalhe da superfície do cirro; escala = 1 µm

Figura 12. Microscopia eletrônica de varredura do excólex de *A. quinonesi* (MZUSP 6727); escalas = 1 µm. **A**, Superfície proximal da almofada apical. **B**, Superfície distal da almofada apical. **C**, Superfície proximal da epiderme que recobre o gancho. **D**, Superfície marginal lateral do lóculo anterior. **E**, Superfície distal do lóculo anterior. **F**, Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial. **G**, Superfície marginal lateral do lóculo medial. **H**, Superfície distal do lóculo posterior. **I**, Superfície marginal do lóculo posterior. **J**, Superfície do pedúnculo cefálico.

Tabela 6. Dados morfológicos e morfométricos para *Acanthobothrium quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi*, *A. peruvienne* e indivíduos coletados neste estudos atribuídos à este complexo de espécies.

PARÂMETRO ^s	<i>A. quinonesi</i> [#]	<i>A. quinonesi</i> [%]	<i>A. amazonensis</i> [#]	<i>A. amazonensis</i> [%]	<i>A. regoi</i> [#]	<i>A. regoi</i> [%]	<i>A. peruvienne</i> [#]	<i>A. peruvienne</i> [%]	indivíduos atribuídos ao complexo
CT	acima de 25	7-14 (11 ± 3; n=5)	acima de 35	16-95	acima de 45	45	6-10 (8 ± 1; n=5)	5.7	3-33 (12,61 ± 6,40; n=102)
NSeg	55-75 (n=15)	33-57 (46 ± 12; n=3)	75-100	105	87-120	95	34-57 (43 ± 9; n=5)	37	15-120 (48,83 ± 19,30; n=102)
NSegM	-	-	-	-	-	3	3-8 (6 ± 2; n=7)	1	1-13 (2,22 ± 2,11; n=62)
NSegG	-	-	-	-	-	-	-	-	1-2 (1,04 ± 0,21; n=23)
CSegM	885-1575	-	738-2100	-	1040-1642	1593-4455 (3243 ± 1480; n=3)	720-1280 (1020 ± 182; n=7)	1326	485-4257 (2122,43 ± 797,50; n=154)
CSegM	330-390	-	390-975	-	337-510	613-891 (739 ± 140; n=3)	200-280 (245 ± 33; n=7)	267	108-762 (371,38 ± 142,14; n=154)
CSegG	-	-	-	-	-	3564	-	-	1593-8424 (3552,59 ± 1270,27; n=90)
CSegG	-	-	-	-	-	396	-	-	257-1475 (623,35 ± 204,69; n=84)
LEsc	508-620 (550; n=15)	415-515 (465 ± 70; n=2)	-	625	700-900	635-705 (670 ± 49; n=2)	440-470 (453 ± 15; n=3)	425	255-670 (474,89 ± 79,72; n=93)
LEsc	-	525-650 (587 ± 88; n=2)	612-790 (700; n=10)	640	800-1100	745	440-600 (513 ± 85; n=4)	425	210-865 (493,45 ± 119,30; n=93)
CBot	367-479 (425; n=25)	310-410 (360 ± 70; n=2)	508-620 (560; n=25)	450	500-600	500-535 (517 ± 24; n=2)	-	340	160-535 (365,12 ± 65,86; n=81)
LBot	282-310 (300)	210-225 (217 ± 10; n=2)	300-423 (360)	205	300-350	340-410 (375 ± 49; n=2)	190-240 (222 ± 25; n=5)	225	95-325 (211,88 ± 51,04; n=81)
CAApi	-	39	-	74	-	71-143 (97 ± 40; n=3)	115-130 (134 ± 12; n=4)	-	24-108 (54,03 ± 16,53; n=100)
LAapi	118-156 (135)	123	158-197 (180)	200	-	135-163 (151 ± 14; n=3)	125-150 (134 ± 12; n=4)	-	51-180 (128,08 ± 23,46; n=100)
CVAc	-	-	-	29	-	29-34 (32 ± 3; n=2)	50-62 (54 ± 7; n=3)	-	4-51 (22,92 ± 9,25; n=97)
LVAc	-	-	-	51	-	32-51 (41 ± 13; n=2)	50-70 (56 ± 8; n=5)	-	4-61 (39,14 ± 9,33; n=97)
CLocAnt	158-226 (190)	160-219 (190 ± 41; n=2)	282-378 (325)	333	200-220	259-288 (274 ± 20; n=2)	225-250 (241 ± 12; n=3; 4)	232	96-333 (231,90 ± 43; n=87)
CLocMed	56-68 (59)	88-111 (100 ± 15; n=2)	56-113 (85)	108	80-100	106-130 (118 ± 17; n=2)	65-75 (73 ± 5; n=3)	44	44-135 (87,64 ± 17,10; n=87)
CLocPos	68-85 (75)	93-96 (95 ± 1; n=2)	45-96 (70)	56	100-130	69-135 (102 ± 47; n=2)	70-112 (98 ± 9; n=4; 6)	49	27-148 (78,53 ± 26,25; n=87)
GLatA	34-53 (41 ± 9)**	41-49 (45 ± 3; n=5)	47-62 (53 ± 9)**	54	31-34 (35)**	41-51 (46 ± 5; n=3)	43-53 (46 ± 4; n=4; 5)	-	27-59 (42,68 ± 6,81)
GLatB	66-108 (87 ± 21)**	69-93 (81 ± 10; n=5)	74-136 (105 ± 17)**	51	87-128 (105)**	81-111 (96 ± 14; n=3)	98-105 (101 ± 3; n=3; 4)	-	51-123 (81,42 ± 13,61)
GLatC	53-74 (60)**	49-69 (59 ± 8; n=5)	187-137 (112 ± 15)**	108-118 (113 ± 6; n=2)	66-82 (75)**	56-69 (62 ± 6; n=3)	70-78 (74 ± 3; n=4)	-	37-96 (60,89 ± 11,47)
GLatD	100-142 (118 ± 21)**	106-125 (116 ± 8; n=5)	145-184 (168 ± 12)**	79-86 (82 ± 5; n=2)	122-163 (142)**	111-150 (130 ± 19; n=3)	133-143 (136 ± 5; n=3; 4)	-	76-167 (114,65 ± 18,20)
GMedA	34-53 (41 ± 9)**	39-44 (42 ± 2; n=5)	47-62 (53 ± 9)**	150-163 (156 ± 8; n=2)	31-34 (35)**	39-51 (46 ± 6; n=3)	43-48 (45 ± 2; n=4; 5)	-	27-56 (40,47 ± 7,14)
GMedB	66-108 (87 ± 21)**	69-108 (92 ± 15; n=5)	74-136 (105 ± 17)**	118-133 (125 ± 10)	87-128 (105)**	93-123 (107 ± 14; n=3)	100-113 (104 ± 6; n=3; 4)	-	59-123 (91,82 ± 15,28)
GMedC	53-74 (60)**	51-66 (57 ± 5; n=5)	187-137 (112 ± 15)**	79-86 (82 ± 5; n=2)	66-82 (75)**	66-79 (71 ± 6; n=3)	63-70 (66 ± 4; n=3)	-	37-83 (57,52 ± 11,32)
GMedD	100-142 (118 ± 21)**	121-138 (128 ± 7; n=5)	145-184 (168 ± 12)**	163-175 (169 ± 8; n=2)	122-163 (142)**	128-165 (146 ± 18; n=3)	138-150 (142 ± 6; n=3; 4)	-	61-170 (123,12 ± 21,89)
CPC	134-237	-	423-677	-	acima de 900	-	240-480 (354 ± 92; 5)	-	118-1089 (381,70 ± 179,13; n=90)
LPC	400-500	-	550-725	-	-	-	-	-	71-212 (135,93 ± 29,10; n=90)
DTes	21-40	-	-	-	acima de 80	17-21 (19 ± 2; n=9)	20-55 (33 ± 11; n=7; 22)	50	15-185 (58,75 ± 23,50; n=168)
NTes	43-60 (52; n=25)	47-58 (51 ± 4; n=6)	50-72 (62; n=25)	53-65 (n=3)	47-70 (58; n=41)	65-66	43-59 (49 ± 4; n=7; 17)	46-52 (49 ± 4; n=2)	22-100 (54,69 ± 10,47; n=350)
NTesPre	14-23	18-23 (20 ± 1; n=6)	17-30	19-23 (n=3)	10-28 (20)	20-26 (23 ± 3; n=5)	-	18-23	6-39 (20,56 ± 4,65; n=350)
NTesPos	3-7	3-5 (3; n=6)	3-7	4-8 (n=3)	5-11 (7)	7-11 (8 ± 2; n=5)	3-5 (4 ± 0,7; n=7; 16)	3-5	2-16 (5,86 ± 2,09; n=350)
NTesApo	21-35	23-34 (27 ± 3; n=6)	25-37	26-36 (n=3)	23-40 (31)	29-37 (33 ± 4; n=5)	-	23-27	11-50 (28,28 ± 5,86; n=350)
COvSegM	175-330	-	141-564	-	306-714	376-990 (702 ± 322; n=5)	210-340 (261 ± 51; n=7)	336	99-1178 (551,24 ± 243,81; n=157)
LOvSegM	113-141	-	181-451	-	153-179	277-376 (316 ± 52; n=5)	100-130 (119 ± 10; n=7)	128	39-346 (175,66 ± 71,72; n=157)
COvSegG	-	-	-	-	-	1386	-	-	287-1999 (879,06 ± 397,25; n=92)
LOvSegG	-	-	-	-	-	198	-	-	69-495 (276,47 ± 75,12; n=95)
DOvS	-	-	-	-	-	17-19 (18 ± 1; n=3)	-	-	4-15 (10,71 ± 1,65; n=91)

§, Descrições dos parâmetros estão disponíveis na Tabela 4; # publicados por Mayes et al. (1978); %, exame direto da série tipo; &, publicados por Brooks et al. (1981); ¶, publicados por Reyda (2008); e **, Autores não fazem distinção entre os ganchos lateral e medial.

n=90) de comprimento, por 71-212 ($135,93 \pm 29,10$, n=90) de largura na base do escólex (Figura 10A-B).

Superfície proximal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 41 microtríquias/ μm^2 (Figura 12A). Superfície distal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 40,2 microtríquias/ μm^2 (Figura 12B). Superfície da epiderme que recobre o gancho coberta por filitríquias aciculares, 37,5 microtríquias/ μm^2 (Figura 12C). Superfície marginal lateral do lóculo anterior coberta por espinitríquias gladiadas, 1,6 microtríquias/ μm^2 (Figura 12D). Superfície distal do lóculo anterior coberta por filitríquias papiliformes, 67,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 12E). Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial coberta por filitríquias papiliformes, 57,1 microtríquias/ μm^2 (Figura 12F). Superfície marginal lateral do lóculo medial coberta por espinitríquias gladiadas, 3,8 microtríquias/ μm^2 (Figura 12G). Superfície distal do lóculo posterior coberta por filitríquias papiliformes (Figura 12H). Superfície marginal inferior do lóculo posterior coberta por filitríquias papiliformes e capilares (Figura 12I). Superfície do pedúnculo cefálico coberta por espinitríquias gladiadas, 4 microtríquias/ μm^2 (Figura 12J).

Segmentos maduros, 1-13 ($2,22 \pm 2,11$, n=154) em número, 485-4257 ($2122,43 \pm 797,50$, n=154) de comprimento por 108-762 ($371,38 \pm 142,14$, n=154) de largura (Figura 10E). Segmentos grávidos livres, 1593-8424 ($3552,59 \pm 1270,27$, n=90) de comprimento por 257-1475 ($623,35 \pm 204,69$, n=84) de largura.

Testículos, 15-185 ($58,75 \pm 23,50$, n=168) de diâmetro, 22-100 ($54,69 \pm 10,47$, n=350) em número, sendo 6-39 ($20,56 \pm 4,65$, n=350) testículos pré-vaginais, 2-16 ($5,86 \pm 2,09$, n=350) pós-vaginais, 11-50 ($28,28 \pm 5,86$, n=350) testículos aporais, estendendo anteriormente à margem anterior do ovário para a margem anterior do segmento (Figura 10E). Saco do cirro em forma de L e/ou T, 65-325 ($171,42 \pm 51,75$, n=162) na maior largura do segmento maduro e 55-325 ($194,53 \pm 50,84$, n=86) na maior largura do segmento grávido, contendo o cirro eversível, coberto com delgadas microtríquias (Figura 10D e 11A-C). Vasos deferentes extensos, altamente espiralados dorsais ao útero.

Ovário lobulado, em forma de H na visão dorsoventral, 99-1178 ($551,24 \pm 243,81$, n=157) de comprimento por 39-346 ($175,66 \pm 71,72$, n=157) de largura na linha do istmo ovariano, nos segmentos maduros (Figura 10E); 287-1999 ($879,06 \pm 397,25$, n=92) de comprimento por 69-495 ($276,47 \pm 75,12$, n=95) de largura na linha do istmo ovariano, nos segmentos grávidos. Vagina espessa, anterior ao saco do cirro (Figura 11B-C), tendo um esfíncter muscular conspicuo, descendendo posteriormente, formando um receptáculo seminal oval. Vagina e saco do cirro juntos em um átrio genital, poro genital

marginal alternando irregularmente, na margem posterior do segmento. Folículos vitelínicos em colunas laterais, interrompidos ventralmente ao nível do saco do cirro e da vagina, com alguns folículos presentes dorsalmente ao nível do poro genital, estendendo da margem anterior do segmento para a margem posterior do segmento (Figura 10E). Útero em forma de saco, tendo divertículos laterais nos segmentos grávidos terminais, estendendo em direção à margem anterior do segmento. Ovos esféricos, oncosfera bem desenvolvida, 4-15 ($10,71 \pm 1,65$, $n=91$) de diâmetro.

3.1.2b. Sumário taxonômico:

Hospedeiro tipo: *Potamotrygon magdalenae* (Valenciennes, 1865), (Myliobatiformes, Potamotrygonidae).

Local de infecção: Válvula espiral.

Localidade tipo: Rio Magdalena, Cienaga Jobo, arredores de San Cristóbal, Bolívar, Colômbia.

Localidades adicionais: Rio Mutum, Barão de Melgaço, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194"); Rio Tarauacá, Lago Arara, Tarauacá, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8"); Rio Abacaxis, Município de Borba, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48"); Rio Urariquera, Boa Vista, Roraima, Brasil (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594"); Rio Salobra, Município de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95"); Rio Jamanxin, Novo Progresso, Pará, Brasil (S 7° 9' 30.24", O 55° 25' 55.92"); Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Cachoeira do Arari, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594"); Rio Demení, Lago Maqui, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794"); Rio Negro, Ilha da Mariana, Praia do Meio, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 45' 29.8794", O 62° 59' 18.2394"); Boca do Rio Demení, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 46' 31.8", O 62° 56' 14.28"); Paranã Zamula, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 52' 11.28", O 62° 46' 37.92"); Rio Negro, Lago do Boiador, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72"); Rio Negro, Boca do Bafuana, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72"); Rio Negro, Praia do Tabuleiro, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72"); Rio Negro, Paranã do Arirahá, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56"); Rio Arirahá, Boca do Jacaré, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56"); Rio Arirahá, Lago do Juraci, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56"); Rio Paranã, Município de Ipueiras, Tocantins, Brasil (S 12° 37' 34.38", O 47° 52' 55.47"); Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Município de Ipueiras, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79"); Rio Araguaia, Município de Caseara, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70"); Rio Xingú, Município de São Felix do Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") e Rio Uruguai, Município de Porto Xavier, Rio Grande do Sul, Brasil (S 27° 53' 44.75", O 55° 13' 29.78").

Hospedeiros adicionais: *Potamotrygon motoro*, *Potamotrygon sp (tar1)*, *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon cf. motoro*, *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon cf. castexi*, *Potamotrygon falkneri*, *Potamotrygon cf.2 motoro*, *Potamotrygon histrix*, *Potamotrygon sp ("jabuti")*, *Potamotrygon scobina*, *Potamotrygon sp (mar1)*, *Potamotrygon sp.*, *Potamotrygon schroederi*, *Potamotrygon sp (toc1)*, *Potamotrygon cf. orbignyi*, *Potamotrygon sp (toc2)*, *Potamotrygon sp (toc3)*, *Potamotrygon sp (toc4)*, *Paratrygon aiereba*, *Potamotrygon henlei*, *Potamotrygon leopoldi* e *Potamotrygon brachyura*.

Espécimes examinados provenientes de coleções científicas: Parátipos (USNPC 74805 - T21-8r e T21-8q), (SNMNH 21021, SNMNH 21022, SNMNH 21023, SNMNH 21022) de *Acanthobothrium quinonesi* Mayes, Brooks e Thorson, 1978. Holótipo (SNMNH 75710) e os parátipos (SNMNH 21012 e 21013) de *Acanthobothrium regoi* Brooks, Mayes e Thorson, 1981. Parátipos (USNPC 99946) e (MZUSP 6393a-6393b) *Acanthobothrium peruvienne* Reyda, 2008.

Material adicional: MZUSP 6715, um espécime maduro e completo e cinco fragmentos provenientes do município de Barão de Melgaço, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6716, dois espécimes maduros e completos e 13 fragmentos provenientes do município de Barão de Melgaço, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6717, dois espécimes maduros e completos e nove fragmentos provenientes do município de Barão de Melgaço, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6718, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Barão de Melgaço, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194")

em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6719, quatro fragmentos provenientes do município de Barão de Melgaço, Rio Mutum, Mato Grosso, Brasil (S 16° 17' 55.6794", O 55° 48' 13.3194") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6720, um espécime maduro e completo e 10 fragmentos provenientes do município de Tarauacá, Rio Tarauacá, Lago Arara, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8") em *Potamotrygon sp. (tar1)*; MZUSP 6721, dois espécimes maduros e completos e 10 fragmentos provenientes do município de Tarauacá, Rio Tarauacá, Lago Arara, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8") em *Potamotrygon sp. (tar1)*; MZUSP 6722, um espécime maduro e completo e 10 fragmentos provenientes do município de Tarauacá, Rio Tarauacá, Lago Arara, Acre, Brasil (S 8° 4' 5.88", O 70° 43' 4.8") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6723, seis fragmentos provenientes do município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon cf. motoro*; MZUSP 6725, dois fragmentos provenientes do município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6724, um fragmento proveniente do município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6726, um espécime maduro e completo, proveniente de Boa Vista, Rio Urariquera, Roraima, Brasil (N 3° 22' 51.9594", O 60° 35' 44.1594") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6727, dois espécimes maduros e completos e cinco fragmentos provenientes do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6728, cinco espécimes maduros e completos, provenientes do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon cf. castexi*; MZUSP 6729, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon falkneri*; MZUSP 6730, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon cf2. motoro*; MZUSP 6731, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon cf2. motoro*; MZUSP 6732, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon falkneri*; MZUSP 6734, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon falkneri*; MZUSP 6735, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Miranda, Rio Salobra, Mato Grosso do Sul, Brasil (S 20° 12' 59.34", O 56° 29' 42.95") em *Potamotrygon hystrix*; MZUSP 6736, dois fragmentos provenientes do município de Novo Progresso, Rio Jamanxin, Pará, Brasil (S 7° 9' 30.24", O 55° 25' 55.92") em *Potamotrygon sp. ("jabuti")*; MZUSP 6737, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Novo Progresso, Rio Jamanxin, Pará, Brasil (S 7° 9' 30.24", O 55° 25' 55.92") em *Potamotrygon sp. ("jabuti")*; MZUSP 6738, um espécime maduro e completo e três fragmentos provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon scobina*; MZUSP 6739, um espécime maduro e completo e sete fragmentos provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon sp. (mar1)*; MZUSP 6740, um espécime maduro e completo e cinco fragmentos provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon sp. (mar1)*; MZUSP 6741, um espécime maduro e completo e 10 fragmentos provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6742, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon sp. (mar1)*; MZUSP 6743, um espécime maduro e completo e 9 fragmentos provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon sp. (mar1)*; MZUSP 6744, um espécime maduro e completo e um fragmento provenientes do município de Cachoeira do Arari, Baía de Marajó, Rio Arari, Igarapé do Urubu, Pará, Brasil (S 0° 59' 58.2", O 48° 57' 52.5594") em *Potamotrygon sp. (mar1)*; MZUSP 6745, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6746, dois espécimes maduros e completos e 10 fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6747, cinco espécimes maduros e completos e 16 fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6748, seis espécimes maduros e completos e 13 fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6749, quatro espécimes maduros e completos e 12 fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Ilha da Mariana, Praia do Meio, Amazonas, Brasil (S 0° 45' 29.8794", O 62° 59' 18.2394") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6750, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Barcelos, Boca do Rio Demení, Amazonas, Brasil (S 0° 46' 31.8", O 62° 56' 14.28") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6751, seis espécimes maduros e completos e oito fragmentos provenientes do município de Barcelos, Boca do Rio Demení, Amazonas, Brasil (S 0° 46' 31.8", O 62° 56' 14.28") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6752, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Boca do Rio Demení,

Amazonas, Brasil (S 0° 46' 31.8", O 62° 56' 14.28") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6753, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6754, 2 espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6755, um espécime maduro e completo e um fragmento, provenientes do município de Barcelos, Paranã Zamula, Amazonas, Brasil (S 0° 52' 11.28", O 62° 46' 37.92") em *Potamotrygon sp.*; MZUSP 6756, 10 fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Lago do Boiador, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6757, cinco fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Lago do Boiador, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6758, um espécime maduro e completo, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Boca do Bafuana, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6759, um espécime maduro e completo, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Boca do Bafuana, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon schroederi*; MZUSP 6760, cinco espécimes maduros e completos e dois fragmentos provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Praia do Tabuleiro, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon schroederi*; MZUSP 6761, três espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã do Arirahá, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6762, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Arirahá, Boca do Jacaré, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6763, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Arirahá, Boca do Jacaré, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6764, quatro espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Arirahá, Lago do Juraci, Amazonas, Brasil (S 0° 40' 23.16", O 63° 12' 7.56") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6765, um espécime maduro e completo e 6 fragmentos provenientes do município de Ipueiras, Rio Paranã, Tocantins, Brasil (S 12° 37' 34.38", O 47° 52' 55.47") em *Potamotrygon sp. (toc1)*; MZUSP 6766, um espécime maduro e completo e 5 fragmentos provenientes do município de Ipueiras, Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") em *Potamotrygon cf. orbignyi*; MZUSP 6767, dois espécimes maduros e completos e quatro fragmentos provenientes do município de Ipueiras, Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") em *Potamotrygon sp. (toc2)*; MZUSP 6768, cinco fragmentos provenientes do município de Ipueiras, Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") em *Potamotrygon sp. (toc2)*; MZUSP 6769, quatro espécimes maduros e completos e cinco fragmentos provenientes do município de Ipueiras, Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") em *Potamotrygon sp. (toc2)*; MZUSP 6770, três fragmentos provenientes do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc3)*; MZUSP 6771, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc3)*; MZUSP 6772, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc3)*; MZUSP 6773, dois espécimes maduros e completos e três fragmentos provenientes do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc4)*; MZUSP 6774, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc3)*; MZUSP 6775, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon sp. (toc3)*; MZUSP 6776, cinco espécimes maduros e completos, proveniente do município de Caseara, Rio Araguaia, Tocantins, Brasil (S 9° 16' 11.66", O 49° 58' 18.70") em *Potamotrygon henlei*; MZUSP 6777, um espécime maduro e completo, proveniente do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6778, sete espécimes maduros e completos, proveniente do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6779, 10 fragmentos provenientes do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6780, sete fragmentos provenientes do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon leopoldi*; MZUSP 6781, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon leopoldi*; MZUSP 6782, um fragmento proveniente do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon leopoldi*; MZUSP 6783, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de São Felix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Potamotrygon leopoldi*; MZUSP 6784, um espécime maduro e completo e um fragmento proveniente do município de Porto Xavier, Rio Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil (S 27° 53' 44.75", O 55° 13' 29.78") em *Potamotrygon brachyura*; MZUSP 6785, três espécimes maduros e completos e 10 fragmentos provenientes do município de Porto Xavier, Rio Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil (S 27° 53' 44.75", O 55° 13' 29.78") em *Potamotrygon brachyura*.

3.1.1c. Considerações taxonômicas:

Acanthobothrium quinonesi é morfologicamente similar a três outras espécies do gênero que parasitam potamotrigonídeos: *A. amazonensis*, *A. regoi* e *A. peruvienne*. Em comum, estas espécies nominais possuem uma série de atributos que as diferenciam de *A. terezae*, tais como a presença de um escólex menos robusto, menor número de testículos e dimensões dos ganchos laterais e mediais menores (veja acima).

Dentro deste grupo morfologicamente coeso, nota-se que as espécies nominais foram erigidas com base em um número limitado de espécimes – como já mencionado anteriormente. Por exemplo, Mayes *et al.* (1978) basearam-se em 15 e 10 espécimes para descrever *A. quinonesi* e *A. amazonensis*, respectivamente. Mais tarde, Brooks *et al.* (1981) utilizaram cinco espécimes completos e seis fragmentos na descrição de *A. regoi*. Finalmente, Reyda (2008) tinha em mãos sete indivíduos inteiros e dois indivíduos preparados para M.E.V. para descrever *A. peruvienne*. Como será demonstrado mais uma vez, este limitado número amostral impediu estes autores de avaliar a variabilidade morfológica destas espécies nominais. O exame de espécimes de *Acanthobothrium*, provenientes de várias regiões biogeográficas e hospedeiros, revelou que a maioria dos caracteres utilizados na taxonomia do gênero e, até então tratados como diagnósticos (ver introdução), não permitem diferenciar *A. quinonesi* de *A. regoi* e *A. peruvienne*.

Segundo Brooks *et al.* (1981), *A. regoi* é morfologicamente similar a *A. quinonesi* por possuir um saco do cirro recurvado anteriormente. No entanto, os autores argumentaram que *A. regoi* diferencia-se de *A. quinonesi* por possuir escólex mais largo (800-1100 vs. 460-620), maior número de proglótides (87-120 vs. 50-75), ventosa acessória mais larga e ganchos botridiais mais largos. Para Reyda (2008), a similaridade morfológica é maior entre *A. peruvienne* e *A. quinonesi*; porém, enquanto o saco do cirro é recurvado anteriormente em *A. quinonesi*, em *A. peruvienne* este órgão apresenta forma triangular. Reyda (2008) sugeriu ainda que *A. peruvienne* apresenta menor comprimento total (6-10 vs. até 25 mm), botrídio mais estreito (190-240 vs. 282-310), lóculos botridiais anteriores (225-250 vs. 158-226) e posteriores (70-112 vs. 68-85) mais longos, e proglótides terminais mais estreitas (200-280 vs. 330-390) do que aqueles encontrados em *A. quinonesi*. Finalmente, Reyda (2008) sugeriu que é possível diferenciar *A. peruvienne* de *A. regoi* pela observação de que a primeira possui menor número de proglótides (34-57 vs. 87-120), menor comprimento total (6-10 vs. até 45 mm) e menor comprimento do escólex (440-470 vs. 700-900). No entanto, nenhum destes caracteres permite

identificar inequivocamente os indivíduos coletados no presente estudo que pertencem a este complexo de espécies.

A fragilidade dos caracteres diagnósticos para as espécies de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos já era evidente diante da observação de que oito dos dez atributos utilizados por Brooks *et al.* (1981) para comparar as espécies nominais reconhecidas até o momento, exibiam sobreposição. Reyda (2008) havia proposto que o comprimento total de *A. peruvienne* é menor do que o encontrado em *A. quinonesi*. De fato, o reexame da série tipo de *A. quinonesi* revelou valores um pouco acima da amplitude de variação publicada para *A. peruvienne* (*i.e.*, 7-14). O exame dos novos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvienses* revelou que o comprimento total destes exemplares varia de 3 a 33 mm, variação que se sobrepõe àquelas medidas publicadas para *A. quinonesi* e *A. peruvienne* (Tabela 6 e Figura 13). Desta forma, o comprimento total é um caráter diagnóstico inadequado para estas espécies nominais.

A relevância taxonômica do número de segmentos também é questionada. Brooks *et al.* (1981) sugeriram que *A. quinonesi* possui menor número de segmentos (55-75 vs. 87-120) que *A. regoi*. Reyda (2008), por sua vez, argumentou que *A. peruvienne* difere de *A. regoi* por possuir número menor de proglótides (34-57 vs. 87-120, respectivamente). Os dados merísticos para esse parâmetro, obtidos da série tipo destas espécies nominais confere com os valores publicados por estes autores. No entanto, o número de segmentos obtido para os indivíduos atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvienses* variou de 15 a 120, sobrepondo-se aos valores supostamente diagnósticos para estas espécies nominais (Tabela 6 e Figura 14). Portanto, este caráter não exibe relevância taxonômica.

Na descrição de *A. quinonesi*, Mayes *et al.* (1978) não mencionaram o comprimento do escólex, apresentando somente a variação encontrada para a largura desta estrutura (460-620). O exame da série tipo revelou que, em *A. quinonesi*, o escólex possui de 415 a 705 µm de comprimento e 425 a 745 µm de largura. Brooks *et al.* (1981) registraram que *A. regoi* possui dimensões maiores para o comprimento e a largura do escólex (700-900 x 800-1100). O exame da série tipo revelou valores similares (635-705 x 745). Reyda (2008) afirmou que as dimensões dos escólices de *A. peruvienne* apresentam menor comprimento (440-470 vs. 700-900) em relação a *A. regoi*. A série tipo de *A. peruvienne*, ao ser analisada, revelou valores (425 x 425) próximos àqueles declarados. Os novos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvienses* apresentaram valores (255-670 x 210-865) que sobrepõem àqueles valores publicados por Reyda (2008) e aproximam-se daqueles publicados por Brooks *et al.* (1981). Portanto, este caráter é inadequado para diferenciar estas espécies nominais (Tabela 6 e Figura

Figura 13. Plot do comprimento total da série tipo de *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi* e *A. peruvienne*, e espécimens atribuídos ao complexo.

Figura 14. Plot do número total de segmentos da série tipo de *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi* e *A. peruvienne*, e espécimens atribuídos ao complexo.

Figura 15. Plot do comprimento e largura do escólex, largura do botrídio, e comprimentos dos lóculos anteriores e posteriores da série tipo de *A. quinonesi*, *A. amazonensis*, *A. regoi* e *A. peruvienne*, e espécimens atribuídos ao complexo.

15).

Mayes *et al.* (1978) sugeriram que a largura do botrídio em *A. quinonesi* varia de 282 a 310 μm , mas observamos limites inferiores menores no material tipo examinado (210-225). Reyda (2008) fez uso da presença de um botrídio mais estreito para justificar a separação entre *A. quinonesi* e *A. peruvienne* (288-310 vs. 190-240). Porém, o exame de novos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvieneses* apresentou uma grande amplitude de variação (95-325), sobrepondo valores registrados para estas espécies nominais (Tabela 6 e Figura 15). Diante disso, o uso deste caráter, como forma de diagnosticar as referidas espécies nominais, demonstra-se pouco útil.

Dentro da problemática taxonômica observada até o momento, é possível notar, uma vez mais, a má preparação histológica comprometendo e até mesmo impedindo a obtenção de dados morfométricos. Mayes *et al.* (1978) não declararam a variação no diâmetro da ventosa acessória e a má condição da série tipo não possibilitou a obtenção de medidas para *A. quinonesi*. Embora tenha sido possível a obtenção de medidas dos parátipos de *A. regoi* e dos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvieneses*, a ausência de informação a respeito dos diâmetros das ventosas acessórias de *A. quinonesi*, impossibilitaram qualquer tipo de comparação.

Da mesma forma, é possível observar que a ausência de informação sobre como certas medidas foram tomadas impede a obtenção de dados morfológicos. As larguras dos ganchos, por exemplo, também foram utilizadas por Brooks *et al.* (1981) para separar *A. regoi* de *A. quinonesi*. No entanto, não há qualquer tipo de informação que evidencie a forma com a qual essas medidas foram retiradas, diferente do observado em Ivanov (2005) [*i.e.*, na retirada das medidas do comprimento dos ganchos, segundo a fórmula de Euzet (1959)].

A morfologia do saco do cirro tem sido utilizada na taxonomia de *Acanthobothrium* de água doce (*e.g.*, Mayes *et al.*, 1978; Reyda, 2008). Reyda (2008) fez uso da morfologia do saco do cirro para diferenciar as espécies *A. peruvienne* e *A. quinonesi*. Todavia, a análise da série tipo, revelou que a forma do saco do cirro de *A. peruvienne* varia desde curvo anteriormente ou em forma de “J” nas proglótides mais jovens, até uma forma triangular ou em “T” nas proglótides mais maduras. Esta mesma variação foi observada ao analisar a série tipo de *A. quinonesi*. Do mesmo modo, o exame dos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/regoi/peruvieneses* apresentou a mesma variação. Portanto, o caráter analisado não apresenta relevância taxonômica.

Um requisito importante, ao se comparar indivíduos ou estruturas destes indivíduos, é que estas compartilhem o mesmo estágio de desenvolvimento. Reyda (2008) afirmou que *A. peruvienne* apresenta

proglótides terminais mais estreitas do que *A. quinonesi* (200-280 vs. 330-390, respectivamente). No entanto, é preciso ressaltar que diferentes espécies apresentam diferentes formas de retenção das proglótides (i.e., apolítico, hiperapolítico, euapolítico). Além disso, proglótides terminais podem apresentar diferentes estágios de desenvolvimento (i.e., maduro, início de gravidez, meio da gravidez ou final da gravidez). Assim, fica evidente a inadequação deste caráter.

Como demonstrado acima, todos os caracteres utilizados historicamente para diagnosticar as espécies nominais do complexo *quinonesi/regoi/peruvienses* aparentam não possuir informação taxonômica. Fica evidente a importância da obtenção de amostras representativas para a compreensão dos níveis de variação morfológica nestes organismos e de seus padrões de distribuição. Da mesma forma, é importante o levantamento e a utilização de novos caracteres que sejam, sobretudo, informativos para a diagnose das espécies nominais. Portanto, *Acanthobothrium regoi* Brooks *et al.* (1981) e *A. peruvienne* Reyda (2008) tratam-se de sinônimos juniores de *A. quinonesi*.

3.1.3. *Acanthobothrium amazonensis* Mayes, Brooks e Thorson, 1978

(Figura 16 e Tabela 6)

3.1.3a. *Redescrição (baseada em 4 espécimes: 3 indivíduos inteiros e 1 indivíduo preparado para M.E.V.):*

Vermes apolíticos, 12-19 ($17,36 \pm 3,85$, $n=3$) mm de comprimento total; maior largura ao nível do escólex; composto por 55-100 (74 ± 23 , $n=3$) segmentos acraspedoto (Figura 16A). Escólex composto por 4 botrídios e um pedúnculo cefálico, órgão apical ausente. Escólex com 575 de comprimento (Figura 16B). Botrídio livre posteriormente, 405 de comprimento, cada um com 3 lóculos, almofada apical 41-83 ($62,99 \pm 29,69$, $n=2$) de comprimento por 93-145 ($119,80 \pm 36,68$, $n=2$) de largura, ventosa acessória 24,70 de comprimento por 41,99 de largura, portando um par de ganchos; lóculo anterior 212,42 de comprimento, lóculos medial 91,39 de comprimento e não foi possível observar o comprimento do lóculo posterior (Figura 16B-C).

Velum presente ao nível do septo entre os lóculos mediais e posteriores. Ganchos bífidos, ocos, com canal interno, cada gancho com as pontas dos prolongamentos livres (Figura 16C). Ganchos mediais mais robustos do que os ganchos laterais (Figura 16C).

Fórmula dos ganchos laterais:

$$\frac{41,99 \ 93,86 \ 49,40}{123,50}$$

Figura 16. Morfologia geral de *Acanthobothrium amazonensis* (UNMNH 74807 - parátipo). A, Verme completo. B, Detalhe no escólex. C, Ganchos. D, Saco do cirro. E, Proglótide terminal.

Fórmula dos ganchos mediais:

$$\frac{44,46 \ 93,86 \ 56,81}{125,97}$$

Prolongamentos axiais do gancho lateral mais comprido do que o prolongamento abaxial. Pedúnculo cefálico portando microtríquias visíveis em microscopia óptica, 247-425 ($336,60 \pm 126,01$, $n=2$) de comprimento por 185-256 ($213,24 \pm 38,29$, $n=2$) de largura na base do escólex (Figura 16C).

Segmentos maduros, 1-9 (4 ± 4 , $n=3$) em número, 821-1019 ($907,50 \pm 101,61$, $n=3$) de comprimento, por 297-415 ($339,90 \pm 65,92$, $n=3$) de largura (Figura 16E). Segmentos grávidos não foram observados.

Testículos 30-45 ($36,67 \pm 7,64$, $n=3$) de diâmetro, 55-66 ($59,67 \pm 5,69$, $n=3$) em número, 17-27 ($22,33 \pm 5,03$, $n=3$) testículos pré-vaginais, 6-9 ($7,00 \pm 1,73$, $n=3$) pós-vaginais, 25-37 ($31,00 \pm 5,20$, $n=3$) testículos aporais, estendendo anteriormente à margem anterior do ovário para a margem anterior do segmento (Figura 16E). Saco do cirro reto, 65-86 ($78,89 \pm 12,06$, $n=3$) na maior largura no segmento maduro, contendo o saco do cirro, coberto com delgadas microtríquias (Figura 16D). Vasos deferentes extensos, altamente espiralados dorsalmente ao útero (Figura 16E).

Ovário lobulado, em forma de H na visão dorsoventral, 194-257 ($234,30 \pm 34,45$, $n=3$) de comprimento por 108-211 ($145,20 \pm 57,25$, $n=3$) de largura na linha do istmo ovariano, nos segmentos maduros (Figura 16E); não foram observados segmentos grávidos. Vagina espessa, anterior ao saco do cirro, tendo um esfíncter muscular conspícuo, descendendo posteriormente, formando um receptáculo seminal oval (Figura 16D-E). Vagina e saco do cirro juntos em um átrio genital, poro genital marginal alternado irregularmente, da margem posterior do segmento (Figura 16D-E). Folículos vitelínicos em colunas laterais, 2-3 folículos dorsalmente profundos, 2-3 folículos ventralmente profundos, interrompido ventralmente na linha do saco do cirro e vagina, alguns folículos presentes dorsalmente na linha do poro genital, estendendo da margem anterior do segmento para a margem posterior do segmento (Figura 16E). Útero não foi observado. Ovos não foram observados.

3.1.3b. Sumário taxonômico:

Hospedeiro tipo: *Potamotrygon motoro* (Muller & Henle, 1841), (Myliobatiformes, Potamotrygonidae).

Local de infecção: Válvula espiral.

Localidade tipo: Rio Itacuaí, Atalaia do Norte, Amazonas, Brasil.

Localidades adicionais: Rio Demení, Lago Maqui, Barcelos, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794"); Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Município de Ipueiras, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") e Rio Abacaxis, Município de Borba, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48").

Hospedeiros adicionais: *Potamotrygon* sp_toc2 e *Potamotrygon* cf. *motoro*.

Espécimes examinados provenientes de coleções científicas: Parátipos (SNMNH 74807 e HO ML 20562) de *Acanthobothrium amazonensis* Mayes, Brooks e Thorson, 1978.

Material adicional: MZUSP 6786, um espécime maduro provenientes do município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon* cf. *motoro*; MZUSP 6787, um espécime maduro e completo, provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Lago Maqui, Amazonas, Brasil (S 0° 42' 42.8394", O 62° 59' 35.8794") em *Potamotrygon motoro*; MZUSP 6788, um espécime maduro e completo, provenientes do município de Ipueiras, Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves, Tocantins, Brasil (S 11° 15' 48.52", O 48° 26' 56.79") em *Potamotrygon* sp. (toc2).

3.1.3c. Considerações taxonômicas:

Dentre as espécies de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos, *A. amazonensis* é aquela que apresenta menor representatividade nas amostras do presente estudo. A análise dos espécimes atribuídos ao complexo *quinonesi/amazonensis/regoi/peruvienses* revelou a presença de apenas três indivíduos, reconhecidos como membros de *A. amazonensis*. Como observado anteriormente, esta baixa representatividade tem consequências imediatas nos níveis de variação morfológica, pois estes podem estar subestimados.

Como foi demonstrado acima, parâmetros merísticos e morfométricos exibem grande sobreposição nestas espécies. Invariavelmente, mesmo diante de valores supostamente subestimados para *A. amazonensis*, estes valores não são úteis para diagnosticar esta espécie. Brooks *et al.* (1981) fizeram uso de dez atributos para comparar as espécies nominais do gênero conhecidas até aquele momento; no entanto, oito destes atributos exibiam sobreposição de valores. Desta forma, nenhum deles pode ser utilizado para diagnosticar *A. amazonensis*.

Segundo Mayes *et al.* (1978), *A. amazonensis* pode ser diferenciada das demais espécies do gênero, parasitas de potamotrigonídeos, por possuir o saco do cirro em formato piriforme (Figura 16D). Os mesmos autores afirmam que *A. quinonesi* e *A. amazonensis* são morfologicamente similares. No entanto, *A. amazonensis* apresenta ganchos botridiais maiores (184 vs. 142), maior número de testículos (62 vs. 52), ovários com maior número de folículos e possui um saco do cirro reto e não curvo anteriormente (Tabela 6) em relação a *A. quinonesi*. É importante salientar que, dos 17 caracteres utilizados na comparação entre as espécies de *Acanthobothrium*, *A. quinonesi* e *A. amazonensis* assemelham-se em dez desses caracteres e apresentam sobreposição de valores entre os outros sete caracteres.

Com exceção da presença de um saco do cirro reto ou piriforme, todos os demais caracteres não foram informativos. Foram observadas sobreposições entre os valores publicados e àqueles obtidos no

presente estudo, em relação ao tamanho dos ganchos botridiais e o número de testículos (Tabela 6). Não foram observadas diferenças significativas na natureza folicular dos ovários de *A. quinonesi* e *A. amazonensis*. A presença de um saco do cirro reto ou piriforme é caráter diagnóstico na separação entre *A. amazonensis* e as demais espécies do gênero, parasita de potamotrigonídeos.

Reyda (2008) afirmou existir outras diferenças entre *A. peruvienne* e *A. amazonensis*. Segundo este autor, *A. peruvienne* apresenta menor comprimento total (6-10 vs. até 35 mm) e menor número de segmentos (34-57 vs. 75-100). Porém, foi observado que os espécimes analisados neste estudo apresentaram grande variação no comprimento total e número de segmentos (Tabela 6).

Finalmente, Reyda (2008) utilizou a forma do saco do cirro para estabelecer diferenças entre *A. peruvienne* e *A. amazonensis*. A análise da série tipo revelou que a forma do saco do cirro de *A. peruvienne* variou desde curvo anteriormente ou em forma de “J” nas proglótides mais jovens, progredindo para uma forma triangular ou em “T” nas proglótides mais maduras. Por outro lado, o exame da série tipo de *A. amazonensis* corroborou a asserção de Mayes *et al.* (1978), apresentando saco do cirro piriforme ou reto, bem como a separação entre *A. peruvienne* e *A. amazonensi*. Portanto, este caráter demonstrou ser adequado para a diagnose de *A. amazonensis* e esta espécie é considerada válida neste estudo.

3.1.4. *Acanthobothrium* sp. n. 1

(Figuras 17, 18, 19, e 20)

3.1.4a. *Descrição (baseada em 193 espécimes; 20 indivíduos inteiros, 172 proglótides livres e 1 indivíduo preparado para M.E.V.):*

Vermes, anapolíticos, 3-19 ($10,08 \pm 5,42$, $n=20$) mm de comprimento; maior largura ao nível do escólex; 17-40 (25 ± 7 , $n=20$) segmentos acraspedotos (Figura 17A). Escólex composto por 4 botrídeos e um pedúnculo cefálico, órgão apical ausente. Escólex com 290-410 ($335,48 \pm 31,38$, $n=21$) de comprimento por 155-395 ($351,11 \pm 54,84$, $n=18$) de largura (Figura 17B e 18A). Botrídio livre posteriormente, 200-355 ($272,22 \pm 35,24$, $n=18$) de comprimento por 115-195 ($152,78 \pm 20,74$, $n=18$) de largura, cada um com 3 lóculos, almofada apical 14-39 ($26,18 \pm 6,82$, $n=20$) de comprimento por 7-106 ($73,11 \pm 17,84$, $n=20$) de altura; ventosa acessória 4-79 ($15 \pm 18,95$, $n=14$) de comprimento por 7-27 ($19,94 \pm 5,85$, $n=14$) de largura; portando um par de ganchos; lóculo anterior 12-172 ($145,60 \pm 34,68$, $n=19$), lóculo medial 39-192 ($73,06 \pm 31,21$, $n=19$) e lóculo posterior 24-93 ($57,33 \pm 17,24$, $n=19$) de comprimento (Figura 17B-C e 18A-C).

Figura 17. Morfologia geral de *Acanthobothrium* sp. n. 1. A, Estróbilo (MZUSP 6789). B, Detalhe no escólex MZUSP 6790). C, Ganchos MZUSP 6790). D, Detalhe da região do saco do cirro (MZUSP 6789). E, Proglótide terminal (MZUSP 6789).

Figura 18. Microscopia eletrônica de varredura de *Acanthobothrium* sp. n. 1. A, Escólex; escala = 100 µm. B, Vista da região apical; escala = 50 µm. C, Detalhe da região do gancho; escala = 5 µm.

Figura 19. Microscopia eletrônica de varredura da região do escólex de *Acanthobothrium* sp. n. 1. A, Vista superior da região do lóculo anterior; escala = 5 µm. B, Detalhe do complexo ciliar; escala = 1 µm. C, Imagem de um gancho (esquerda, escala = 5 µm) mostrando em detalhe a extremidade distal farpada (direita, escala = 1 µm).

Velum presente ao nível do septo entre os lóculos mediais e posteriores (Figura 18A). Ganchos bífidos, com canal interno, cada gancho com as pontas dos prolongamentos portando uma farpa na extremidade distal; ganchos cobertos por tecido (Figura 17B-C e 18A e C). Ganchos mediais mais robustos do que os ganchos laterais (Figura 17C)

Fórmula dos ganchos laterais:

$$\frac{27-34 (30,52 \pm 2,49), 44-66 (57,52 \pm 6,24), 44-61 (52,40 \pm 4,96)}{71-96 (82,22 \pm 7,15)}$$

Fórmula dos ganchos mediais:

$$\frac{19-29 (25,23 \pm 2,77), 56-74 (66,31 \pm 5,60), 37-59 (47,11 \pm 6,16)}{74-96 (84,74 \pm 5,83)}$$

Pedúnculo cefálico 198-1237 ($590,99 \pm 249,09$, $n=23$) de comprimento, 81-135 ($111,25 \pm 13,54$, $n=25$) de largura na base do escólex (Figura 17A e 18A).

Superfície proximal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 53,2 microtríquias/ μm^2 (Figura 20A). Superfície distal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 48,1 microtríquias/ μm^2 (Figura 20B). Superfície da epiderme que recobre o gancho coberta por filitríquias aciculares, 44,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 20C). Superfície marginal lateral do lóculo anterior coberta por espinitríquias gladiadas, 1,7 microtríquias/ μm^2 (Figura 20D). Superfície distal do lóculo anterior coberta por filitríquias aciculares, 42,8 microtríquias/ μm^2 (Figura 20E). Presença de complexos ciliares na superfície distal do lóculo anterior (Figura 19A-B). Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial coberta por microtríquias filitríquias aciculares, 33 microtríquias/ μm^2 (Figura 20F). Superfície marginal lateral do lóculo medial coberta por espinitríquias gladiadas, 2,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 20G). Superfície distal do lóculo posterior coberta por filitríquias aciculares, 39 microtríquias/ μm^2 (Figura 20H). Superfície marginal inferior do lóculo posterior coberta por espinitríquias gladiadas, 3,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 20I). Superfície do pedúnculo cefálico coberta por espinitríquias gladiadas, 1,8 microtríquias/ μm^2 (Figura 20J).

Segmentos maduros 1-13 (4 ± 4 , $n=16$) em número, 999-3960 ($2694,70 \pm 722,57$, $n=78$) de comprimento por 287-990 ($534,91 \pm 117,31$, $n=77$) de largura (Figura 17E). Segmentos grávidos 1-2 (1 ± 1 , $n=6$), 1910-6751 ($3881,74 \pm 1057,74$, $n=64$) de comprimento por 178-623 ($407,83 \pm 97,11$, $n=64$) de largura.

Testículos com 30-120 ($73,47 \pm 17,40$, $n=75$) de diâmetro, 43-75 (58 ± 6 , $n=192$) em número,

Figura 20. Microscopia eletrônica de varredura da região do escólex de *Acanthobothrium* sp. n. 1.; escalas = 1 µm. **A**, Superfície proximal da almofada apical. **B**, Superfície distal da almofada apical. **C**, Superfície distal da epiderme que reveste o gancho. **D**, Superfície marginal lateral do lóculo anterior. **E**, Superfície distal do lóculo anterior. **F**, Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial. **G**, Superfície marginal lateral do lóculo medial. **H**, Superfície distal do lóculo posterior. **I**, Superfície marginal inferior do lóculo posterior. **J**, Superfície do pedúnculo cefálico.

13-26 (18 ± 2 , $n=192$) testículos pré-vaginais, 5-14 (10 ± 2 , $n=192$) pós-vaginais, 23-41 (1 ± 4 , $n=192$) testículos aporais, estendendo anteriormente à margem anterior do ovário para a margem anterior do segmento (Figura 17E). Saco do cirro em forma de T, 120-505 ($290,59 \pm 77,46$, $n=72$) na maior largura do segmento maduro e 170-455 ($327,37 \pm 55,75$, $n=57$) na maior largura do segmento grávido, contendo cirro eversível coberto com delgadas microtríquias (Figura 17D). Vasos deferentes extensos, altamente espiralados dorsalmente ao útero (Figura 17E).

Ovário lobulado, em forma de H em vista dorsoventral, 217-1138 ($587,98 \pm 193,92$, $n=79$) de comprimento por 69-386 ($219,60 \pm 59,88$, $n=79$) de largura ao nível do istmo ovariano em segmentos maduros (Figura 17E); 386-1574 ($891,56 \pm 251,89$, $n=63$) de comprimento por 128-405 ($266,89 \pm 55,34$, $n=62$) de largura ao nível do istmo ovariano em segmentos grávidos. Vagina espessa, anterior ao saco do cirro, com um esfíncter muscular conspícuo, descendo posteriormente, formando um receptáculo seminal oval (Figura 17D-E). Vagina e saco do cirro unem-se em um átrio genital, poro genital marginal alternando irregularmente, na margem posterior do segmento (Figura 17D). Folículos vitelínicos em colunas laterais, interrompidos ventralmente ao nível do saco do átrio genital, com alguns folículos presentes dorsalmente ao nível do poro genital, estendendo da margem anterior do segmento para a margem posterior do segmento (Figura 17E). Útero em forma de saco, tendo divertículos laterais nos segmentos grávidos terminais, estendendo em direção à margem anterior do segmento. Ovos esféricos, oncosfera bem desenvolvida, 7-13 ($10,34 \pm 1,56$, $n=64$) de diâmetro.

3.1.4b. Sumário taxonômico:

Hospedeiro tipo: *Paratrygon aiereba* (Müller e Henle, 1841), (Myliobatiformes, Potamotrygonidae).

Local de infecção: Válvula espiral.

Localidade tipo: Rio Negro, Barcelos, Amazonas, Brasil.

Localidades adicionais: Rio Xingú, São Félix do Xingú, Pará, Brasil

Hospedeiro adicional: *Potamotrygon sp* (cururu).

Espécimes depositados em coleção científica: MZUSP 6789 e 6790, três espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Demení, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 46' 31.8''$, O $62^{\circ} 56' 14.28''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6791, nove espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Lago adjacente à Boca do Rio Demení, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 45' 53.6394''$, O $62^{\circ} 56' 35.5194''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6792, três espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Ilha da Mariana, Praia do Meio, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 45' 29.8794''$, O $62^{\circ} 59' 18.2394''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6793, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 58' 38.64''$, O $62^{\circ} 54' 46.44''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6794, nove espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 58' 38.64''$, O $62^{\circ} 54' 46.44''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6795, sete espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Parã Zamula, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 52' 11.28''$, O $62^{\circ} 46' 37.92''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6796, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Parã Zamula, Amazonas, Brasil (S $0^{\circ} 52' 11.28''$, O $62^{\circ} 46' 37.92''$) em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6798, catorze espécimes

maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã Zamula, Amazonas, Brasil (S 0° 52' 11.28", O 62° 46' 37.92") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6799, dois espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã Zamula, Amazonas, Brasil (S 0° 52' 11.28", O 62° 46' 37.92") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6800, doze espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã Zamula, Amazonas, Brasil (S 0° 52' 11.28", O 62° 46' 37.92") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6801, catorze espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Boca do Igarapé Baruri, Amazonas, Brasil (S 0° 58' 38.64", O 62° 54' 46.44") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6803, seis espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Ilha da Cotia, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6804, trinta espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Ilha da Cotia, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6805, três espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã do Bafuana, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6806, onze espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Praia do Tabuleiro, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6807, doze espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Paranã do Bafuana, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6808, treze espécimes maduros e completos, provenientes do município de Barcelos, Rio Negro, Boca do Rio Cuiuní, Passagem do Tucupí, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Paratrygon aiereba*; MZUSP 6809, um espécime maduro e completo, proveniente do município de Barcelos, Rio Negro, Rio Cuiuní, Praia do Curupira, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon sp. (cururu)*; MZUSP 6810, quatro espécimes maduros e completos, proveniente do município de São Félix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") *Potamotrygon sp. (cururu)*; MZUSP 6811, cinco espécimes maduros e completos, proveniente do município de São Félix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Paratrygon aiereba* e MZUSP 6812, seis espécimes maduros e completos, proveniente do município de São Félix do Xingú, Rio Xingú, Pará, Brasil (S 6° 39' 23.33", O 51° 59' 56.72") em *Paratrygon aiereba*.

3.1.4c. Considerações taxonômicas:

Acanthobothrium sp. n. 1 pode ser facilmente diferenciada de todas as outras espécies de *Acanthobothrium*, mesmo daquelas que não parasitam potamotrigonídeos, pela presença de uma farpa na extremidade do prolongamento dos ganchos laterais e mediais (Figura 18C e 19C). Adicionalmente, *Acanthobothrium* sp. n. 1 pode ser diferenciada de *A. terezae* por possuir menor número de segmentos (14-40 vs. 70-175) e saco do cirro em forma de “T” (Figura 17D) e não em formato oval (Figura 4E). Finalmente, pode ser distinguida de *A. amazonensis* por possuir menor número de segmentos (14-40 vs. 55-100) e saco do cirro em forma de “T” e não em formato reto ou piriforme.

Como observado acima, o gênero *Acanthobothrium*, parasita de potamotrigonídeos, apresenta duas linhagens morfológicamente distintas: *terezae* e *quinonesi/amazonensis*. *Acanthobothrium* sp. n. 1 apresenta atributos morfológicos que a aproxima do segundo grupo, como escólex (290-410 x 155-395 vs. 590-1205 x 555-1215) e botrídios menos robustos (200-355 x 115-195 vs. 390-860 x 270-515), e menor número de segmentos em relação àqueles observados na linhagem *terezae* (17-40 vs. 70-175).

3.1.5. *Acanthobothrium* sp. n. 2

(Figuras 21, 22 e 23)

3.1.5a. Descrição (baseada em 47 espécimes; 19 indivíduos inteiros, 27 proglótides livres e 1

indivíduo para **M.E.V.**):

Vermes, apolíticos, 0,70-23 ($5,93 \pm 5,21$, $n=19$) mm de comprimento; maior largura ao nível do escólex; 4-20 (9 ± 54 , $n=20$) segmentos acraspedotos (Figura 21A). Escólex composta de 4 botrídios e pedúnculo cefálico, órgão apical ausente (Figura 21A-B e 22A). Escólex 190-415 ($282,14 \pm 77,63$, $n=21$) de comprimento por 165-325 ($231,11 \pm 56,17$, $n=18$) de largura. Botrídio livre posteriormente, 145-325 ($208,33 \pm 59,82$, $n=21$) de comprimento por 55-135 ($91,67 \pm 26,80$, $n=21$) de largura, cada um com 3 lóculos, almofada apical 17-61 ($35,99 \pm 12,19$, $n=21$) de comprimento por 44-111 ($70,10 \pm 21,60$, $n=21$) de altura, ventosa acessória 4-19 ($12,21 \pm 4,44$, $n=18$) de comprimento por 12-34 ($21,13 \pm 6,68$, $n=18$) de largura, portando um par de ganchos; lóculo anterior 83-182 ($121,52 \pm 36,31$, $n=20$), lóculo medial 27-88 ($48,17 \pm 16,20$, $n=20$) e lóculo posterior 19-76 ($48,17 \pm 16,20$, $n=20$) de comprimento (Figura 21A-C e 22A).

Velum presente ao nível do septo entre os lóculos medial e posterior. Ganchos bífidos, levemente assimétricos com canais internos; cobertos parcialmente com tecido, pontas dos prolongamentos livres (Figura 21C).

Fórmula dos ganchos laterais:

$$\frac{19-39 (29,64 \pm 5,78), 44-81 (61,13 \pm 10,69), 24-93 (56,81 \pm 16,48)}{59-113 (85,99 \pm 16,09)}$$

Fórmula dos ganchos mediais:

$$\frac{17-34 (27,48 \pm 5,01), 39-91 (64,22 \pm 15,70), 37-79 (57,89 \pm 12,23)}{54-118 (84,60 \pm 18,45)}$$

Pedúnculo cefálico 69-217 ($146,03 \pm 40,23$, $n=21$) de comprimento por 41-96 ($65,33 \pm 16,20$, $n=21$) de largura na linha do escólex (Figura 21A).

Superfície proximal da almofada apical coberta por filitríquias aciculares, 24,9 microtríquias/ μm^2 (Figura 23A). Superfície da epiderme que recobre o gancho coberta por filitríquias aciculares, 17,7 microtríquias/ μm^2 (Figura 23B). Superfície distal do gancho coberta por filitríquias aciculares, 11,1 microtríquias/ μm^2 (Figura 23C). Superfície marginal lateral do lóculo anterior coberta por espinitríquias gladiadas, 1,1 microtríquia/ μm^2 (Figura 23D). Superfície distal do lóculo anterior coberta por filitríquias aciculares, 15,4 microtríquias/ μm^2 (Figura 23E). Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial coberta por filitríquias aciculares, 22,3 microtríquias/ μm^2 (Figura 23F). Superfície marginal lateral do lóculo medial coberta por espinitríquias gladiadas, 1,3 microtríquia/ μm^2 (Figura 23G). Superfície distal do lóculo posterior coberta por filitríquias aciculares, 24

Figura 21. Morfologia geral de *Acanthobothrium* sp. n. 2 (MZUSP 6813). A, Verme completo. B, Detalhe no escólex. C, Ganchos. D, Proglótide terminal.

Figura 22. Microscopia eletrônica de varredura de *Acanthobothrium* sp. n. 2. **A**, Escólex; escala = 100 μ m. **B**, Proglótide terminal com cirro evertido; escala = 100 μ m. **C**, Região distal do cirro; escala = 5 μ m.

Figura 23. Microscopia eletrônica de varredura da região do escólex de *Acanthobothrium* sp. n. 2, escalas = 1 μ m. **A**, Superfície proximal da almofada apical. **B**, Superfície distal da almofada apical. **C**, Superfície distal da epiderme que reveste o gancho. **D**, Superfície marginal lateral do lóculo anterior. **E**, Superfície distal do lóculo anterior. **F**, Superfície marginal entre os lóculos anterior e medial. **G**, Superfície marginal lateral do lóculo medial. **H**, Superfície distal do lóculo posterior. **I**, Superfície marginal inferior do lóculo posterior. **J**, Superfície do pedúnculo cefálico.

microtríquias/ μm^2 (Figura 23H). Superfície marginal inferior do lóculo posterior coberta por espinitríquias gladiadas, 1 microtríquia/ μm^2 (Figura 23I). Superfície do pedúnculo cefálico coberta por espinitríquias gladiadas, 2,3 microtríquias/ μm^2 (Figura 23J). Superfície distal do cirro coberta por espinitríquias gladiadas, 1 microtríquia/ μm^2 (Figura C).

Segmentos maduros 1-5 (1 ± 1 , $n=12$) em número, mais longos do que largos, possuindo 425-1584 ($930,60 \pm 335,08$, $n=26$) de comprimento por 89-396 ($204,47 \pm 68,93$, $n=26$) de largura (Figura 21A e D). Segmentos grávidos livres, 732-2019 ($1574,10 \pm 504,49$, $n=6$) de comprimento por 198-376 ($285,45 \pm 73,66$, $n=6$) de largura (Figura 22B).

Testículos com 10-60 ($36,60 \pm 12,64$, $n=25$) de diâmetro; 15-43 (26 ± 2 , $n=43$) em número, nos segmentos maduros, 4-13 (8 ± 2 , $n=43$) testículos pré-vaginais, 1-8 (4 ± 2 , $n=43$) testículos pós-vaginais, 8-23 (14 ± 4 , $n=43$) testículos aporais, estendendo anteriormente à margem anterior do ovário para a margem anterior do segmento (Figura 21A e D). Saco do cirro triangular ou em forma de T, 25-160 ($93,75 \pm 31,41$, $n=20$) na maior largura em segmentos maduros e 100-150 ($122,50 \pm 22,17$, $n=4$) na maior largura em segmentos grávidos, contendo cirro eversível, coberto com delgadas microtríquias (Figura 21D). Vasos deferentes extensos, altamente espiralados dorsalmente ao útero (Figura 23A e D).

Ovário lobulado, levemente em forma de H em vista dorsoventral, 89-712 ($242 \pm 138,96$, $n=26$) de comprimento por 29-217 ($74,80 \pm 38,86$, $n=26$) de largura ao nível do istmo ovariano em segmentos maduros (Figura 21A e D); 306-475 ($415,80 \pm 219,09$, $n=26$) de comprimento por 59-128 ($84,15 \pm 30,78$, $n=26$) de largura ao nível do istmo ovariano em segmentos grávidos. Vagina espessa, anterior ao saco do cirro, tendo um esfíncter muscular conspícuo, descendo posteriormente, formando um receptáculo seminal oval (Figura 21A e D). Vagina e saco do cirro unem-se em um átrio genital, poro genital marginal alternando irregularmente, da margem posterior do segmento (Figura 21A e D). Folículos vitelínicos em colunas laterais, interrompidos ventralmente ao nível do átrio genital, com alguns folículos presentes dorsalmente ao nível do poro genital, estendendo da margem anterior do segmento para a margem posterior do segmento (Figura 21A e D). Útero em forma de saco, com divertículos laterais nos segmentos grávidos terminais, estendendo em direção à margem anterior do segmento. Ovos esféricos, oncosféra bem desenvolvida, 7-9 ($9,39 \pm 1,10$, $n=5$).

3.1.5b. Sumário taxonômico:

Hospedeiro tipo: Potamotrygon schroederi (Fernández-Yépez, 1957), (Myliobatiformes, Potamotrygonidae).

Local de infecção: Válvula espiral.

Localidade tipo: Rio Negro, Ilha do Cuchara, Município de Barcelos, Amazonas, Brasil.

Localidades adicionais: Rio Abacaxis, Município de Borba, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48"); Rio Teles Pires, Município de Apiácas, Mato Grosso, Brasil (S 8° 46' 45.1194", O 57° 27' 55.44"); Rio Negro, Praia do Tabuleiro, Amazonas, Brasil (0° 54' 24.1194"S, 62° 58' 21.72"O); Rio Negro, Boca do Bafuana, Amazonas, Brasil (0° 54' 24.1194"S, 62° 58' 21.72"O).

Hospedeiros adicionais: *Potamotrygon* sp (*tpj_2* ou “negra”) e *P. orbignyi*.

Espécimes depositados em coleção científica: Holótipo: MZUSP 6813, um espécime maduro e completo, proveniente do Município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon schroederi*. Parátipos: MZUSP 6814, nove espécimes maduros e completos, proveniente do município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon orbignyi*; MZUSP 6815, catorze espécimes maduros e completos, provenientes da Bacia do Tapajós, Rio Teles Pires, Município de Apiácas, Mato Grosso, Brasil (S 8° 46' 45.1194", O 57° 27' 55.44") em *Potamotrygon* sp (*tpj2*); MZUSP 6816, sete espécimes maduros e completos, proveniente do Município de Borba, Rio Abacaxis, Amazonas, Brasil (S 4° 16' 58.0794", O 58° 36' 42.48") em *Potamotrygon schroederi*; MZUSP 6817, dez espécimes maduros e completos, provenientes do Rio Negro, Praia do Tabuleiro, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon schroederi*; e MZUSP 6818, dois espécimes maduros e completos, provenientes do Rio Negro, Boca do Bafuana, Amazonas, Brasil (S 0° 54' 24.1194", O 62° 58' 21.72") em *Potamotrygon schroederi*.

3.1.5c. Considerações taxonômicas:

Dentre as espécies nominais descritas para o gênero *Acanthobothrium*, parasitas de potamotrigonídeos, *Acanthobothrium* sp. n. 2 apresentou as menores medidas já registradas para o comprimento total (0,70-23), número de segmentos (4-20) e número total de testículos (15-43). Além disso, *Acanthobothrium* sp. n. 2 é uma linhagem conspícua pela presença de ganchos laterais e mediais com prolongamentos aproximadamente simétricos em comparação às demais espécies do gênero (Figura 21C). Esta mesma assimetria dos prolongamentos possibilita separar *Acanthobothrium* sp. n. 2 de *A. quinonesi*, já que as demais medidas apresentam sobreposição de valores.

Acanthobothrium sp. n. 2 pode ser distinguido de *A. amazonensis* por possuir menor número de segmentos (4-20 vs. 55-100), menores dimensões dos prolongamentos AB dos ganchos lateral e medial (59-113 vs. 123 e 54-118 vs. 125, respectivamente), menor número de testículos (15-43 vs. 55-66) e saco do cirro curvo anteriormente. A distinção entre *Acanthobothrium* sp. n. 2 e *Acanthobothrium* sp. n. 1 pode ser realizada pela farpa nas extremidades dos prolongamentos dos ganchos de *Acanthobothrium* sp. n. 1, inexistente em *Acanthobothrium* sp. n. 2. Finalmente, *Acanthobothrium* sp. n. 2 diferencia-se de *A. terezae* por possuir menor número de segmentos (4-20 vs. 70-175) e menores dimensões do escólex (190-415 x 165-325 vs. 590-1205 x 555-1215, comprimento x largura, respectivamente).

3.2. *Diversidade e variação morfológica:*

Os problemas observados na taxonomia de *Acanthobothrium* estão centrados na delimitação precisa das espécies nominais e estão geralmente associados à compreensão da variabilidade morfológica destas espécies (ver introdução). Muitos caracteres considerados diagnósticos entre as espécies nominais de *Acanthobothrium* apresentaram sobreposição diante de uma amostra que contempla outras localidades e outras espécies de hospedeiros. Portanto, assim como observado por Fyler (2009) em congêneres marinhos, morfológicamente as espécies de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos também são extremamente variáveis interespecificamente (*i.e.*, comprimento total, número de proglótides, número de testículos, morfologia dos ganchos).

A delimitação precisa de espécies nominais tem implicações diretas no conceito de diversidade. Além disso, em sistemas onde há associação entre parasitas e hospedeiros, este refinamento taxonômico terá implicações diretas em nosso conceito de especificidade e eventos de associações históricas que regem a evolução de um sistema em particular.

Atualmente, 175 espécies são reconhecidas para *Acanthobothrium* (Global Cestode Database), das quais somente cinco espécies (<3% do valor total) foram reconhecidas neste trabalho para o sistema de água doce. Fyler (2009) acredita que a diversidade do gênero pode estar subestimada, pois muitas espécies de elasmobrânquios de diversas regiões biogeográficas ainda não foram amostradas para parasitas. No entanto, mesmo diante do maior número de hospedeiros marinhos amostrados até o momento, seria esperado que a diversidade de *Acanthobothrium* em potamotrigonídeos fosse bem maior do que documentado neste estudo. A diversidade de tetrafilídeos marinhos, em geral, é resultado de mais de um século de coletas dispersas pelo planeta (ver registros de Tetraphyllidea no Global Cestoda Database). Esta mesma prática, responde pelo que conhecemos sobre as linhagens de *Acanthobothrium* descritas (Southwell *et al.*, 1912; Southwell, 1925; Yamaguti, 1934, 1952; Goldstein, 1964; Williams, 1969; Campbell & Beveridge, 2002; Fyler & Caira, 2006, Fyler *et al.*, 2009). Nesses estudos, evidencia-se a ausência de esforços de coletas em um grupo particular de hospedeiros que compreenda um grupo monofilético – ou seja, proximamente relacionado – e/ou a preocupação em obter um número representativo de uma determinada espécie – seja ela de parasitas ou de hospedeiros. Esta prática pode ser responsável pela discrepância nos padrões de diversidade encontrados entre linhagens marinhas e de água doce de *Acanthobothrium*, e certamente tendência nossa percepção sobre a variabilidade morfológica intraespecífica e os padrões de especificidade para este sistema.

Comparado com os trabalhos efetuados para *Acanthobothrium* até o momento, este estudo difere na centralização de esforços amostrais para documentar a diversidade do gênero em um grupo conciso de hospedeiros, com atenção especial ao número de hospedeiros amostrados, bem como à sua representatividade biogeográfica. Esta estratégia possibilitou identificar níveis de variabilidade intraespecífica até então desconhecidas para as espécies do gênero. Uma breve avaliação dos estudos realizados em linhagens marinhas sugere que o baixo número de exemplares tradicionalmente utilizados em descrições taxonômicas pode responder pelo padrão de variação morfológica creditada às espécies de *Acanthobothrium* (Tabela 7). Finalmente, deve-se ressaltar que a maioria dos trabalhos relacionados a descrições de espécies de *Acanthobothrium* publicados até 2002, não menciona o número de hospedeiros amostrados, inviabilizando acessar o esforço amostral empregado nestes estudos. Estas observações indicam que a baixa variabilidade morfológica que distingue as espécies marinhas daquelas encontradas em potamotrigonídeos deve estar associada ao baixo número amostral que caracteriza estes estudos.

O acesso inadequado dos padrões de variação intraespecífica neste grupo de cestóides tem implicações relevantes para a taxonomia em *Acanthobothrium*, em particular, e em tetrafilídeos de forma geral. Muitas espécies de *Acanthobothrium* são diagnosticadas por caracteres morfométricos e merísticos. Alguns exemplos são ilustrativos. Alexander (1953) utilizou o comprimento total de *A. microcephalum* Alexander, 1953 para sugerir que esta espécie é proximamente relacionada com *A. uncinatum* Rudolphi, 1819. Goldstein (1964) argumentou que *Acanthobothrium floridensis* Goldstein, 1964 pode ser diferenciada das demais espécies do gênero pelo diâmetro da ventosa acessória. Appy & Dailey (1973) diferenciaram *Acanthobothrium bajaensis* Appy & Dailey, 1973 de *A. cestracii* Yamaguti, 1934 e *A. heterodonti* Drummond, 1937, e *A. goldsteini* Appy & Dailey, 1973 de *A. rhinobati* Alexander, 1953 com base no comprimento total destas espécies. Brooks & Mayes (1978) sugeriram que *A. electricolum* Brooks & Mayes, 1978 pode ser diferenciada de *A. indicum* Subhadrappa, 1955 pelo tamanho dos ganchos, apesar destas espécies apresentarem ganchos de formas similares. Ghoshroy & Caira (2001) separaram *A. bullardi* Ghoshroy & Caira, 2001 de *A. mathiasi* Euzet, 1959 com base no comprimento total, embora apresentem valores muito próximos (4.07-8.65 mm vs. 10-20 mm), e *A. dasi* Ghoshroy & Caira, 2001 de *A. annapinkiensis* Carvajal & Goldstein, 1971 considerando o comprimento total entre estas espécies (1.7-3.3 vs. 3.5-7). A expectativa, pelo que observamos em espécies do mesmo gênero encontradas em potamotrigonídeos, é que a maioria destes caracteres perderá sua propriedade diagnóstica após a obtenção de novos exemplares para estas espécies.

Tabela 7. Disponibilidade de amostras em trabalhos taxonômicos de *Acanthobothrium* nos últimos 10 anos.

Espécie	No. de indivíduos	No. de hospedeiros	Fonte
<i>Acanthobothrium maryanskii</i>	2	8	Caira & Burge (2001)
<i>Acanthobothrium dollyae</i>	5	7	Caira & Burge (2001)
<i>Acanthobothrium royi</i>	2	8	Caira & Burge (2001)
<i>Acanthobothrium santarosaliense</i>	4	14	Caira & Zahner (2001)
<i>Acanthobothrium puertecitense</i>	6	3	Caira & Zahner (2001)
<i>Acanthobothrium soberoni</i>	13	21	Ghoshroy & Caira (2001)
<i>Acanthobothrium rajivi</i>	11	10	Ghoshroy & Caira (2001)
<i>Acanthobothrium bullardi</i>	8	17	Ghoshroy & Caira (2001)
<i>Acanthobothrium dasi</i>	18	10	Ghoshroy & Caira (2001)
<i>Acanthobothrium arlenae</i>	15	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium adlardi</i>	14	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium angelae</i>	13	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium bartonae</i>	1	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium blairi</i>	7	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium brayi</i>	4	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium cannoni</i>	8	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium chisholmae</i>	2	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium clarkeae</i>	6	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium cribbi</i>	6	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium edmondsi</i>	15	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium gasseri</i>	9	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium gibsoni</i>	2	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium gloveri</i>	11	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium jonesi</i>	3	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium lasti</i>	14	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium laurenbrownae</i>	10	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium martini</i>	4	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium mooreae</i>	12	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium ocallaghani</i>	12	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium odonoghuei</i>	7	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium pichelinae</i>	6	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium robertsoni</i>	12	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium rohdei</i>	7	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium stevensi</i>	11	indisponível	Campbell & Beveridge (2002)
<i>Acanthobothrium guptai</i>	indisponível	indisponível	Shinde & Bhagwan (2002)
<i>Acanthobothrium ramiroi</i>	8	44	Ivanov (2005)
<i>Acanthobothrium zainali</i>	11	4	Fyler & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium asnihae</i>	8	4	Fyler & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium etini</i>	17	4	Fyler & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium masnihae</i>	15	4	Fyler & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium saliki</i>	12	4	Fyler & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium tetabuanense</i>	10	5	Reyda & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium foulki</i>	11	5	Reyda & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium larsoni</i>	16	5	Reyda & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium lepidum</i>	8	5	Reyda & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium gnomus</i>	13	5	Reyda & Caira (2006)
<i>Acanthobothrium peruviense</i>	7	7	Reyda (2008)
<i>Acanthobothrium marymichaelorum</i>	11	12	Twohig, Caira and Fyler (2008)
<i>Acanthobothrium popi</i>	6	1	Fyler, Caira & Jensen (2009)
<i>Acanthobothrium zimneri</i>	7	1	Fyler, Caira & Jensen (2009)
<i>Acanthobothrium romanowi</i>	10	1	Fyler, Caira & Jensen (2009)
<i>Acanthobothrium rodmani</i>	10	1	Fyler, Caira & Jensen (2009)
<i>Acanthobothrium oceanharvestae</i>	7	1	Fyler, Caira & Jensen (2009)
<i>Acanthobothrium minus</i>	25	66	Tazerouti, Kechemir-Issad & Euzet (2009)

Aparentemente, os padrões de variação morfológicas observados em *Acanthobothrium* não são uma peculiaridade do gênero. Luchetti *et al.* (2008) recuperaram o mesmo padrão em *Potamotrygonocetus* Brooks & Thorson, 1976. Bueno (2010) afirmou que a maioria das espécies do gênero *Rhinebothroides* Brooks *et al.*, 1981 foram descritas com base em número restrito de espécimes. Após o exame de 400 exemplares de 28 espécies de hospedeiros e a incorporação de dados moleculares na sistemática do gênero, Bueno (2010) verificou que atributos morfométricos e merísticos não possuem informação taxonômica para as espécies de *Rhinebothroides*. Desta forma, um estudo mais aprofundado de linhagens marinhas, adotando as estratégias de amostragem do presente estudo, permitiria testar o quanto as discrepâncias nos padrões de variabilidade morfológica são dependentes das amostras disponíveis até o momento.

3.3. Padrões de distribuição e especificidade:

O gênero *Acanthobothrium* é particularmente intrigante devido à sua ampla distribuição e amplitude de hospedeiros parasitados por seus representantes; amplitude esta sem paralelos em outros tetrafilídeos (Fyler, 2009). No entanto, a maioria das espécies de *Acanthobothrium* marinhas está restrita a uma única espécie de hospedeiro com distribuição reduzida (Fyler, 2009). Para as linhagens encontradas em potamotrigonídeos, embora restritas aos sistemas fluviais Neotropicais, acompanhando quase toda a distribuição de seus hospedeiros, o padrão de especificidade é bem distinto. Neste estudo, verificamos que as cinco espécies de *Acanthobothrium* parasitam ao todo 27 espécies de potamotrigonídeos em quase todas as sub-bacias hidrográficas da América do Sul (Tabela 8). Estas espécies de *Acanthobothrium* não estão igualmente distribuídas e algumas delas apresentam ampla distribuição biogeográfica e baixa especificidade, ao passo que outras exibem padrões que espelham seus congêneres marinhos.

O extremo de ampla distribuição biogeográfica e padrão de baixa especificidade, sem paralelos em *Acanthobothrium*, é ilustrado por *A. quinonesi* (Figura 24). Esta espécie está presente em 20 das 27 espécies de potamotrigonídeos amostradas neste estudo (Tabela 8), podendo ser encontrada nas principais bacias hidrográficas (*e.g.* Bacias do Rio Amazonas, Rio Tocantins, Rio Paraná e Rio Uruguai, Tabela 9). Assim como observado por Bueno (2010) para *Rhinebothroides freitasi*, o padrão observado em *A. quinonesi* sugere que os potamotrigonídeos apresentam hábitos ecológicos bastante similares, permitindo às espécies de tetrafilídeos a colonização de novos hospedeiros com frequência

Figura 24. Distribuição de *Acanthobothrium quinonesi* considerando localidades e hospedeiros distintos.

Figura 25. Distribuição de *Acanthobothrium terezae*: **A**, distribuição por hospedeiro e localidade; **B**, distribuição de *Paratrygon aiereba* e *Potamotrygon motoro* amostradas neste estudo.

Figura 26. Distribuição de *Acanthobothrium amazonensis* considerando localidades e hospedeiros distintos.

Figura 27. Distribuição de *Acanthobothrium* sp.n. 1 considerando localidades e hospedeiros distintos.

Figura 28. Distribuição de *Acantobothrium* sp.n. 2 considerando localidades e hospedeiros distintos.

Tabela 8. Números de exemplares de *Acanthobothrium* amostrados por espécies de hospedeiro.

Espécie de hospedeiro	<i>A. terezae</i>	<i>A. quinonesi</i>	<i>A. amazonensis</i>	<i>A. sp. n. 1</i>	<i>A. sp. n. 2</i>
<i>Potamotrygon motoro</i>	≥45	140	1		
<i>Paratrygon aiereba</i>	21	2		187	
<i>Potamotrygon brachyura</i>	1	15			
<i>Potamotrygon cf castexi</i>		5			
<i>Potamotrygon cf. motoro</i>		5	1		
<i>Potamotrygon cf. orbignyi</i>		1			
<i>Potamotrygon cf2 motoro</i>		2			
<i>Potamotrygon constellata</i>		≥1	≥1		
<i>Potamotrygon falkneri</i>		4			
<i>Potamotrygon henlei</i>		5			
<i>Potamotrygon histrix</i>		1			
<i>Potamotrygon leopoldi</i>		18			
<i>Potamotrygon magdalenae</i>		≥1			
<i>Potamotrygon orbignyi</i>		56			11
<i>Potamotrygon schroederi</i>		8			20
<i>Potamotrygon scobina</i>	2	4			
<i>Potamotrygon sp.</i>		2			
<i>Potamotrygon sp. cururu</i>				5	
<i>Potamotrygon sp_mar1</i>		40			
<i>Potamotrygon sp_tar1</i>		23			
<i>Potamotrygon sp_toc1</i>		7			
<i>Potamotrygon sp_toc2</i>		20	1		
<i>Potamotrygon sp_toc3</i>		7			
<i>Potamotrygon sp_toc4</i>		5			
<i>Potamotrygon sp_tpj1 (jabuti)</i>		3			
<i>Potamotrygon sp_tpj2 (negra)</i>					15
<i>Potamotrygon yepezi</i>		≥1			

Um padrão similar de distribuição biogeográfica é observado em *A. terezae*, embora esta espécie aparentemente esteja restrita a duas espécies de hospedeiros. *Acanthobothrium terezae* foi encontrada em sete das 11 sub-bacias amostradas (Figura 25A e Tabela 9), incluindo rios das Bacias do Prata e Amazônica. O padrão observado pode estar relacionado à sua presença em duas das espécies de potamotrigonídeos amplamente distribuídas ao longo da América do Sul: *Paratrygon aiereba* e *Potamotrygon motoro*. Espécies de *Paratrygon aiereba* são encontradas habitando rios da Bacia Amazônica e do Orinoco, enquanto *P. motoro* apresenta ampla distribuição pelas maiores bacias hidrográficas da América do Sul (incluindo a Bacia do Prata, Amazônica e do Orinoco). Portanto, a distribuição de *A. terezae* pode ser explicada pela distribuição de seus hospedeiros (Figura 25B).

Contrastando com as duas espécies mencionadas anteriormente, os demais representantes do gênero encontrados em potamotrigonídeos possuem distribuição restrita e maior especificidade. *Acanthobothrium amazonensis* foi registrada em três das 11 sub-bacias amostradas (Figura 26 e Tabela 9), em *P. circuralis* (= *P. motoro*) e *Potamotrygon sp.(toc2)*. No entanto, este padrão requer averiguação, pois há baixa prevalência desta espécie em potamotrigonídeos. Essa característica permitiu a obtenção

Tabela 9. Registros de *Acanthobothrium* considerando distribuição e ocorrência em espécies de potamotrígonídeos.

<i>Acanthobothrium terezae</i> Rego & Dias, 1976	
HOSPEDEIRO	LOCALIDADE
<i>Potamotrygon brachyura</i>	Rio Cuiabá, Rio Mutum ou Lagoa Chá Mariana
<i>Paratrygon aiereba</i>	Rio Juruá, Rio Tarauacá
	Rio Branco, Rio Urariquera
<i>Potamotrygon scobina</i>	Rio Branco, Rio Urariquera
	Baía de Marajó, Rio Arari, Ig. do Urubu
<i>Paratrygon aiereba</i>	Rio Araguaia, Distrito de Luiz Alves
<i>Acanthobothrium quinonesi</i> Mayes, Brooks & Thorson, 1978	
HOSPEDEIRO	LOCALIDADE
<i>Paratrygon aiereba</i>	Rio Araguaia
	Rio Xingú
<i>Potamotrygon brachyura</i>	Rio Uruguai
<i>Potamotrygon cf. castexi</i>	Rio Salobra
<i>Potamotrygon cf. motoro</i>	Rio Abacaxis
<i>Potamotrygon cf. orbignyi</i>	Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves
<i>Potamotrygon cf2 motoro</i>	Rio Salobra
<i>Potamotrygon falkneri</i>	Rio Salobra
<i>Potamotrygon henlei</i>	Rio Araguaia
<i>Potamotrygon histrix</i>	Rio Salobra
<i>Potamotrygon leopoldi</i>	Rio Xingú
	Rio Cuiabá, Rio Mutum ou Lagoa Chá Mariana
	Rio Salobra
	Baía de Marajó, Rio Arari, Ig. do Urubu
<i>Potamotrygon motoro</i>	Rio Negro, Rio Demení, Lago Maqui
	Rio Negro, Boca do Rio Demení
	Rio Negro, Rio Demení, Lago Maqui
	Rio Negro, Lago do Boiador
	Rio Negro, Paranã do Arirahá
	Rio Cuiabá, Rio Mutum ou Lagoa Chá Mariana
<i>Potamotrygon orbignyi</i>	Rio Juruá, Rio Tarauacá, Lago Arara
	Rio Abacaxis
	Rio Abacaxis
	Rio Branco, Rio Urariquera
	Rio Negro, Ilha da Mariana, Praia do Meio
	Rio Negro, Boca do Rio Demení
	Rio Negro, Boca do Bafuana
	Rio Xingú
<i>Potamotrygon schroederi</i>	Rio Negro, Praia do Bafunana
<i>Potamotrygon scobina</i>	Baía de Marajó, Rio Arari, Ig. do Urubu
<i>Potamotrygon sp.</i>	Rio Xingú
	Rio Negro, Paranã Zamula
<i>Potamotrygon sp_mar1</i>	Baía de Marajó, Rio Arari, Ig. do Urubu
<i>Potamotrygon sp_tar1</i>	Rio Juruá, Rio Tarauacá, Lago Arara
<i>Potamotrygon sp_toc1</i>	Rio Tocantins, Rio Paranã
<i>Potamotrygon sp_toc2</i>	Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves
<i>Potamotrygon sp_toc3</i>	Rio Araguaia
<i>Potamotrygon sp_toc4</i>	Rio Araguaia
<i>Potamotrygon sp_tpj1 (jabuti)</i>	Jamanxin
<i>Acanthobothrium amazonensis</i> Mayes, Brooks & Thorson, 1978	
HOSPEDEIRO	LOCALIDADE
<i>Potamotrygon cf. motoro</i>	Rio Abacaxis
<i>Potamotrygon motoro</i>	Rio Negro, Rio Demení, Lago Maqui
<i>Potamotrygon sp_toc2</i>	Rio Tocantins, confluência do Rio Manuel Alves
<i>Acanthobothrium sp. n. 1</i>	
HOSPEDEIRO	LOCALIDADE
<i>Paratrygon aiereba</i>	Rio Negro, Boca do Cuiuní, Passagem do Tucupi
<i>Potamotrygon sp. cururu</i>	Rio Negro, Rio Cuiuní, Praia do Curupira
<i>Acanthobothrium sp. n. 2</i>	
HOSPEDEIRO	LOCALIDADE
<i>Potamotrygon orbignyi</i>	Rio Abacaxis
<i>Potamotrygon sp_tpj2 (negra)</i>	Teles Pires
<i>Potamotrygon schroederi</i>	Rio Negro, Ilha do Cuchara

de apenas três exemplares de *A. amazonensis*, impossibilitando inferir acerca dos padrões de distribuição e especificidade desta espécie. Em contrapartida, é possível acessar com mais precisão estes mesmos padrões em duas novas espécies do gênero, *Acanthobothrium* sp. n. 1 e *Acanthobothrium* sp. n. 2. Observou-se que *Acanthobothrium* sp. n. 1 (Figura 27 e Tabela 9) está restrita ao Rio Negro e ao Rio Xingú e parasita apenas duas espécies de hospedeiros: *Paratrygon aiereba* e *Potamotrygon* sp. “cururu”. É interessante notar que o padrão de distribuição dessa espécie não acompanha a distribuição de um de seus hospedeiros, pois, embora *Potamotrygon* sp. “cururu” seja conhecida apenas para o médio Rio Negro, *Paratrygon aiereba* está amplamente distribuída pela Bacia Amazônica. Exceto pelas particularidades do Rio Negro, onde componentes abióticos diferentes dos encontrados no Rio Xingú podem estar relacionados à distribuição de *Acanthobothrium* sp. n. 1 na região, a distribuição em ambas as sub-bacias é difícil de explicar.

Finalmente, *Acanthobothrium* sp. n. 2 foi registrada para três das 11 sub-bacias amostradas, em três hospedeiros distintos: *Potamotrygon orbignyi*, *P. schroederi* e *P. sp. tpj2 “negra”* (Figura 28 e Tabela 9). Segundo de Carvalho (2003), *P. orbignyi* apresenta uma ampla distribuição pelas Bacias Amazônica e do Orinoco. *Potamotrygon schroederi*, por sua vez, está restrita às Bacias do Rio Orinoco e Rio Negro. Dados obtidos até o momento, demonstram que *Potamotrygon* sp. tpj2 “negra” é restrita a sub-bacia Rio Amazonas, Tapajós, Juruena. Como *P. orbignyi* apresenta uma distribuição ao longo destas duas sub-bacias, a fauna parasitária deste hospedeiro pode ter acompanhado a sua dispersão e colonizado secundariamente outros hospedeiros.

3.4. Considerações finais:

Embora este estudo tenha propiciado um avanço na sistemática das linhagens fluviais de *Acanthobothrium*, inúmeras questões demandam ainda atenção. Primeiramente, os registros e as determinações das espécies de *Acanthobothrium* registradas para os rios Magdalena (Colômbia) e Orinoco (Venezuela), bem como para o Lago Marabaibo (Venezuela), devem ser reavaliados, o que depende da obtenção de novos exemplares. Estas regiões possuem inúmeros componentes endêmicos e seria fundamental verificar a existência de linhagens distintas nesta região. Os espécimes disponíveis atualmente são poucos e preparados inadequadamente.

Os limites de resolução taxonômica dos dados morfológicos abordados neste estudo também devem ser avaliados com a inclusão de outras fontes de dados, das quais sequências nucleotídicas seriam uma opção imediata. Reyda (2008) e Bueno (2010) são exemplos ilustrativos da utilidade desta

fonte de dados na resolução taxonômica das linhagens de tetrafilídios presentes em potamotrigonídeos.

Dentro deste contexto, as espécies de ampla distribuição geográfica e baixa especificidade são modelos interessantes para verificar possíveis espécies crípticas que não foram possíveis de identificar com dados morfométricos e merísticos. Adicionalmente, comparados a representantes de outros gêneros de tetrafilídeos parasitas de potamotrigonídeos, membros de *Acanthobothrium* exibem menor prevalência, o que requer um maior número de hospedeiros examinados para atingir a representatividade biogeográfica obtida nas últimas revisões de tetrafilídios de água doce (e.g., Reyda, 2008; Bueno, 2010). Consequentemente, algumas espécies reconhecidas neste trabalho (e.g., *A. terezae* e *A. amazonensis*) ainda dependem de exemplares adicionais para que possamos ter uma noção mais adequada de seus limites de variação morfológica. Mesmo diante das questões que permanecem em aberto, este estudo é uma tentativa de circunscrever as espécies do gênero distribuídas pelos sistemas fluviais da região Neotropical de maneira menos ambígua.

4. CONCLUSÕES

A análise das seis espécies nominais consideradas válidas, para o gênero *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos, revelou uma maior variabilidade morfológica intraespecífica do que até então se acreditava. O refinamento taxonômico obtido neste estudo corroborou a validade de apenas três espécies nominais de *Acanthobothrium*, sendo as demais espécies consideradas sinonímias juniores:

- *Acanthobothrium terezae* Rego & Dias, 1976

Sinonímia:

Acanthobothrium ramiroi Ivanov, 2005.

- *Acanthobothrium quinonesi* Mayes, Brooks e Thorson, 1978

Sinonímias:

Acanthobothrium regoi Brooks, Mayes e Thorson, 1981;

Acanthobothrium peruvienne Reyda, 2008.

- *Acanthobothrium amazonensis* Mayes, Brooks e Thorson, 1978

Adicionalmente, foi possível o reconhecimento de duas novas espécies de *Acanthobothrium* parasitas de potamotrigonídeos, sugerindo que a diversidade do grupo ainda é subestimada:

- *Acanthobothrium* sp. n. 1 e
- *Acanthobothrium* sp. n. 2.

Finalmente, é recomendado aos cientistas que atuam no avanço do conhecimento da diversidade de tetrafilídeos, cautela no uso de caracteres merísticos e morfométricos na diagnose de tetrafilídeos. Além disso, maiores esforços amostrais são necessários para a compreensão dos padrões de variabilidade morfológica destes organismos, pois a representatividade biogeográfica é fundamental para acessar a diversidade destes grupos.

5. LITERATURA CITADA

- Alexander, C. G., (1953). Five new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from Southern California rays. *The Journal of Parasitology* 39: 481-486.
- Appy, R. G. & Dailey, M. D., (1973). Two new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from elasmobranchs of the eastern Pacific. *The Journal of Parasitology* 59: 817-820.
- Baer, J. G., (1948). Contributions a l'étude des cestodes des sélaciens I-IV. Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturalles 71:63-122.
- Brooks, D. R., Mayes, M. A., and Thorson, T. B. 1981. Systematic review of cestodas infecting freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) including four new species from Venezuela. *Proceeding of the helminthological Society of Washington* 48: 43-64.
- Brooks, D. R. & Mayes, M. A., (1978). *Acanthobothrium electricolum* sp. n. e *A. lintoni* Goldstein, Henson e Schlicht 1969 (Cestoda: Tetraphyllidea) em *Narcine brasiliense* (Olfers) (Chondrichthyes: Torpedinidae) da Colômbia. *Journal of Parasitology* 64(4): 617-619.
- Brooks, D. R., (1992). Origins, diversification and historical structure of the helminth fauna inhabiting Neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae) . *The Journal of Parasitology* 78(4), 588-595.
- Bueno, V. M., (2010). Delimitação das espécies em *Rhinebothroides* Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Cestoda: Tetraphyllidea) com ênfase no complexo *Rhinebothroides freitasi* (Rego, 1979). *Dissertação de Mestrado pela Universidade de São Paulo*.
- Caira, J. N. & Durkin, S. M., (2006). A new genus and species of tetraphyllidean cestode from the Spadenose shark, *Scoliodon laticaudus*, in Malaysian Borneo AU. *Comparative Parasitology* 73(1), 42-48
- Caira, J. N., Jensen, K., and Healy, C. J., (2001). Interrelationships among tetraphyllidean and lecanicephalidean cestodes. In: Littlewood, D. T. J., Bray, R. (Eds.), *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor and Francis, London, 135-58.
- Campbell, R. A. & Beveridge, I., (2002) The genus *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) parasitic in Australian elasmobranch fishes. *Invertebrate Systematics* 16, 237-344.
- de Carvalho, M. R., Lovejoy, N. R., and Rosa, R. S., (2003). Family Potamotrygonidae (River Stingrays). In Check list of the freshwater fishes of South and Central, Reis, Roberto E., Kullander, Sven O., J. Ferraris, Carl Jr., 2003, 22 – 28.
- de Carvalho, M. R., Maisey, J., G., and Grande, L., (2004). Freshwater Stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eogene), With The Description of a New Genus and Species and an analysis of Its Phylogenetic Relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of The American Museum of Natural History* 284, 1-136.
- Chervy, L., (2009). Unified terminology for cestodas microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestodes Systematics in 2002-2008. *Folia Parasitologica* 56(3): 199-230.
- Desdevises, Y., Morand, and S. Legendre, P. (2002). Evolution and Determinants of Host Specificity in the Genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Biological Journal of the Linnean Society* 77, 431-443.
- Deynat, P., (2006). *Potamotrygon marinae* n. sp., une nouvelle espèce de raies d'eau douce de Guyane (Myliobatiformes, Potamotrygonidae). *C. R. Biologies* 329, 483–493.
- Domingues, M. V., Pancera, N. C. M., and Marques, F. P. L., (2007) . Monogenoideans parasites of freshwater stingrays (Rajiformes, Potamotrygonidae) from the Negro River, Amazon, Brazil: Species of *Potamotrygonocotyle* (Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle* (Hexabothriidae). *Folia Parasitologica* 54: 177-190.
- Domingues, M. V. & Marques, F. P. L., (2007). Revision of *Potamotrygonocotyle* Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Platyhelminthes: Monogeneoidea: Monocotylidae), with descriptions of four new species from the gills of the freshwater stingrays *Potamotrygon* s (Rajiformes: Potamotrygonidae) from the La Plata river basin . *Systematic Parasitology* 67, 157-174.
- Euzet, L., (1959). Recherches sur les cestodes tétraphyllides des seléciens de cote de France. *Tese apresentada à Faculdade de Ciências de Montpellier, França*, pp. 259.
- Fyler, C. A., (2009). Systematics, biogeography and character evolution in the tapeworm genus *Acanthobothrium*

- van Beneden, 1850. Ph.D. Dissertation, University of Connecticut, 2009.
- Fyler, C. A. & Caira, J. N., (2006). Five new species of *Acanthobothrium* (Tetraphyllidea: Onchobothriidae) from the freshwater stingray *Himantura chaophraya* (Batoidea: Dasyatidae) in Malasian Borneo. *Journal of Parasitology* 92(1): 105-125.
- Fyler, C. A., J. N. Caira, and K. Jensen. 2009. Five new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from an unusual species of *Himantura* (Rajiformes: Dasyatidae) from northern Australia. *Folia Parasitologica* 56(2): 107-128.
- Garman, S., (1877). On the pelvis and the external sexual organs of selachians, with especial reference to the new genera *Potamotrygon* and *Disceus* (with descriptions). *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 19, 197-215.
- Ghoshroy, S. & Caira, J. N., (2001). Four new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from the whiptail stingray *Dasyatis brevis* in gulf of California, Mexico. *Journal of Parasitology* 87(2): 354-372.
- Global Cestode Database. <http://web2.uconn.edu/tapeworm/index.php> (acesso 14/05/2010).
- Goldstein, R. J., (1964). Species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from gulf of Mexico. *The Journal of Parasitology* 5, 656-661.
- Goldstein, R. J., (1967). The genus *Acanthobothrium* van Beneden, 1849 (Cestoda: Tetraphyllidea). *Journal of Parasitology* 53, 455-483.
- Hoberg, E. P., Brooks, D. R., Molina-Ureña, H., and Erbe, E., (1998). *Echinocephalus janzeni* n. sp. (Nematoda: Ganthostomatidae) in *Himantura pacifica* (Chondrichthyes: Myliobatiformes) from the Pacific coast of Costa Rica and Mexico, with historical biogeographic analysis of the genus. *Journal of Parasitology* 84, 571-581.
- Ivanov, V. A. 2004. A new specie of *Rhinebothroides* Mayes, Brooks & Thorson, 1981 (Cestoda: Tetraphyllidea) from ocellate river stingrays in Argentina, with amended descriptions of two other species of the genus. *Systematic Parasitology* 58: 159-174.
- Ivanov, V. A. 2005. A new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) from the Ocellate River Stingray, *Potamotrygon motoro* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae), in Argentina. *Journal of Parasitology* 91(2), 390-396.
- Levron, C., Ternengo, S., Toguebaye, B. S. and Marchand, B., (2005). Ultrastructural description of the life cycle of *Nosema monorchis* n. sp (Microspora, Nosematidae), hyperparasite of *Monorchis parvus* (Digenea, Monorchidae), intestinal parasite of *Diplodus annularis* (Pisces, Teleostei). *European Journal of Protistology* 41(4), 251-256.
- Lovejoy, N. R., (1996). Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and biogeography of neotropical fresh-water stingrays (Potamotrygonidae). *Zoological Journal of Linnaean Society*, 117:, 207-257.
- Lovejoy, N. R., (1997). Stingrays, parasites and Neotropical biogeography: a closer look at Brooks *et al.*'s hypotheses concerning the origins of Neotropical freshwater rays (Potamotrygonidae). *Systematic Biology* 46: 218-230.
- Lovejoy, N. R., Bermingham, E. and Martin, A. P., (1998). South American rays came in with the sea. *Nature* 396, 421-422.
- Lovejoy, N. R., Albert, J. S. and Crampton, W. G. R., (2006). Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 1-9.
- Lovy, J., Wright, G. M. and Speare, D. J., (2007). Ultrastructural examination of the host inflammatory response within gills of netpen reared chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) with Microsporidial Gill Disease. *Fish and Shellfish Immunology* 22(1-2), 131-149.
- Luchetti, N. M., Marques, F. P. L. and Charvet-Almeida, P., (2008). A new species of *Potamotrygonocetus* Brooks & Thorson, 1976 (Eucestoda: Tetraphyllidea) from *Plesiotrygon iwamae* Rosa, Castello & Thorson (Myliobatoidea: Potamotrygonidae) and a redescription of *Potamotrygonocetus chaoi* Marques, Brooks & Araujo, 2003. *Systematic parasitology* 70 (2), 131-145.
- Marques, F. L. P., (2000). Evolution of Neotropical Freshwater Stingrays and Theirs Parasites: Taking into Account Space and Time. *Ph.D. Dissertation, University of Toronto*.

- Marques, F. P. L.; Brooks, D. R.; Lasso, C. A. 2001. Anindobothrium a new genera (Eucestoda: Tetraphyllidea) inhabiting marine and freshwater Potamotrygonidae stingrays. *The Journal of Parasitology* 87(3): 666-672.
- Marques, F. P. L. & Brooks, D. R., (2003). Taxonomic Review of Rhinebothroides (Eucestoda: Tetraphyllidea: Phyllobothriidae), parasites of freshwater stingrays (Rajiformes: Myliobatoidei: Potamotrygonidae). *Journal of Parasitology* 89(5), 944-1017.
- Marques, F. P. L., Brooks, D. R. and Araújo, M. L. G., (2003). Systematics and phylogeny of *Potamotrygonocetus* (Platyhelminthes: Neodermata: Eucestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) with descriptions of three new species from freshwater potamotrygonids (Myliobatoidei: Potamotrygonidae). *Zoologia Scripta* 32(4), 367-396.
- Mayes, M. A., Brooks, D. R. and Thorson, T. B., (1978). Two new species of *Acanthobothrium* van Beneden 1849 (Cestoda; Tetraphyllidea) from freshwater stingrays in South America. *Journal of Parasitology* 64(5), 838-841.
- Mayes, M. A., Brooks, D. R., Thorson, T. B. 1981. Two new Tetraphyllidea cestodas from *Potamotrygon circularis* Garman (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the Itacuaí River Brazil. *Proceedings of Helminthological Society of Washington* 48: 38-42.
- Nadler, S. A, Bolotin, E. and Stock, S. P., (2006). Phylogenetic relationships of *Steinernema* Travassos, 1927 (Nematoda : Cephalobina : Steinernematidae) based on nuclear, mitochondrial and morphological data. *Systematic Parasitology* 63(3), 161-181.
- OriginLab Data Analysis and Graphing Software, 2010. Northhampton, MA, USA. Web: <http://www.originlab.com/index.aspx?go=Downloads/OriginEvaluation>.
- Poulin, R. & Morand, S., (2000). The Diversity of Parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75, 277-293.
- Price, P. W., (1980). Evolutionary Biology of Parasites. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Rergo, A. A. & Dias, A. P. L., (1976). Estudos de Cestóides de Peixes do Brasil. 3ª Nota: Cestóides de Raias Fluviais Paratrygonidae. *Revista Brasileira de Biologia*, 36(4): 941-956.
- Rego, A A, Chubb, J. C & Pavanelli, G. C, (1999). Cestodes in South American freshwater teleost fishes: keys to genera and brief description of species. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (2) 299-367.
- Reyda, F. B. 2008. Intestinal Helminthes of freshwater stingrays in Southeastern Peru, and a new genus and two new species of cestode. *Journal of Parasitology* 94(3): 39-54.
- Roberts, L. S. & Janovy Jr., J, (1996). *Foudation of Parasitology Fifth Edition*. Dubuque (IA): p.659.
- Rosa, R. S., (1985). A systematic revision of the South American freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Ph.D. Dissertation. The College of William and Mary, Williamsburg, Virginia, 542
- Rosa, R. S., de Carvalho, M. R. and Wanderley, C. A., 12(2008). *Potamotrygon boesemani* (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae), a new species of Neotropical freshwater stingray from Surinam. *Neotropical Ichthyology* 6(1).
- Southwell, T., A. R. C. Sc. (Lond), F. L. S. and F. Z. S., (1912). A description of ten new species of cestode parasites from marine fishesof Ceylon, with notes of others cestodes from the same region. *Ceylon Marine Biological Reports* 22: 259-281).
- Southwell, T., (1925). A monograph of Tetraphyllidea with notes on related cestodes. *Liverpool School Trop. Med., Mem.*, (N. S.), (2):1-368.
- Thorson, T. B., Brooks, D. R. and Mayes, M. A., (1983). The evolution of freshwater adaptation in stingrays. *National Geographic Research Report* 15, 663-694.
- Williams, H. H. 1969. The genus *Acanthobothrium* van Beneden 1849 (Cestoda: Tetraphyllidea). *Nytt Magasin for Zoology* 17: 1-56.
- Windsor, D. A., (1998). Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28, 1939-1941.
- Wilcox, D., Dove, B., McDavis, D. & Greer, D. (1995-2002). Freeware distribuído por <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/download.html>.
- Yamaguti, S., (1934). Studies on the helminth fauna of Japan. Part 4. Cestodes of fishes. *Japan Journal of Zoology*, 6(1): 1-112.
- Yamaguti, S., (1952). Studies on the helminth fauna of Japan. Part 49. Cestodes of fishes. *Acta Medicinæ*,

Okayama 8:1-76.

Zheng, Y., Luo, X., Jing, X., Hu, Z. and Cai, X., (2007). Comparison of 18S ribosomal RNA gene sequences of *Eurytrema coelmaticum* and *Eurytrema pancreaticum*. *Parasitology Research* 100(3), 645-646.