UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

Instituto de Biociências de Botucatu - Unesp

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Monogenéticos parasitos de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) procedentes do Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, São Paulo

Melissa Miyuki Osaki Pereira

Botucatu, SP

2024

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

Instituto de Biociências de Botucatu - Unesp

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

Melissa Miyuki Osaki Pereira

Orientador: Prof. Tit. Reinaldo José da Silva

Coorientadora: Dra. Mariana Bertholdi Ebert

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP, Câmpus de Botucatu, São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Botucatu, SP

2024

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA A. CRUZ E SANTOS-CRB 8/10188

Pereira, Melissa Miyuki Osaki.
Monogenéticos parasitos de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) procedentes do Rio Pardo, médio rio Paranapanema, São Paulo / Melissa Miyuki Osaki Pereira. - Botucatu, 2024

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientador: Reinaldo José da Silva
Coorientador: Mariana Bertholdi Ebert
Capes: 20400004

1. Paranapanema, Rio, Bacia (SP e PR). 2 . Peixes - Parasitos. 3. Ectoparasitoses. 4. Filogenia. 5. Peixes de água doce.

Palavras-chave: Bacia do médio rio Paranapanema; Dactylogyridae; Ectoparasitos; Filogenia; Saguiru.

“O conhecimento sozinho não pode dar origem ao valor. É apenas quando o conhecimento é guiado pela sabedoria que o valor é criado. A fonte de sabedoria é encontrada nos seguintes elementos: um senso abrangente de propósito, um poderoso senso de responsabilidade e, finalmente, o desejo compassivo de contribuir para o bem-estar da humanidade.”

Daisaku Ikeda

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, aos meus pais Marcos e Naomi, transbordo gratidão por serem o amor que me acolhe e o apoio que me ampara. Em cada traço de seus ensinamentos e valores, floresce minha eterna inspiração. Vocês são a luz que ilumina meu caminho, o aconchego que aquece minha alma e a esperança que me impulsiona a sempre estar em busca da minha melhor versão. Obrigada por serem os pilares que sustentam meus passos, tornando possível a construção de quem sou hoje.

Ao meu companheiro de vida, pelo amor, incentivo e companheirismo, os dias são mais felizes com você. Gratidão por me apoiar nos meus melhores e piores momentos. É uma alegria partilhar a vida com você.

Ao meu orientador, Prof. Tit. Reinaldo José da Silva, gratidão por ter me aceitado como sua orientada, pela paciência, carinho e ensinamentos. Sua disposição e animação para o desenvolvimento dos projetos e quaisquer empreitadas são inspiradores. Agradeço imensamente tudo que conseguiu transmitir, espero que um dia eu consiga atingir metade do conhecimento que você possui.

À minha coorientadora, Dra. Mariana Bertholdi Ebert, por ter se disponibilizado para me orientar também. Me proporcionando momentos de alegria e aprendizado, gratidão pelo apoio e incentivo, não teria sido o mesmo sem você. Seu amor pelos trematodas e pela molecular é admirável e contagiante, agradeço imensamente pelo carinho e paciência.

A todos os professores e colegas que tive ao longo do mestrado e que contribuíram para a minha formação, pelos conhecimentos e aprendizados. Admiro muito vocês, obrigada por me proporcionarem inúmeros momentos para meu crescimento pessoal e acadêmico.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa, possibilitando e incentivando o desenvolvimento do conhecimento científico.

Agradeço a todos que, de alguma maneira, contribuíram para o desenvolvimento e conclusão não só deste trabalho, mas deste ciclo que se encerra.

Lista de Figuras

Figura 1. Rio Pardo (em vermelho), Médio Rio Paranapanema, São Paulo. (Fonte: CBH-MP, 2007). 10

Figura 2. Exemplar de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo (Ponto 2), município de Botucatu, São Paulo. Escala: 2 cm.....11

Figura 3. *Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi 2016 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino..... 19

Figura 4. *Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca). 23

Figura 5. *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981) parasita de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca). 27

Figura 6. *Urocleidoides* sp. 1 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca). 32

Figura 7. *Urocleidoides* sp. 2 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca) e Vagina (seta vermelha). 35

Figura 8. Gyrodactylidae gen. sp. parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor. 45

Figura 9. Árvore filogenética baseada em sequências parciais de 28S rDNA com topologia proveniente da análise de Inferência Bayesiana mostrando a posição de *Annulotrematoides bonaerensi*s Rossin & Timi, 2016; *Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016; *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981); *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 (em negrito), com sequências de espécies de monogenéticos disponíveis no GenBank. Os números das respectivas sequências estão posteriores aos nomes das espécies, assim como o valor da Máxima Verossimilhança está da Inferência Bayesiana. Todos os valores substituídos por hífen indicam não recuperação de topologia. 51

Lista de Tabelas

Tabela 1. Áreas e seus respectivos pontos de coleta dos espécimes de Cyphocharax modestus (Fernández-Yepez, 1948) Rio Pardo, Médio Paranapanema, São Paulo. 10

Tabela 2. Espécies de monogenéticos encontrados em hospedeiros de Cyphocharax modestus (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema. (NH: número de hospedeiros estudados; P: Prevalência; AM: Abundância média; IMI: Intensidade média de infecção; EP: Erro padrão; PC: Ponto de coleta; B: brânquias). 16

Tabela 3. Medidas (em µm com valor da média, seguidos pelos valores de mínimos e máximos e o número de espécimes analisados) de espécimes de Annulotrematoides bonaerensis Rossin & Timi, 2016, Urocleidoides surianoae Rossin & Timi, 2016 e Urocleidoides triangulus (Suriano, 1981) parasitos de brânquias de Cyphocharax modestus (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo do presente estudo e dos trabalhos de descrição. 29

Tabela 4. Medidas (em µm, com valores de média, seguido pelos valores mínimos e máximos e número de espécimes analisados) de espécimes de Urocleidoides sp. 1 e Urocleidoides sp. 2 parasitos de brânquias de Cyphocharax modestus (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema. 37

Tabela 5. Espécies válidas descritas para o gênero Urocleidoides (CHA: Characiformes; CYP: Cyprinodontiformes; GYM: Gymnotiformes; SIL: Siluriformes). 40

Tabela 6. Lista de monogenéticos incluídos nas análises filogenéticas, com detalhes do hospedeiro, localidade e números de acesso do GenBank das sequências do 28S rDNA parcial. Novas sequências obtidas para o presente estudo estão no início da lista em negrito. 52

Tabela 7. Divergência genética (Tamura-nei, expressa em %) estimada para o gene parcial 28S rDNA dentro de espécies de Urocleidoides spp. obtidos do GenBank e Urocleidoides spp. comparados neste estudo. 56

Tabela 8. Divergência genética (Tamura-nei, expressa em %) estimada para o gene parcial COI mtDNA dentro de espécies de Urocleidoides spp. obtidos do GenBank e Urocleidoides spp. comparados neste estudo. 58

Sumário

RESUMO 2

ABSTRACT 3

1. INTRODUÇÃO 4

1.1. Diversidade de parasitos de peixes na região Neotropical 4

1.2. Monogenéticos parasitos de peixes 5

1.3. Estudos moleculares com monogenéticos 7

2. OBJETIVOS 8

2.1. Objetivo geral 8

2.2. Objetivos específicos 8

3. MATERIAL E MÉTODOS 9

3.1. Caracterização da área de estudo 9

3.2. Coleta dos hospedeiros 11

3.3. Coleta, processamento e identificação dos parasitos 12

3.4. Análise dos parasitos 12

3.4.1. Análise morfológica e índices ecológicos 12

3.4.2. Análise molecular e filogenética 12

3.5. Depósito de material 14

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO 14

4.1. Amostragem de hospedeiros e parasitos 14

4.2. Descrição morfológica das espécies 17

Annulotrematoides bonaerensis Rossin & Timi, 2016 17

Urocleidoides surianoae Rossin & Timi, 2016 22

Urocleidoides triangulus (Suriano, 1981) 25

Urocleidoides sp. 1 31

Urocleidoides sp. 2 34

Gyrodactylidae gen. sp. 44

4.3. Análise molecular e filogenética 46

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 60

6. REFERÊNCIAS 61

RESUMO

A região Neotropical se destaca por abrigar uma vasta diversidade de peixes de água doce, junto com uma ampla variedade de parasitos que desempenham um papel essencial na regulação das populações de hospedeiros e na estruturação das comunidades aquáticas. A classe Monogenea, que compreende parasitos majoritariamente de peixes, é particularmente diversificada na região, com mais de 60 gêneros propostos. Essa biodiversidade pode ser explorada de maneira abrangente, desde inventário de espécies, inferindo relações evolutivas entre hospedeiro e parasito, até aspectos que podem atuar como reguladores de abundância ou densidade das populações de hospedeiros. Portanto, é de suma importância caracterizar e compreender as comunidades de parasitos presentes nos ecossistemas. Neste cenário, dentre os grupos de peixes da região Neotropical, a ordem Characiformes possui grande diversidade de espécies, sendo mais de 1.800 encontrados exclusivamente em ambientes de água doce. Em virtude disso, o objetivo deste trabalho foi inventariar a biodiversidade de monogenéticos parasitos de *Cyphocharax modestus* coletados entre 2020 a 2023 no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, São Paulo. Para isso, foram coletados 67 indivíduos da espécie em diferentes pontos, e investigados quanto a sua fauna de parasitos monogenéticos. Com base nos dados morfológicos, foi possível identificar cinco táxons de monogenéticos pertencentes aos gêneros *Annulotrematoides* (1) e *Urocleidoides* (4) da família Dactylogyridae, e um táxon pertencente à família Gyrodactylidae. Dessas seis, duas novas espécies de *Urocleidoides* são apresentadas, suportadas por dados morfológicos e moleculares (28S rDNA e COI mtDNA). Os resultados gerais demonstraram a riqueza de monogenéticos na espécie *C. modestus* na localidade do presente estudo, contribuindo com a primeira sequência de uma espécie do gênero *Annulotrematoides*, sequências de *Urocleidoides* das espécies *U. surianoae* e *U. triangulus*, e das duas novas espécies. Além disso, análises filogenéticas contribuíram para o conhecimento da diversidade ainda em processo de evidenciação da região Neotropical de maneira que foi possível verificar a necessidade de revisão dos gêneros *Annulotrematoides* e *Urocleidoides*.

Palavras-chave: Bacia do Médio Rio Paranapanema, Dactylogyridae, saguiru, ectoparasitos, filogenia.

ABSTRACT

The Neotropical region stands out for hosting a vast diversity of freshwater fishes, along with a wide variety of parasites that play an essential role in regulating host populations and structuring aquatic communities. The Monogenea class, which includes fish parasites, is particularly diverse in the region, with more than 60 described genera. This biodiversity can be comprehensively explored, from species inventory to inferring evolutionary relationships between hosts and parasites and examining aspects that may act as regulators of host population abundance or density. Therefore, it is of utmost importance to characterize and understand the parasite communities present in ecosystems. In this context, among the fish groups in the Neotropical region, the Characiformes order has a high abundance of species, with more than 1,800 found exclusively in freshwater environments. Due to this, the objective of this study was to survey the biodiversity of monogenean parasites in *Cyphocharax modestus* collected between 2020 and 2023 from the Pardo River, Middle Paranapanema River, São Paulo. For this purpose, 67 individuals of the species were collected at different points and investigated for their monogenean parasite fauna. Based on morphological data, it was possible to identify five monogenean taxa belonging to the genera *Annulotrematoides* (1) and *Urocleidoides* (4) from the family Dactylogyridae, as well as one taxon from the Gyrodactylidae family. Among these six, two new species of *Urocleidoides* were identified, supported by both morphological and molecular data. The overall results demonstrated the richness of monogeneans in the species *C. modestus* in the study area, contributing with the first sequence of a species of *Annulotrematoides*, sequences of *Urocleidoides* species (*U. surianoae* and *U. triangulus*), and the two new species. The phylogenetic analysis adds to the understanding of the diversity still in the process of being revealed in the Neotropical region, highlighting the need for a revision of the genera *Annulotrematoides* and *Urocleidoides*.

Keywords: Middle Paranapanema River Basin, Dactylogyridae, saguiru, ectoparasites, phylogeny.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Diversidade de parasitos de peixes na região Neotropical

A diversidade biológica global tem sido amplamente discutida nos dois últimos séculos, e alguns pesquisadores defendem que o estudo dos parasitos é fundamental e não deve ser negligenciado. Contudo, a pesquisa sobre a sistemática e a biodiversidade parasitária mundial permanece restrita, devido a fatores intrínsecos que vão desde a subvalorização dessa área de conhecimento até as dificuldades enfrentadas nos estudos de campo (Brooks & Hoberg, 2001; Poulin & Morand, 2004). Em particular, os peixes configuram a classe de vertebrados que apresenta uma das maiores diversidades de parasitos conhecidos. Isso se deve ao fato de terem estabelecido longas associações com uma grande variedade de formas de invertebrados ao longo do tempo. Como resultado, os parasitos de peixes neotropicais de água doce são representados por vários grupos taxonômicos, incluindo Protozoários, cnidários (Myxosporida), monogenéticos (Monogenea), trematódeos (Digenea), cestoides (Cestoda), nematoides, acantocéfalos (Acanthocephala), artrópodes (Copepoda, Branchiura e Isopoda), anelídeos (Hirudinea) e pentastomídeos (Pentastomida) (Thatcher, 2006).

Essa biodiversidade pode ser explorada de maneira abrangente, não se limitando apenas ao inventário de espécies, mas também através de estudos das relações entre hospedeiro e parasito em resposta às pressões ambientais (Poulin & Morand, 2004). Neste contexto, é de suma importância caracterizar e compreender as comunidades de parasitos presentes nesses ecossistemas, bem como suas interações bióticas e abióticas. Isso é fundamental para aprofundar o conhecimento sobre os processos evolutivos relacionados à dinâmica entre hospedeiro e parasito.

Neste cenário, a região Neotropical é notável por abrigar a mais ampla diversidade de peixes de água doce do planeta. Apesar disso, a estimativa precisa ou o conhecimento total de espécies ainda permanece incerto (Bertaco *et al.*, 2016). Uma das estimativas apontou aproximadamente 7.000 espécies (Albert & Reis, 2011), sendo que cerca de 2.587 ocorrem nos rios brasileiros (Buckup *et al.*, 2007). A riqueza de peixes em águas continentais está associada a diversos mecanismos, como o funcionamento e a dinâmica de rios, lagos, áreas alagadas, represas e, principalmente, o ciclo hidrológico (Tundisi *et al.*, 2006). Dentro dessa perspectiva, a riqueza de parasitos de peixes é igualmente notável no Brasil, proporcional à diversidade de peixes de água doce (Eiras *et al.*, 2010), contudo, até o momento presente, apenas uma pequena parcela dessa riqueza foi devidamente explorada (Eiras *et al.*, 2011).

A ordem Characiformes compreende mais de 1.800 espécies de peixes encontrados exclusivamente em ambientes de água doce, sendo que 85% delas ocorrem na região Neotropical (Reis *et al*., 2003). Os peixes dessa ordem possuem corpos cobertos por escamas, exceto na região da cabeça, e apresentam a característica nadadeira adiposa, embora algumas espécies da família Erythrinidae tenham perdido essa estrutura ao longo da evolução (Reis *et al*., 2003).

Dentre as famílias pertencentes à ordem Characiformes, está a Curimatidae, a qual é constituída por diversas espécies de peixes conhecidos popularmente como saguirus, birus e manjubas (Reis *et al*., 2003). Esses peixes são encontrados na América do Sul e Sudeste da América Central, habitando ambientes de lagoas e rios (Graça & Pavanelli, 2007; Nelson, 1994). Em sua maioria, apresentam pequeno porte, corpo fusiforme e se diferenciam de outros membros dos Characiformes pela ausência de dentes em sua fase adulta (Vari, 1989).

Cyphocharax modestus (Fernández-Yépez, 1948), é uma espécie de curimatídeo, popularmente conhecido como saguiru do rabo vermelho. São peixes de corpo fusiforme e pequeno porte, podendo atingir até 14,9 cm de comprimento padrão. Sua linha lateral é composta por 31 a 36 escamas, e a barbatana caudal apresenta cerca de 19 raios. As nadadeiras são avermelhadas, enquanto a cor base do corpo é prateada, com uma tonalidade marrom-escuro pouco perceptível ao longo da linha lateral até a margem distal dos raios medianos da nadadeira caudal, que se tornam um pouco maiores no pedúnculo caudal. Essa espécie possui uma boca terminal, e o pré-maxilar e maxilar são desprovidos de dentição (Brandão *et al*., 2021; Graça & Pavanelli, 2007; Vari, 1992). A espécie *C. modestus* possui importância ecológica nas comunidades de peixes neotropicais, uma vez que está relacionada aos processos de ciclagem de nutrientes, devido ao seu hábito alimentar detritívoro, e ao consumo de algas acumuladas no fundo dos corpos d'água (Giora & Fialho, 2003; Pavanelli *et al*., 2008; PeixeBr, 2019). Além disso, é utilizado como recurso alimentar pela população por meio da pesca artesanal realizada em rios e lagos onde esta espécie ocorre.

1.2. Monogenéticos parasitos de peixes

A classe Monogenea compreende helmintos pertencentes ao filo Platyhelminthes, os quais possuem como características morfológicas gerais o corpo achatado dorso-ventralmente, podendo ser alongado ou discoide, com simetria bilateral (Brusca & Brusca, 2007). Esses indivíduos são principalmente ectoparasitas de peixes, parasitando suas brânquias, superfície corporal, cavidade nasal e, em menor quantidade, os ureteres e ductos intestinais. Além disso, algumas espécies são encontradas parasitando anfíbios e répteis aquáticos (na boca, cloaca e

bexiga urinária), lulas, crustáceos e, de forma excepcional, uma única espécie, *Oculotrema hippopotami* Stunkard, 1924, foi registrada parasitando mamíferos (Boeger & Vianna, 2006; Pavanelli *et al*., 2008; Takemoto *et al*., 2013).

A família Dactylogyridae Bychowsky, 1933 abriga a maior diversidade de monogenéticos parasitos de peixes na região Neotropical, especialmente em águas continentais da América do Sul, com mais de 60 gêneros propostos só na fauna Amazônica, sendo que a maioria ainda não foi testada filogeneticamente e algumas já são reconhecidas por serem não monofiléticas (Boeger & Vianna, 2006; Kmentová *et al*. 2022). Essa família é altamente diversificada e compreende nove subfamílias (Kritsky & Boeger, 1989). Devido à sua elevada diversidade, ainda não totalmente conhecida, bem como ao interesse econômico relacionado a perdas na piscicultura e à diversidade de órgãos de fixação e morfologia geral, esse grupo de parasitos tem atraído um elevado número de pesquisadores dedicados a estudá-los (Poulin, 2002).

No entanto, a pesquisa quanto aos monogenéticos no Brasil é uma área relativamente recente, se considerar que até o ano de 1965, somente duas espécies haviam sido catalogadas em território brasileiro: *Fredericianella ovicola* Brandes, 1894 e *Capsala laevis* (Verril, 1874) (Cohen, 2013). Nas últimas décadas, as descrições de novas espécies e registros geográficos têm se concentrado na região amazônica (Boeger & Kritsky, 1988; Kritsky *et al.*, 1988, 1983, 1985, 1986, 1995, 1996, 1997, 1998; Cohen *et al.*, 2013) e na região do Alto rio Paraná (Lizama, *et al.*, 2004; Takemoto *et al.*, 2009; Karling *et al.*, 2011, 2014; Guidelli *et al.*, 2006, 2011; Cohen *et al.*, 2013). Estudos sobre a fauna destes parasitos em peixes da região do Alto rio Paranapanema iniciaram em 2011 e apenas 12 das 54 espécies de peixes listada por Sousa *et al.* (2016) para esta bacia, tiveram sua fauna inventariada resultando no registro de mais de 55 táxons de monogenéticos parasitos encontrados (Narciso *et al.*, 2014; Yamada *et al.*, 2015; Acosta *et al.*, 2016; Zago *et al.*, 2017; Yamada *et al.*, 2018; Zago *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2021; Zago *et al.*, 2021; Yamada *et al.* 2023).

Em um levantamento recente sobre o número de espécies de monogenéticos no Brasil, Luque *et al.* (2017) relataram 471 espécies em nosso país. Entretanto, o número atual é maior uma vez que várias espécies foram publicadas desde então (Franceshini *et al.*, 2020; Zago *et al*. 2021; Yamada *et al*. 2023; Santos Neto e Domingues, 2023; Osaki-Pereira *et al*., 2023; Hasuike *et al*. 2024)

A classe Monogenea inclui espécies, entre os grupos de parasitos, com alto grau de especificidade de hospedeiros (Kearn, 1998; Whittington *et al.* 2000). Existem espécies que são altamente específicas restritas a um único hospedeiro ou alguns hospedeiros que são

relacionados, e espécies que possuem especificidade de nicho (restritos a micro-habitats no mesmo hospedeiro). Estudos sugerem que esta especificidade de hospedeiro pode ter imposto uma especiação paralela entre a diversificação de peixes hospedeiros e monogenéticos parasitos, criando uma correspondência entre hospedeiros e filogenia do parasito (Kearn, 1998; Šimková *et al.*, 2006). Assim, monogenéticos são bons alvos para investigar a co-evolução de parasitos.

1.3. Estudos moleculares com monogenéticos

O uso da ferramenta molecular aliada a análises morfológicas para dactilogirídeos da região Neotropical tem sido essencial para um maior suporte nas definições de espécies e gêneros, para o esclarecimento de questões relacionadas à monofilia de alguns gêneros e suporte nas classificações de acordo com a evolução do grupo (Mendoza-Palmero *et al.*, 2015, 2017; Acosta *et al.*, 2017; Franceschini *et al.* 2018; 2020). No entanto, os estudos anteriormente citados basearam-se apenas em sequências parciais do gene ribossomal 28S que representa um gene relativamente conservado (Mendoza-Franco *et al*. 2018). Diante disto, surge a necessidade de incorporar maior quantidade de sequências genéticas, espécies e análises moleculares filogenéticas com genes mais variáveis para dactilogirídeos, como os mitocondriais (COI, 16S, 12S), seguindo literatura pertinente. Dessa forma, pode-se obter melhor resolução das relações intra e interespecíficas e esclarecer as questões levantadas a respeito da evolução dos grupos dentro das subfamílias de Dactylogyridae.

Com base na literatura apresentada, observa-se que a importância de expandir o conhecimento sobre a diversidade de espécies de monogenéticos, focando não só nas análises morfológicas, mas também em análises filogenéticas, a fim de contribuir com a ampliação de conhecimento quanto à esse grupo, considerando sua frequência de ocorrência em peixes em rios de água doce, foi conduzido um inventário da biodiversidade desse grupo de parasitos em *C. modestus* no Rio Pardo, médio Rio Paranapanema, São Paulo.

2. OBJETIVOS

2.1.Objetivo geral

Investigar a diversidade, taxonomia e sistemática de monogenéticos de *C. modestus* coletados ao longo do gradiente longitudinal (da nascente à foz) do Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, São Paulo.

2.2.Objetivos específicos

- Inventariar a fauna de monogenéticos parasitos de *C. modestus* do Rio Pardo, SP;
- Identificar as espécies de monogenéticos encontrados ao menor nível taxonômico possível com base em análises morfológicas e moleculares;
- Descrever espécies novas de monogenéticos com base em análises morfológicas e moleculares;
- Reconstruir a história filogenética utilizando dados moleculares (28S rDNA e COI mtDNA) das espécies de monogenéticos encontrados.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Caracterização da área de estudo

A Bacia Hidrográfica do Rio Pardo (BHRP) é componente da Unidade de Gerenciamento de Recursos Hídricos 17 - UGRHI 17, constituinte da Bacia do Médio Paranapanema. Esse rio, que é considerado um dos rios mais bem preservados do estado de São Paulo, nasce na Serra do Limoeiro próximo ao município de Pardinho – São Paulo (a 979 m de altitude) e percorre o estado (no sentido Leste-Oeste) por cerca de 264 km até sua foz no município de Salto Grande/SP (a 387 m de altitude), onde desagua no rio Paranapanema (Figura 1). Durante o seu percurso, o Rio Pardo e seus afluentes (por exemplo, Rio Novo na margem esquerda e Rio Claro na margem direita) transpassam as áreas urbanas de vários municípios paulistanos, como: Águas de Santa Bárbara, Avaré, Bernardinho de Campos, Botucatu, Canitar, Cerqueira César, Chavantes, Óleo, Ourinhos, Iaras, Itatinga, Manduri, Pratânia e Santa Cruz do Rio Pardo. (Peron & Piroli, 2011).

Além do seu uso na captação de água para abastecimento urbano, o Rio Pardo é de grande importância econômica para a região, uma vez que as populações dos municípios por ele abastecido usam suas águas para diversos fins, como, por exemplo, irrigação de terras agrícolas, dessedentação de animais ou até mesmo para o uso recreativo para lazer, pesca artesanal e turismo.

A BHRP abrange uma área total de cerca de 4.801.095 km2, com perímetro de 622,1 km e variação de altitude de 615 m, variando desde 1.002 m de altitude em sua borda superior no município de Pardinho até 387 m de altitude na sua foz em Salto Grande (Peron & Piroli, 2011). Parte da bacia encontra-se protegida pela APA Corumbataí, Botucatu e Tejupá, que visa proteger os recursos naturais de três regiões fisiográficas: Depressão Periférica, Frente e Reverso da "Cuesta" de Botucatu (Souza *et al*., 1985).

Com relação ao clima e vegetação, a região apresenta um clima do tipo mesotérmico que é caracterizado por apresentar um verão com chuvas intensas e inverno seco, temperaturas amenas (média anual em torno de 20 °C) e o índice pluviométrico entre 1.100 e 1.700 mm anuais (Grossi, 2003). A despeito da vegetação, a BHRP tem como vegetação nativa da Mata Atlântica do Interior, denominada de Floresta Estacional Semidecidual (Peron & Piroli, 2011).

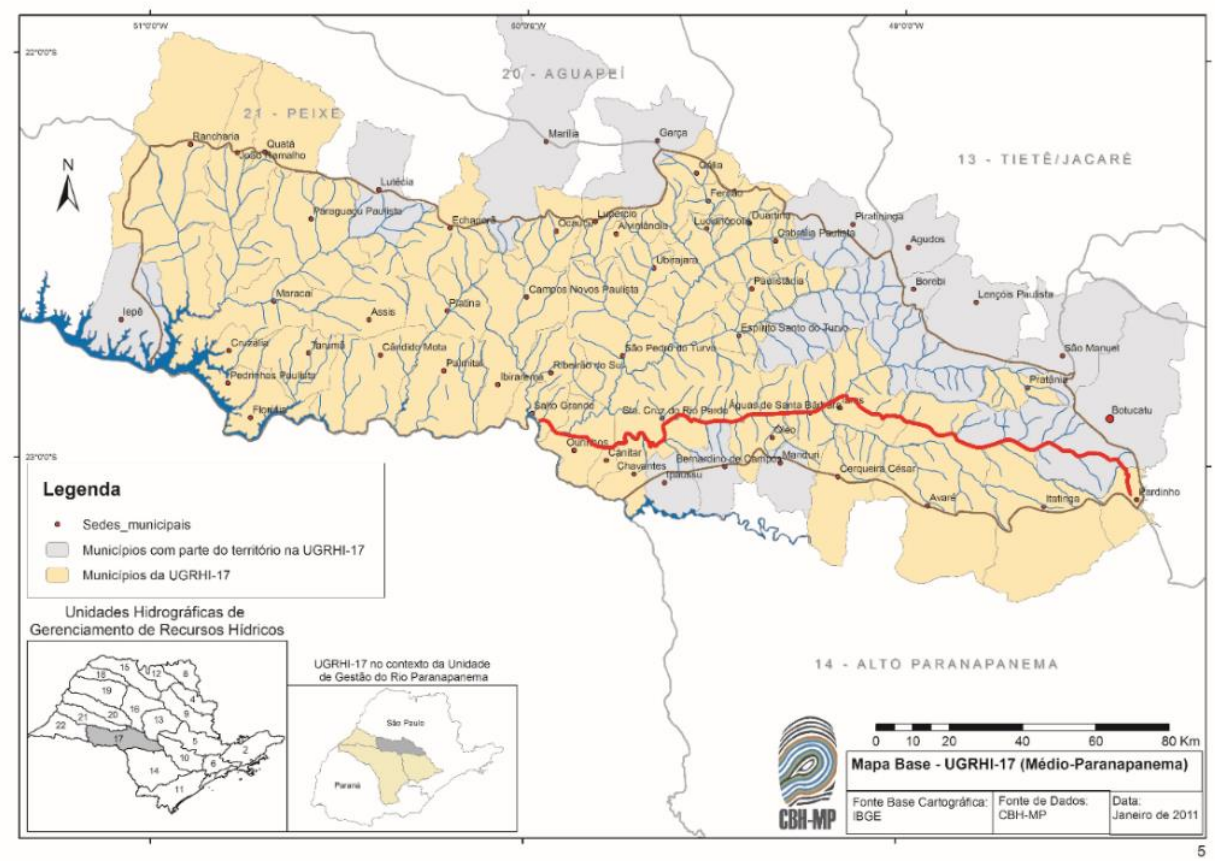


Figura 1. Rio Pardo (em vermelho), Médio Rio Paranapanema, São Paulo. (Fonte: CBH-MP, 2007).

O projeto foi realizado em distintos pontos de coleta ao longo do Rio Pardo, espécimes de *C. modestus* foram coletados em 5 pontos diferentes (Tabela 1), os quais foram agregados em 3 áreas de acordo com as características gerais do entorno:

Tabela 1. Áreas e seus respectivos pontos de coleta dos espécimes de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yepez, 1948) Rio Pardo, Médio Paranapanema, São Paulo.

Áreas	Pontos	Coordenadas geográficas*	Característica gerais
1	1	23° 0'19.00"S 48°22'34.25"O	Riachos da região da nascente do rio Pardo.
	2	22°59'59.76"S 48°22'37.38"O	
2	3	22°59'22.07"S 48°26'26.20"O	Trecho médio do rio com lagoas artificias para captação de água.
	4	22°59'34.00"S 48°26'52.13"O	
3	5	22°53'13.24"S 49° 2'9.75"O	Trecho de rio lótico, entorno com mata ciliar e plantação de cana-de açúcar.

*Coordenadas obtidas pelo software Google Earth Pro versão 7.3.

3.2.Coleta dos hospedeiros

A coleta foi autorizada pelo ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) sob o número de licença SISBIO (Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade) #60640-1.

Os indivíduos de *C. modestus* (Figura 2; Tabela 1) foram coletados nos trechos amostrados utilizando-se de diferentes aparatos de pesca, de acordo com as características e necessidades do local. Todos os peixes foram eutanasiados por secção da medula espinhal, e todos os procedimentos seguiram os princípios éticos na pesquisa animal aprovados pelo CEUA (Comitê de Ética no Uso de Animais #1150) do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. O máximo de espécimes de *C. modestus* foram necropsiados e analisados a fresco em campo, e quando necessário foram submetidos à congelamento individualizado por espécime e transportados até o Laboratório de Parasitologia de Animais Silvestres no Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Estado de São Paulo, onde foram posteriormente analisados.

Dos peixes capturados foram obtidos os seguintes dados: data de cada coleta, ponto da amostragem, comprimento total (cm), comprimento padrão (cm) e peso total (gramas). Para fins de registro, um exemplar de hospedeiro de cada um dos pontos coletados foi fixado e depositados na coleção de peixes do Laboratório de Biologia e Genética de Peixes da Universidade Estadual Paulista (UNESP), no município de Botucatu, São Paulo.



Figura 2. Exemplar de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo (Ponto 2), município de Botucatu, São Paulo. Escala: 2 cm.

3.3. Coleta, processamento e identificação dos parasitos

Os monogenéticos coletados foram processados de acordo com técnicas parasitológicas apresentadas por Eiras *et al*. (2006). Os espécimes analisados em campo e os congelados, foram submetidos à verificação do peso com o auxílio de uma balança de precisão e logo após a morfometria do corpo com o auxílio de uma régua, considerando as medidas: comprimento padrão (cm) e comprimento total (cm). Para análise da superfície foi feita uma lavagem com auxílio de uma pisseta ao longo de todo o corpo de indivíduo e o conteúdo armazenado em placa de Petri. Foram feitas incisões nas narinas, seguida da sua lavagem com água destilada e o conteúdo armazenado em placas de Petri. Posteriormente, as brânquias foram removidas e os oito arcos branquiais separados em placas de Petri com água destilada. Logo após todos os conteúdos foram examinados em busca de monogenéticos.

Exemplares dos monogenéticos encontrados foram preparados em lâmina empregando os meios de Hoyer ou Gray e Wess, visando o estudo das estruturas esclerotizadas (barras, ganchos e âncoras do haptor e complexo copulatório masculino) destes parasitos (Kritsky *et al*., 1986; Eiras *et al*., 2006). Amostras dos parasitos também foram mantidas em álcool 70% para serem estudadas após coloração com tricrômico de Gomori para estudos de seus órgãos internos (Kritsky *et al*., 1986). Por fim, amostras de um indivíduo de cada um dos táxons foram armazenadas em álcool etílico absoluto (Sigma®) para realização de estudos moleculares.

3.4. Análise dos parasitos

3.4.1. Análise morfológica e índices ecológicos

Toda a análise morfológica e morfométrica dos parasitos encontrados foram feitas utilizando microscópio com contraste diferencial de interferência (Leica DM5000 B, Leica Microsystems) equipado com câmera (Leica DFC295).

Para os descritores ecológicos de prevalência, intensidade e abundância de cada componente das comunidades parasitárias foram calculados de acordo com Bush *et al*. (1997).

3.4.2. Análise molecular e filogenética

Para o sequenciamento dos genes 28S rDNA e COI mtDNA de representantes de cada espécie de parasitos, a extração foi realizada a partir de amostras fixadas em etanol absoluto. O DNA genômico foi extraído usando o kit Qiagen Dneasy® Blood and Tissue de acordo com o protocolo do fabricante.

Antes da extração do DNA, cada espécime de monogenético foi colocado em uma lâmina com uma gota de água ou etanol, coberto com uma lamínula e examinado morfologicamente sob o microscópio para confirmar a identidade da espécie. O DNA genômico total de um espécime de cada táxon foi extraído, e o volume final para cada amostra obtida foi de 30 µl.

As amplificações dos fragmentos dos genes alvo foram realizadas por reação em cadeia da polimerase convencionais (PCR) usando 3 µl do DNA extraído, 12,5 µl de 2× MyFi™ Mix (Bioline, Taunton, MA, EUA), 1 µl de cada primer e 7,5 µl de H^2Oultrapura, em um volume final de 25 µl. O gene 28S rDNA foi amplificado e sequenciado usando os conjuntos de primers: 382F (5′-AGC TGG TGG AGT CAA GCT TC-3′) e 1289R (5′-TGC TCA CGT TTG ACG ATC GA-3′) (Yamada *et al*. 2023); O seguinte perfil de amplificação foi aplicado: desnaturação inicial do DNA a 95 °C por 5 minutos, seguida de 40 ciclos de amplificação a 95 °C por 30 segundos, 56 °C por 30 segundos e 72 °C por 2 minutos, e uma extensão final a 72 °C por 10 minutos (Yamada *et al*. 2023).

Para o gene COI mtDNA, os primers usados para amplificação e sequenciamento foram COI Mono 5 (5'-TAA TWG GTG GKT TTG GTA A-3') e COI Mono 3 (5'-TAA TGC ATM GGA AAA AAA CA-3') (Plaisance *et al*., 2008). O perfil de termociclagem aplicado foi o seguinte: uma desnaturação inicial a 94 °C por 3 minutos, seguida de 40 ciclos de amplificação a 94 °C por 30 segundos, 47 °C por 30 segundos e 72 °C por 1 minuto e 30 segundos, e uma extensão final a 72 °C por 7 minutos.

Os produtos da PCR (2,0 µl) foram verificados em gel de agarose (1%) usando o corante fluorescente GelRed™ e o tampão de carga para confirmar o tamanho e o rendimento dos amplicons. Os amplicons foram purificados com o reagente de Purificação de PCR ExoSAP-IT Express e sequenciados usando o kit BigDye v.3.1 Terminator Cycle Sequencing (Applied Biosystems) ver qual o sequenciador

As sequências obtidas foram editadas no Sequencher® v.5.2 (Gene Codes) e para verificar a genuinidade delas foi utilizado o programa BLAST (http://blast.ncbi.nlm.nih.gov), onde as sequências obtidas foram alinhadas localmente com outras sequências previamente disponíveis no GenBank.

As sequências serão alinhadas através do software Geneious versão 7.1.3 usando os parâmetros padrões do algoritmo MUSCLE, e extremidades cortadas considerando as menores sequências.

Antes de realizar as análises filogenéticas, foi utilizado o programa jModelTest 2 (Posada, 2008), acessado por meio da plataforma online CIPRES (Miller *et al*., 2010), para

escolher o melhor modelo evolutivo com base no critério de informação de Akaike (AIC), tanto para a análise de Máxima Verossimilhança (MV) quanto para a Inferência Bayesiana (IB).

As relações filogenéticas foram estimadas para cada alinhamento usando métodos de Inferência Bayesiana (IB) e Máxima Verossimilhança (MV). As análises de IB foram conduzidas com o software MrBayes (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) na plataforma online CIPRES (Miller *et al*., 2010). Foram executadas as cadeias de Monte Carlo da cadeia de Markov (MCMC) por 10^6 gerações, salvando a topologias da melhor árvore a cada 100 gerações. As primeiras 250.000 gerações foram descartadas como burn-in e, da arvore consenso final foram considerados como suportados apenas os nós com probabilidades posteriores (pp) superiores a 95%. As análises de ML foram realizadas com RAxML versão 8 (Guindon & Gascuel, 2003) na plataforma online CIPRES (Miller *et al*., 2010), com 1.000 gerações de bootstrap. Somente os nós que apresentaram os valores de bootstrap superiores a 70% foram considerados bem suportados.

A divergência genética par a par foi calculada usando o modelo Tamura-nei para as sequências de 28S rDNA e COI mtDNA, calculado através do software MEGA11 (Tamura *et al*., 2021). A variação da taxa entre sítios foi modelada com uma distribuição gama, e todas as posições ambíguas foram eliminadas para cada par de sequências.

As topologias das árvores resultantes das análises de BI e ML foram visualizadas no FigTree versão 1.4.4 (Rambaut, 2020) e editadas no CorelDraw X8.

3.5.Depósito de material

Material-tipo e espécimes representativos de monogenéticos encontrados serão depositados na Coleção Helmintológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (CHIOC). Outros espécimes representativos foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto de Biociências (CHIBB), Unesp, Câmpus de Botucatu.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Amostragem de hospedeiros e parasitos

No total, foram analisados 67 espécimes de *C. modestus*, os quais apresentaram valores [média ± desvio padrão (amplitude)] de comprimento padrão 9 ± 2 (6 - 16) e comprimento total 14 ± 3 (10 - 17). Todos foram pesquisados quanto a presença de parasitos monogenéticos nas brânquias, superfície e cavidade nasal, mas todos os espécimes do presente estudo foram encontrados parasitando exclusivamente as brânquias. Assim, considerando todas os espécimes

de hospedeiros analisados, foram recuperados 42 espécimes de monogenéticos pertencentes a 6 táxons distintos.

As maiores ocorrências foram encontradas nos hospedeiros coletados nos pontos 4 e 5, os quais pertencem respectivamente às áreas 2 e 3. Cinco dos seis táxons estavam presentes em hospedeiros de um desses dois pontos, sendo que a maior prevalência apresentada foi de *Urocleidoides* sp. 1 (Tabela 2).

Tabela 2. Espécies de monogenéticos encontrados em hospedeiros de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema. (NH: número de hospedeiros estudados; P: Prevalência; AM: Abundância média; IMI: Intensidade média de infecção; EP: Erro padrão; PC: Ponto de coleta; B: brânquias).

Parasito	P (%)	AM ± EP	IMI ± EP (Min-Max)	PC
***Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi, 2016**	6	0,1 ± 0,03	2 ± 0,4 (1-3)	2,3,4 e 5
***Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016**	3	0,04 ± 0,02	1,5 ± 0,25 (1-2)	2 e 4
***Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981)**	4,5	0,05 ± 0,02	1 ± 0,1	2, 4 e 5
***Urocleidoides* sp. 1**	14,9	0,3 ± 1,8	1,8 ± 0,2 (2-3)	2,3,4 e 5
***Urocleidoides* sp. 2**	7,5	0,1 ± 0,03	1,4 ± 0,8 (1-2)	2, 4 e 5
Gyrodactylidae gen. sp.	1,5	0,01 ± 0,001	1 ± 0,1	3

4.2. Descrição morfológica das espécies

Filo Platyhelminthes Gegenbaur, 1859
Classe Monogenea Van Beneden, 1858
Ordem Dactylogyridea Bychowsky, 1937
Família Dactylogyridae Bychowsky, 1933

Gênero *Annulotrematoides* Kritsky & Boeger, 1995

Diagnose: Corpo compreendendo região cefálica, tronco, pedúnculo e haptor; sulcos longitudinais ventrais entre as extremidades do tegumento do corpo e incompletas na porção posterior do tronco. Tegumento fino. Lobos cefálicos, órgãos cefálicos e glândulas cefálicas presentes. Olhos presentes. Boca ventral; faringe muscular, glandular; esôfago curto para inexistente; dois cecos intestinais, confluente posterior às gônadas, sem divertículos. Poro genital médio-ventral. Gônadas intercecais, sobrepostas; testículo dorsal ao ovário. Vesícula seminal formada pela dilatação de ducto deferente; dois reservatórios prostáticos. Complexo copulatório compreendendo órgão copulatório tubular, peça acessória; peça acessória compreendendo processo de articulação proximal e haste distal. Oviduto curto, útero delicado, abertura da vagina na parte esquerda do corpo (sinistral). Receptáculo seminal formado pela dilatação do ducto vaginal. Vitelária presente no tronco e ausente na região dos órgãos reprodutivos. Haptor composto por âncoras/barras complexa dorsal e ventral; 14 ganchos. Âncoras simples; barra ventral com processo anteromedial; ganchos similares, cada um com o polegar ereto e haste compreendendo duas subunidades. Parasitos de brânquias de peixes curimatídeos da região Neotropical.

Annulotrematoides bonaerensis Rossin & Timi, 2016
(Figura 3, Tabela 3)

Hospedeiro Tipo: *Cyphocharax voga* (Hensel, 1870) (Characiformes: Curimatidae).

Hospedeiro do presente estudo: *Cyphocharax modestus* (Fernández – Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Localidades Tipo: Lago Chascomús (35°35’ S – 58°01’ O), Buenos Aires, Argentina (Rossin & Timi, 2016).

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 6% (4 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 8 espécimes.

Abundância média: 0,1 ± 0,03.

Intensidade média de infestação: 2 ± 0,4 (1-3).

Descrição: Corpo alongado com superfície corporal anelada. Três pares de lobos cefálicos desenvolvidos, um lateral e dois anteriores. Quatro manchas ocelares equidistantes; grânulos acessórios frequentemente presentes na região cefálica, anterior à faringe. Faringe esférica, muscular, com esôfago curto. Haptor globoso; com âncora ventral maior que a dorsal. Barra ventral com projeção anteromedial bilobada e extremidades expandidas. Barra dorsal amplamente em forma de "U", com extremidades ligeiramente robustas e direcionadas para trás. Ganchos semelhantes em forma e tamanho, com distribuição Ancyrocephalinae (Mizelle, 1936); com hastes compostas por 2 subunidades; subunidade proximal expandida. Órgão copulatório masculino (COM) em forma de "J", com base expandida e extremidade distal reta. Peça acessória articulada com a base do cirro em forma de grampo, composta por 2 subunidades; subunidade ventral maior e servindo como guia para o cirro. Vitelária densa distribuída por todo tronco, menos densa na região dos órgãos reprodutivos; oviduto, oótipo e útero não observados. Vagina pouco esclerotizada, sinistral. Ovos não observados.

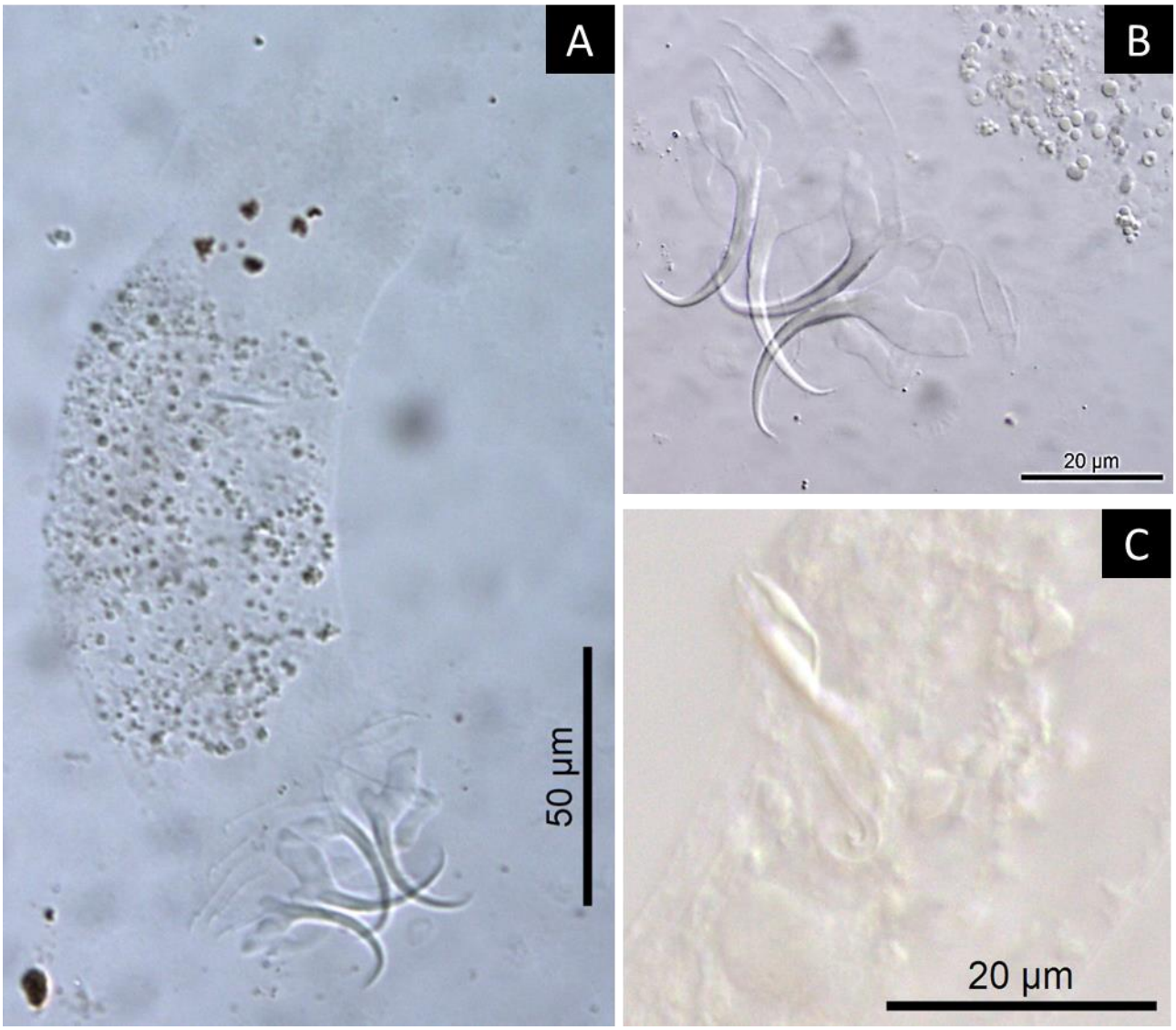


Figura 3. *Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi 2016 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino.

Remarks

Annulotrematoides foi proposto por Kritsky & Boeger (1995), a fim de comportar uma nova espécie encontrada nas brânquias de *Psectrogaster rutiloides* (Kner, 1858) (Characiformes, Curimatidae) coletados na região de Manaus, Amazônia. Até o momentoforam descritas cinco espécies do gênero, todas dentro dos limites do Brasil com exceção de *Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi, 2016 nos limites da Argentina, parasitando especialmente peixes da ordem Characiformes. *Annulotrematoides amazonicus* Kritsky & Boeger, 1995 em *P. rutiloides*; *A. bonaerensis* em *Cyphocharax voga* (Hensel, 1870); *Annulotrematoides bryconi* Cuglianna, Cordeiro & Luque, 2003 em *Brycon cephalus* (Günther, 1869); *Annulotrematoides glossophallus* Cohen, Kohn & Boeger, 2012 e *Annulotrematoides parisellei* Cohen, Kohn & Boeger, 2012 em *Salminus brasiliensis* (Cuvier, 1816) (Kritsky e Boeger, 1995; Cuglianna *et al*., 2003; Cohen *et al*., 2012; Rossin e Timi, 2016). Apesar da morfologia do complexo copulatório masculino (MCO) de *A. bonaerensis* ser semelhante à outras espécies do gênero (sendo esse um tubo não enrolado) como em: *A. amazonicus*, *A. glossophallus* e *A. parisellei*, o MCO de *A. amazonicus* é o mais semelhante entre as três espécies, entretanto, em *A. amazonicus* é um tubo arqueado, enquanto em *A. bonaerensis* é em forma de J, com base expandida e extremidade distal reta.

Na descrição de *A. bonaerensis*, Rossin & Timi (2016) apontam as semelhanças em relação as peças esclerotizadas do haptor e do complexo copulatório masculino das espécies anteriormente descritas nesse gênero. Entretanto, inferem que, por serem encontrados em hospedeiros muito próximos, principalmente pertencendo a mesma família, isso explicaria o alto grau de semelhanças morfológicas entre essas espécies. Apesar desse grau de semelhança todos os espécimes encontrados no presente estudo são muito semelhantes em morfologia e morfometria (Figura 3, Tabela 3) com a espécie descrita por Rossin & Timi (2016).

.

Gênero *Urocleidoides* Mizelle & Price, 1964

Diagnose: Corpo compreendendo região cefálica, tronco, pedúnculo e haptor. Tegumento fino e liso. Vitelária distribuída do nível dos olhos ou faringe até o haptor, formando faixas laterais confluentes anterior e posteriormente. Lobos cefálicos, órgãos cefálicos e glândulas cefálicas presentes. Manchas ocelares presentes ou ausentes. Boca subterminal, médio-ventral; faringe muscular, glandular; esôfago presente; cecos intestinais confluentes. Localizada no meio ventral; faringe muscular e glandular; esôfago presente. Haptor sem distinção do tronco, com dois pares de âncoras semelhantes, um par dorsal e ventral não modificadas, barras dorsal e ventral. Sete pares de ganchos. Pares de gancho 1 e 5 geralmente reduzido em tamanho. Gônadas intercecais, sobrepostas ou em tandem; testículo dorsal ou posterior ao ovário. Vaso deferente dando uma volta no ceco intestinal esquerdo; vesícula seminal formada por uma dilatação discreta do ducto deferente; complexo copulatório masculino (MCO) compreendendo um cirro e peça acessória, podendo ser basalmente articulada ou não com o cirro; cirro enrolado no sentido horário ou anti-horário; peça acessória servindo como guia para o cirro. Testículo oval, posterior ao ovário. Oviduto curto, útero delicado; vagina localizada na região medial do tronco, podendo ser dextral ou sinistral; receptáculo seminal presente. Esclerito vaginal presente ou ausente, sinistral.

Urocleidoides surianoae Rossin & Timi, 2016
(Figura 4, Tabela 3)

Hospedeiro Tipo: *Cyphocharax voga* (Hensel, 1870) (Characiformes: Curimatidae).

Hospedeiro do presente estudo: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Localidade Tipo: Lago Chascomús (35°35' S – 58°01' O), Buenos Aires, Argentina (Rossin & Timi, 2016).

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 3% (2 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 3 espécimes.

Abundância média: 0,04 ± 0.

Intensidade média de infestação: 1,5 ± 0,25 (1-2).

Descrição: Corpo alongado com superfície anelada. Região cefálica com dois pares de lobos; um par podendo ser mais desenvolvidos. Dois pares de manchas ocelares, anteriores à faringe; par anterior menor que o par posterior. Faringe muscular, esférica, com esôfago curto. Haptor sub-hexagonal; âncoras de formato similar, com raízes desenvolvidas; âncora ventral maior, e com uma leve protuberância arredondada na junção com raiz profunda; âncora dorsal com raiz superficial apresentando uma protuberância arredondada bem desenvolvida. Barra ventral reta, com extremidades expandidas e processo anteromedial alongado. Barra dorsal reta, com extremidades expandidas globosas e constrição medial posterior. Ganchos de tamanho diferente, cada um com polegar deprimido, ponta delicada e haste reta, composta por 2 subunidades; a subunidade distal expandida; pares de ganchos 1 e 5 reduzidos em tamanho. Órgão copulatório masculino (MCO) em formato de um gancho invertido, com extremidade proximal expandida. Peça acessória complexa, em forma de braçadeira, composta por 2 subunidades; subunidade anterior servindo como guia para o cirro, subunidade posterior em formato de colher. Vitelária densa em todo o tronco, menos nas regiões dos órgãos reprodutivos; oviduto, oótipo e útero não observados. Abertura vaginal pouco esclerotizada, sinistral; canal vaginal levemente esclerotizado. Ovos não observados.

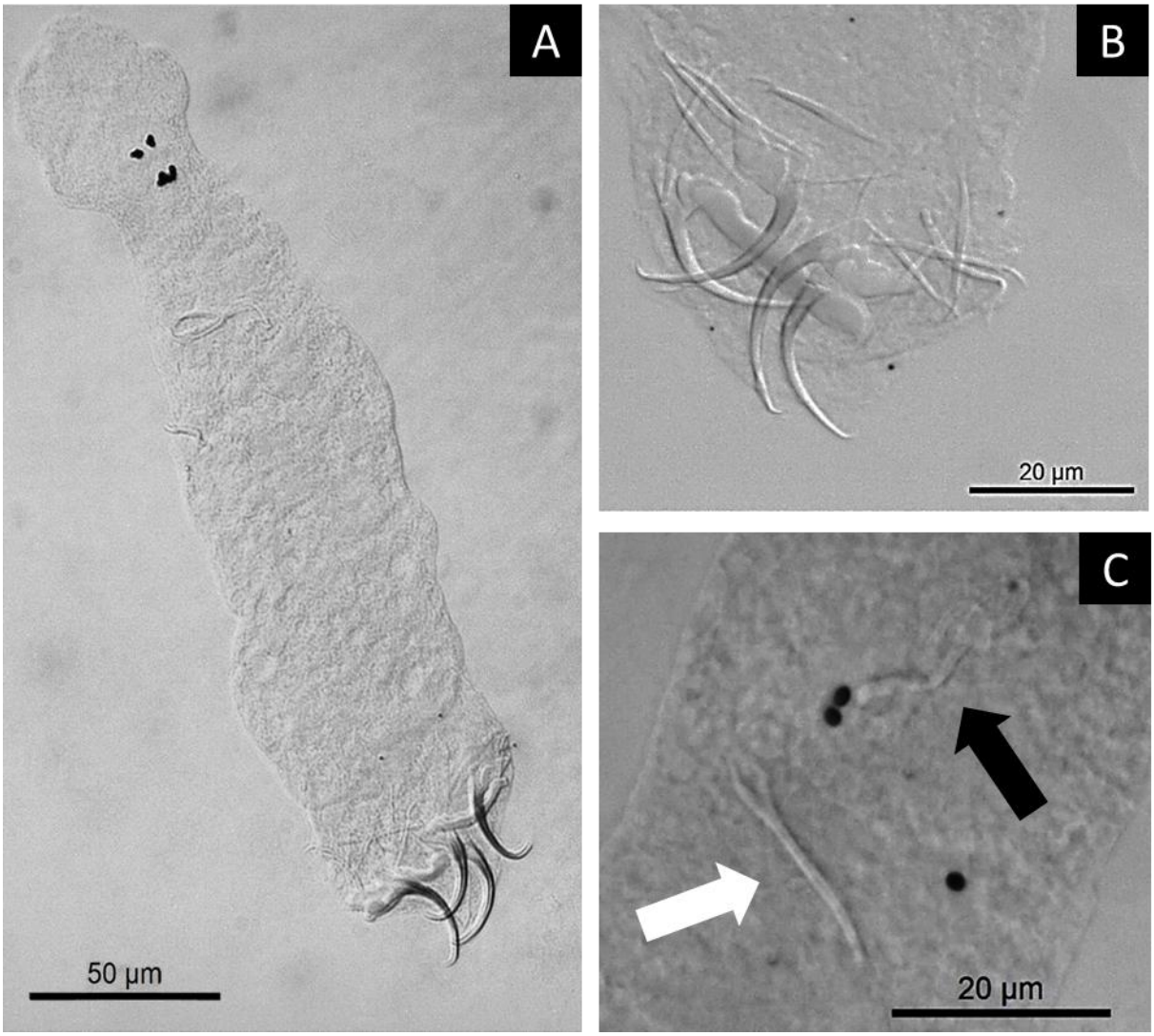


Figura 4. *Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca).

Remarks

Urocleidoides surianoae Rossin & Timi, 2016 foi descrita por Rossin & Timi (2016), parasitando as brânquias de *C. voga* na Argentina, essa espécie pode ser diferenciada de outras congêneres por apresentar uma barra ventral com uma projeção proeminente e o ligamento laminar que une a base do complexo copulatório masculino (MCO) com a peça acessória.

Diferentemente de outras espécies do gênero que foram reportadas parasitando peixes da família Curimatidae, sendo essas espécies: *Urocleidoides curimatae* Molnar, Hanek & Fernando, 1974, *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981), *Urocleidoides paratriangulus* Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021*, Urocleidoides tocantinenses* Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021, *U. surianoae* não compartilha das seguintes características: ausência de olhos, cirro não articulado à peça acessória, vagina e esclerito vaginal sinistral; âncoras ventrais e dorsais com raiz superficial alongada e raiz profunda curta; e barra dorsal com processo póstero-medial proeminente. No entanto, diferem principalmente na morfologia da vagina, esclerito e peça acessória. Os espécimes encontrados no presente estudo foram encontrados parasitando exclusivamente as brânquias de seus hospedeiros e apresentaram semelhanças morfológica e morfométrica (Figura 4, Tabela 3) com a descrição realizada por Rossin & Timi (2016).

A presença de uma das barras com processo medial proeminente também é observada em outras espécies, como *Urocleidoides neotropicalis* Mendoza-Franco & Reina, 2008*; Urocleidoides tenuis* Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020*; Urocleidoides parodoni* Oliveira, Silva, Vieira & Acosta, 2021 e *Urocleidoides indianensis* Oliveira, Silva, Vieira & Acosta, 2021 parasitando peixes da família Parodontidae, e *Urocleidoides piriatiu* Mendoza-Franco & Reina, 2008; *Urocleidoides boulengerellae* Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021 parasitando peixes da família Ctenoluciidae. Entretanto, diferentemente das espécies supracitadas *U. surianoae* apresenta projeção anteromedial da barra ventral, enquanto as outras espécies apresentam projeção da medial da barra dorsal.

Urocleidoides triangulus (Suriano, 1981)
(Figura 5, Tabela 3)

Hospedeiro Tipo: *Cyphocharax gilbert* (Quoy & Gaimard, 1824) (Characiformes: Curimatidae).

Hospedeiro do presente estudo: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Outros Hospedeiros: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948*), Cyphocharax nagelii* (Steindachner, 1881), *Cyphocharax voga* (Hensel, 1870) (Characiformes: Curimatidae).

Localidade Tipo: Lago Chascomús, Buenos Aires, Argentina (Suriano, 1981).

Outras localidades: No Brasil: Rio do Peixe (22°49'53" S – 48°06'38" O), Rio do Peixe (22º12'41" S – 49º39'52" O) e Rio Batalha (22°24'46" S – 49°08'05" O) São Paulo (Abdallah *et al*., 2015; Dias *et al*., 2017). Na Argentina: Lago Chascomús (35°35' S – 58°01' O), Buenos Aires (Rossin & Timi, 2016).

Sinônimos: *Androspira triangula* Suriano, 1981; *Palombitrema triangulum* Suriano, 1997.

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 4,5% (3 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 3 espécimes.

Abundância média: 0,05 ± 0,02.

Intensidade média de infestação: 1 ± 0,1.

Descrição: Corpo alongado, tegumento suave. Um par de lobos cefálicos bem desenvolvidos. Glândulas cefálicas não observadas. Sem manchas ocelares. Faringe ovalada, muscular; esôfago curto. Haptor robusto; âncora ventral com raiz superficial mais desenvolvida que a raiz profunda, base triangular robusta, haste curta e curvada e ponta curvada. Âncora dorsal com raiz superficial bem desenvolvida, raiz profunda ausente; haste curta e curvada e ponta curvada. Barra ventral reta com as extremidades expandidas. Barra dorsal robusta em forma de "V" com um proeminente processo póstero-mediano; uma pequena fissura presente na extremidade distal do processo. Os ganchos têm formas diferentes, ponta delicada e haste robusta, pares 1, 5 e 7 reduzidos em tamanho. Complexo copulatório masculino (MCO) não articulado com a peça

acessória; formado por um cirro em espiral, 2,5 a 3 voltas no sentido anti-horário, base com expansões. Peças acessórias composta por 2 subunidades; uma menor em forma de pinça e a outra com a extremidade distal curvada. Vagina sinistral, levemente esclerotizada; esclerito vaginal delicado e sinistral. Vitelária moderadamente densa ao longo do tronco, exceto em regiões dos órgãos reprodutivos; o oviduto, oótipo e útero não foram observados. Não foram observados ovos.

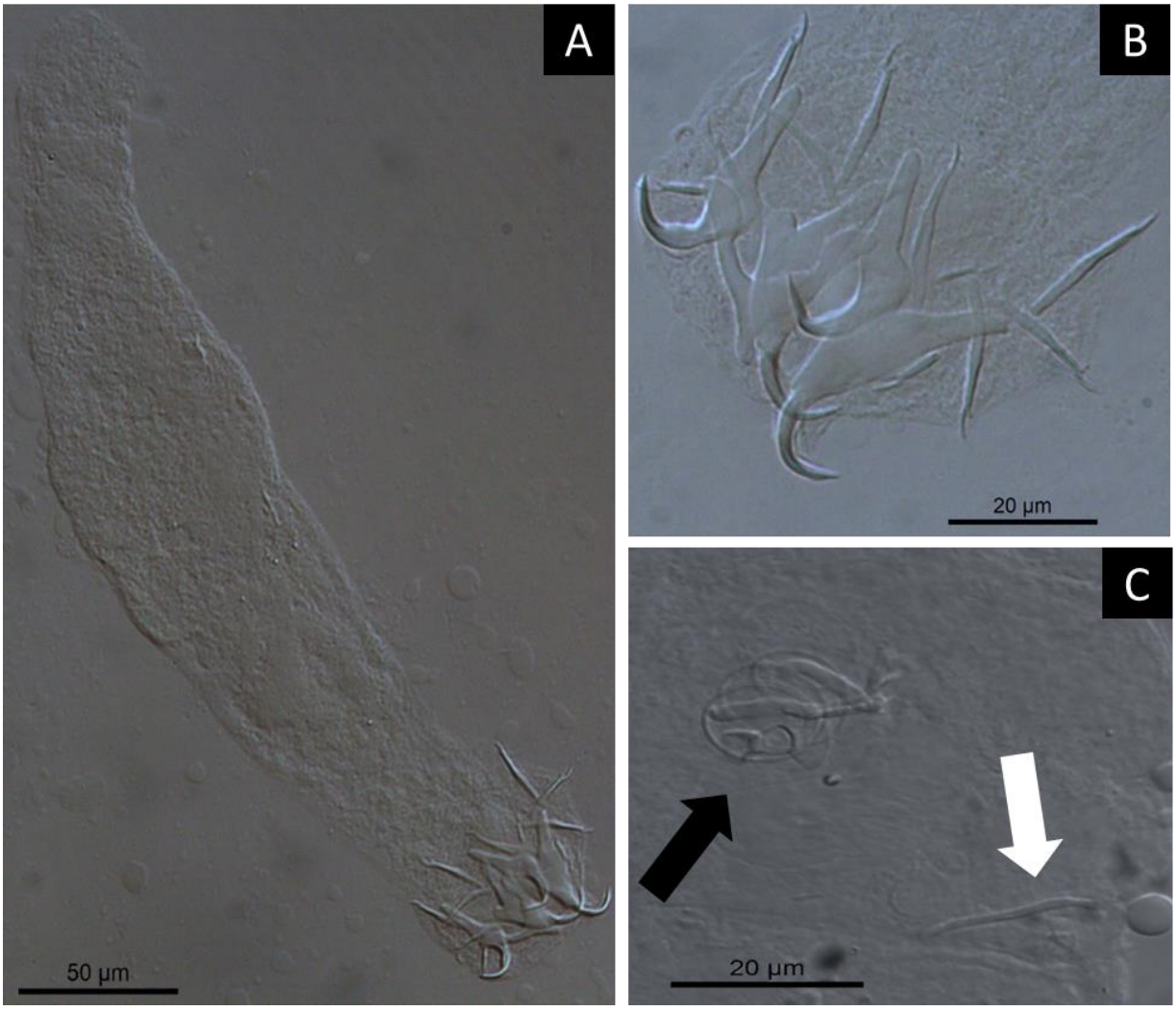


Figura 5. *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981) parasita de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca).

Remarks

Urocleidoides triangulus foi originalmente proposto por Suriano (1981) como *Androspira triangula* e, posteriormente, sinonimizado como *Palombitrema triangulum* por Suriano (1997). Recentemente, Rossin & Timi (2016) realizaram uma análise morfológica detalhada de espécimes coletados em *C. voga* na localidade tipo (Laguna de Chascomús, Buenos Aires, Argentina), e constataram a presença do esclerito vaginal, o que levou à realocação de *P. triangulum* para o gênero *Urocleidoides* como *U. triangulus*. Abdallah *et al*. (2015) reportou a ocorrência de *P. triangulum*; no entanto, estes autores não observaram o esclerito vaginal, possivelmente devido às limitações de preparo e visualização.

Os espécimes de *U. triangulus* no presente estudo foram encontrados parasitando exclusivamente as brânquias de seus hospedeiros e apresentaram semelhanças morfológica e morfométrica (Figura 5, Tabela 3) com a redescrição feita por Rossin e Timi (2016), que observaram vagina e um esclerito vaginal sinistral. Abdallah *et al*. (2015) realizaram o primeiro registro de *P. triangulum* no Brasil baseado apenas em dados morfológicos, no entanto, algumas características mencionadas pelos autores não foram observadas nos espécimes do presente estudo, como vagina dextral, um filamento conectando a peça acessória à base do cirro e parasitismo em cavidade nasal. *Urocleidoides triangulus* foi relatado parasitando diferentes espécies de *Cyphocharax* em localidades distintas: Na Argentina em *Cyphocharax gilbert* (Quoy & Gaimard, 1824) por Suriano (1981, 1997) e *C. voga* por Rossin e Timi (2016), no Brasil em *C. modestus* por Abdallah *et al*. (2015), e em *Cyphocharax naegellii* (Steindachner, 1881) por Vieira *et al*. (2013); Abdallah *et al*. (2015), e *C. gilbert* por Freitas *et al*. (2021).

Urocleidoides paratriangulus é semelhante a *U. triangulus* em relação à forma das âncoras e barras. No entanto, *U. paratriangulus* difere de *U. triangulus*, possuindo uma projeção mais fina ou robusta com alas laterais pela projeção da barra dorsal; pelo número de anéis do complexo copulatório masculino (MCO) que em *U. paratriangulus* é de dois (duplo); e pelo tamanho reduzido dos ganchos (pares 1, 5 e 7 reduzidos em tamanho em *U. triangulus* e apenas 1 e 5 em *U. paratriangulus*).

Tabela 3. Medidas (em µm com valor da média, seguidos pelos valores de mínimos e máximos e o número de espécimes analisados) de espécimes de *Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi, 2016, *Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016 e *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981) parasitos de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo do presente estudo e dos trabalhos de descrição.

	Annulotrematoides bonaerensis Rossin & Timi, 2016	*Annulotrematoides bonaerensis* (presente estudo)	*Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016	*Urocleidoides surianoae* (presente estudo)	*Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981) Rossin & Timi, 2016	*Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981) (presente estudo)
Corpo						
Comprimento	218 (206–231; n=10)	240 (200–268; n=4)	193 (170-221; n=9)	170 (170; n=1)	320 (262-421; n=11)	331 (301-360; n=2)
Largura	62 (58–67; n=10)	80 (52–95; n=5)	55 (45-63; n=10)	50 (50; n=1)	62 (50-73; n=12)	60 (59-61; n=2)
Haptor						
Comprimento	44 (37-53; n=10)	40 (38-60; n=4)	38 (32-49; n=10)	35 (35; n=1)	60 (54-66; n=12)	65 (64-66; n=2)
Largura	55 (52-57; n=10)	55 (52-57; n=4)	45 (41-54; n=10)	40 (40; n=1)	70 (63-79; n=12)	71 (70-72; n=2)
Barra ventral						
Comprimento	25 (24–27; n=10)	25 (23–28; n=6)	26 (22-30; n=10)	23 (22-24; n=2)	22 (20-24; n=12)	26 (23-29; n=2)
Processo da barra ventral						
Comprimento	-	-	6 (5-7; n=10)	6 (5-7; n=2)	não possui	não possui
Barra dorsal						
Comprimento	22 (20–27; n=10)	25 (22–29; n=6)	24 (20-27; n=10)	23 (22-24; n=2)	31 (30-33; n=12)	31 (30-32; n=2)
Processo da barra dorsal						
Comprimento	não possui	não possui	não possui	não possui	-	11 (10-11; n=2)
Ganchos						
Pares 1, 5 e 7	-	-	-	-	14 (11-17; n=12)	13 (12-14; n=2)
Pares 2, 3, 4, e 6	-	-	-	-	30 (24-32; n=12)	34 (32-36; n=2)
Pares 1 e 5	22 (12–28; n=10)	24 (13–29; n=6)	(14–18; n=10)	14 (13–15; n=2)	-	-
Pares 2, 3, 4, 6 e 7			(17–28; n=10)	17 (15–20; n=2)	-	-
Âncora ventral						
Comprimento total	34 (32-35; n=10)	32 (30-34; n=6)	30 (28-35; n=10)	27 (28-29; n=2)	37 (33-42; n=12)	36 (34-38; n=2)
Comprimento da base	15 (14-16; n=10)	13 (11-14; n=6)	14 (12-16; n=10)	15 (13-17; n=2)	25 (22-28; n=12)	23 (22-24; n=2)

Âncora dorsal						
Comprimento total	28 (26-30; n=10)	28 (27-31; n=6)	25 (21-29; n=10)	23 (21-25; n=2)	34 (31-37; n=12)	37 (33-39; n=2)
Comprimento da base	12 (10-14; n=10)	13 (12-15; n=6)	12 (10-14; n=10)	12 (10-14; n=2)	24 (22-26; n=12)	26 (25-27; n=2)
Complexo copulatório masculino						
Comprimento	27 (25-28; n=10)	29 (24-30; n=6)	27 (22-29; n=10)	28 (24-30; n=2)	-	29 (29-30; n=2)
Peça acessória	17 (14-19; n=10)	18 (14-20; n=6)	9 (9-10; n=4)	9 (8-10; n=2)	21 (18-23; n=12)	19 (18-29; n=2)
Esclerito						
Comprimento	não possui	não possui	24 (22-25; n=10)	25 (24-25; n=2)	15 (12-17; n=12)	15 (12-17; n=2)

Urocleidoides sp. 1

(Figura 6, Tabela 4)

Hospedeiro Tipo: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Localidade Tipo: Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, Brasil.

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 14,9% (10 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 18 espécimes.

Abundância média: 0,3 ± 1,8.

Intensidade média de infestação: 1,8 ± 0,2 (2-3).

Descrição: Corpo alongado. Dois pares de lobos cefálicos bem desenvolvidos; glândulas cefálicas não visualizadas. Olhos ausentes; grânulos ocelares podendo ocorrer na região cefálica e no tronco anterior. Faringe ovalada. Haptor robusto, oval. Âncora ventral com raiz superficial bem desenvolvida e truncada, raiz profunda curta, haste e ponta curvada. Âncora dorsal com raiz superficial alongada, raiz profunda curta, haste e ponta curvada. Barra ventral curvada com extremidades expandidas. Barra dorsal em forma de "Y" com projeção póstero-mediano proeminente. Sete pares de ganchos com distribuição Ancyrocephalinae (Mizelle, 1936). Ganchos diferentes; pares 2, 3, 4 e 6 maiores e semelhantes entre si; par 1 reduzido; pares 5 e 7 maiores que o par um, menores que os pares 2,3,4 e 6 e semelhantes entre si. Complexo copulatório masculino (MCO), formado por um cirro enrolado, 2½ no sentido horário, base esférica com ornamentações não articulada com a peça acessória. Peça acessória robusta, formada por uma haste proximal e uma região distal achatada em forma de "pinça". Vagina sinistral, marginal e esclerotizada. Esclerito vaginal sinistral, pequeno, delicado, em forma de agulha. Gônadas intercecais, sobrepostas; testículo dorsal; vesícula seminal formada por uma dilatação do ducto deferente; reservatório prostático único. Vitelária densa distribuída por todo tronco, menos na região dos órgãos reprodutivos.

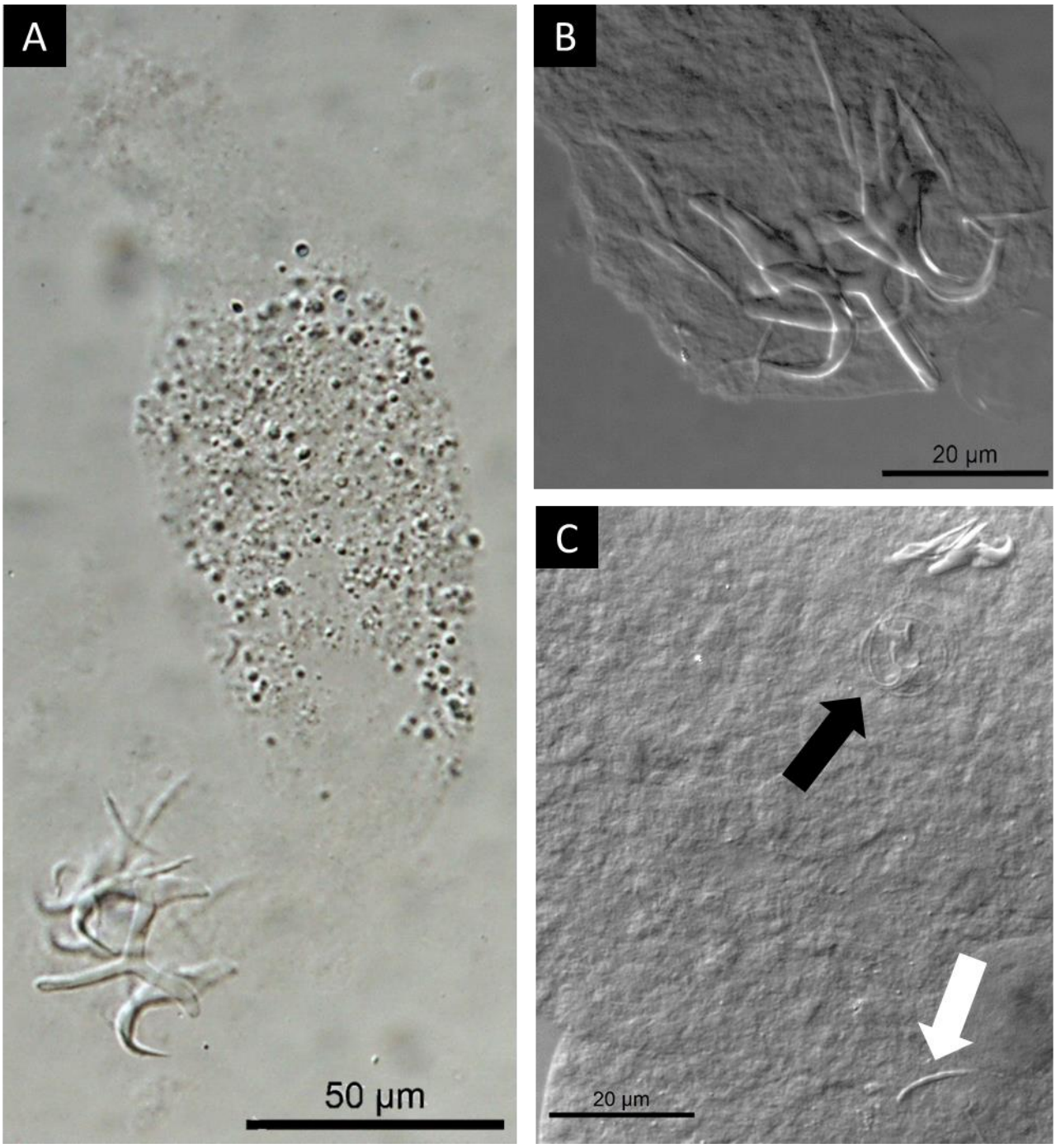


Figura 6. *Urocleidoides* sp. 1 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca).

Remarks

Urocleidoides sp. 1 difere de todas as outras espécies do gênero principalmente pela morfologia da peça acessória, a qual é robusta e com uma haste terminando em pinça, processo-póstero-medial da barra ventral em formato de "Y", diferença de tamanho dos ganchos, destacando os pares 5 e 7, semelhantes entre si em tamanho e formato e cirro enrolado em sentido horário.

Assim como em outras espécies do gênero que foram reportadas parasitando peixes da família Curimatidae, i.e., *U. curimatae*, *U. surianoae, U. triangulus*, *U. paratriangulus* e *U. tocantinenses*, *Urocleidoides* sp. 1 compartilha as seguintes características: ausência de olhos, cirro não articulado à peça acessória, vagina e esclerito vaginal sinistral; âncoras ventrais e dorsais com raiz superficial alongada e raiz profunda curta; e barra dorsal ou ventral com processo medial proeminente. No entanto, difere principalmente no processo da barra em relação à outras espécies já descritas (podendo ser antero ou póstero medial e na barra ventral ou dorsal), morfologia da vagina, esclerito (presença ou ausência) e peça acessória (articulada ou não ao cirro).

A presença de uma das barras com processo medial proeminente também é observada em outras espécies de *Urocleidoides* como em *U. neotropicalis; U. tenuis; U. parodoni* e *U. indianensis* parasitando peixes da família Parodontidae, e *U. piriatiu*; *U. boulengerellae* parasitando peixes da família Ctenoluciidae. Entretanto, *U. piriatiu* diferentemente das demais espécies apresenta projeção na barra ventral, e diferentemente das espécies supracitadas *Urocleidoides* sp. 1 apresenta cirro enrolado em 2 ½, enquanto as demais espécies apresentam cirro enrolado em 3 voltas ou mais.

Urocleidoides sp. 2
(Figura 7, Tabela 4)

Hospedeiro Tipo: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Localidade Tipo: Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, Brasil.

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 7,5% (5 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 7 espécimes.

Abundância média: 0,1 ± 0,03.

Intensidade média de infestação: 1,4 ± 0,8 (1-2).

Descrição: Corpo alongado. Dois pares de lobos cefálicos bem desenvolvidos; dois pares de órgãos cefálicos. Olhos ausentes; grânulos ocelares podendo ocorrer apenas na região cefálica. Faringe ovalada. Haptor robusto; âncoras ventrais e dorsais semelhantes com raiz superficial bem desenvolvida, raiz profunda curta, haste e ponta curvada. Barra ventral curvada, com um sulco medial e extremidades expandidas. Barra dorsal em forma de "Y" com projeção póstero-mediano proeminente. Sete pares de ganchos com distribuição Ancyrocephalinae (Mizelle, 1936). Ganchos diferentes; pares 2, 3, 4, 6 e 7 maiores e semelhantes entre si; pares 1 e 5 reduzidos em tamanho e semelhantes entre si. Complexo copulatório masculino (MCO) formado por um cirro enrolado, 2½ no sentido anti-horário, base esférica com duas expansões, não articulado a peça acessória. Peça acessória em forma de "âncora". Vagina sinistral, marginal e esclerotizada em forma de "sino". Esclerito vaginal sinistral, longo e robusto. Gônadas intercecais, sobrepostas; testículo dorsal; vesícula seminal formada por uma dilatação do ducto deferente; reservatório prostático único. Vitelária densa distribuída por todo tronco, menos na região dos órgãos reprodutivos.

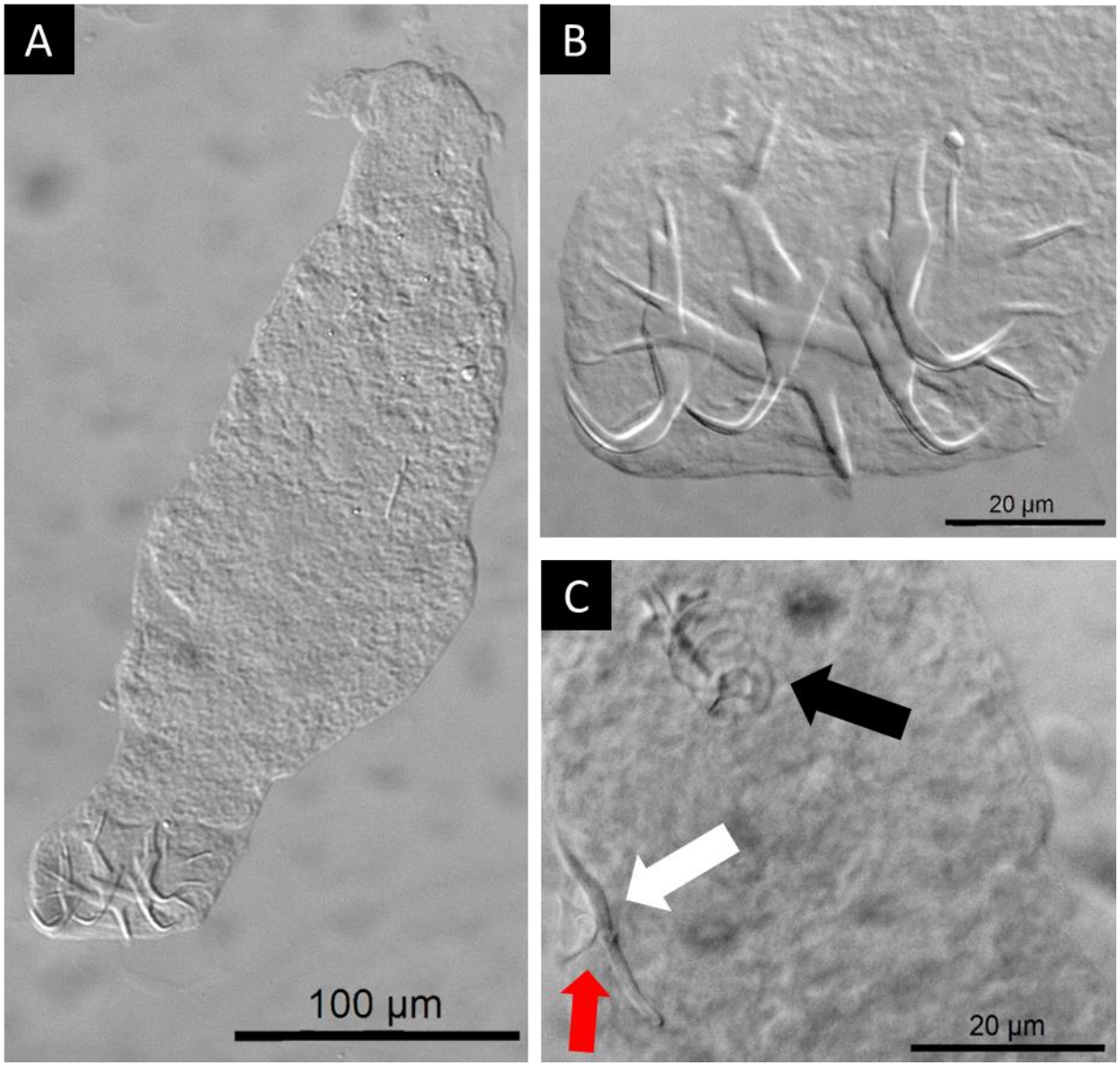


Figura 7. *Urocleidoides* sp. 2 parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor; (**C**) Complexo copulatório masculino (seta preta), Esclerito vaginal (seta branca) e Vagina (seta vermelha).

Remarks

Urocleidoides sp. 2 difere de todas as outras espécies do gênero principalmente pela morfologia da peça acessória, a qual é robusta e com uma haste terminando em pinça, processo póstero-medial da barra ventral em Y apresenta uma peça acessória em forma de "âncora" e vagina em forma de "sino" e das peças esclerotizadas do haptor, como a barra dorsal com processo póstero-mediano proeminente, alongado e que mantêm largura ao longo de todo o processo.

Urocleidoides sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 também diferem entre si: barra ventral (*Urocleidoides* sp. 1 com processo da barra mais longa em relação ao de *Urocleidoides* sp. 2), ganchos (*Urocleidoides* sp. 1 com pares 2, 3, 4 e 6 maiores e semelhantes entre si; par 1 reduzido; pares 5 e 7 maiores que o par um, menores que os pares 2,3,4 e 6 e semelhantes entre si. *Urocleidoides* sp. 2 com ganchos pares 2, 3, 4, 6 e 7 maiores e semelhantes entre si; pares 1 e 5 reduzidos em tamanho e semelhantes entre si.) (Tabela 4), e esclerito vaginal (*Urocleidoides* sp. 1 com esclerito fino e delicado, enquanto em *Urocleidoides* sp. 2 com esclerito robusto em forma de "gancho") (Figuras 6 e 7).

Tabela 4. Medidas (em µm, com valores de média, seguido pelos valores mínimos e máximos e número de espécimes analisados) de espécimes de *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 parasitos de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletados no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema.

	Urocleidoides sp. 1	*Urocleidoides* sp. 2
Corpo		
Comprimento	303 (190 - 412; n=10)	337 (261 - 492; n=3)
Largura	56 (32 - 101; n=9)	64 (46 - 116; n=5)
Haptor		
Comprimento	49 (41 - 71; n=10)	50 (40 - 68; n=5)
Largura	50 (39 - 63; n=11)	55 (40 - 81; n=6)
Barra ventral		
Comprimento	19 (16 - 24; n=15)	22 (19 - 30; n=6)
Altura	5 (4 - 8; n=15)	7 (5 - 8; n=6)
Largura	3 (2 – 5; n=15)	3 (2 – 5; n=6)
Barra dorsal		
Comprimento	25 (20 – 36; n=15)	30 (24 – 38; n=6)
Altura	10 (8 - 12; n=15)	14 (12 - 18; n=6)
Largura	3 (2 - 4; n=15)	3 (3 - 4; n=6)
Processo da barra dorsal		
Comprimento	15 (12 - 18; n=16)	10 (8 - 12; n=6)
Largura	3 (2 - 4; n=14)	3 (2- 3; n=6)
Ganchos		
Par 1	5 (4 - 5; n=15)	-
Pares 1 e 5	-	9 (7 - 11; n=3)
Pares 5 e 7	8 (7 - 11; n=14)	-
Pares 2, 3, 4, 6 e 7	-	17 (14 - 20; n=3)
Pares 2, 3, 4 e 6	18 (13 - 21; n=15)	-
Âncora ventral		
Comprimento total	27 (23 - 30; n=12)	26 (24 - 30; n=5)
Comprimento da base	16 (14- 19; n=15)	18 (16 - 20; n=6)
Âncora dorsal		
Comprimento total	26 (24 - 30; n=14)	25 (21 - 28; n=5)
Comprimento da base	17 (13- 20; n=14)	16 (14 - 19; n=5)
Complexo copulatório masculino		
Comprimento	11 (11 - 12; n=7)	9 (6 - 11; n=3)
Peça acessória	13 (11 - 17; n=7)	10 (8 - 12; n=3)
Esclerito		
Comprimento	11 (9 - 15; n=13)	22 (19 - 24; n=5)

Revisão taxonômica do gênero *Urocleidoides*

Urocleidoides foi proposto por Mizelle & Price (1964), com o intuito de alocar *Urocleidoides reticulatus* Mizelle & Price, 1964, um monogenético parasito encontrado nas brânquias de *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Sin. *Lebistes reticulatus*) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) coletada no Capitol Aquarium, Sacramento, Califórnia, EUA, o qual apresentava como caráter diagnóstico uma vagina sinistral e cirro não basalmente articulado com a peça acessória. Pouco depois, outras 12 espécies foram descritas dentro deste gênero, todas encontradas nas brânquias de peixes das ordens Characiformes, Cyprinodontiformes, Gymnotiformes e Siluriformes (Mizelle *et al*. 1968, Mizelle e Kritsky 1969, Kritsky e Leiby 1972). Posteriormente, Molnar *et al*. (1974) descreveram oito novas espécies de Trinidad e Tobago e transferiram para este gênero duas espécies anteriormente classificadas como *Cleidodiscus* Mueller, 1934, com base em uma revisão diagnóstica proposta por Mizelle *et al*. (1968), que ampliou a delimitação de *Urocleidoides*.

No trabalho de Kritsky *et al*. (1986), *Urocleidoides* foi revisado e com isso incorporaram como um novo caráter diagnóstico: a presença de esclerito vaginal. Consequentemente, das 30 espécies listadas por Kritsky e Thatcher (1983), 23 entraram para o status *incertae sedis*. Das espécies que foram classificadas como *incertae sedis*, oito permaneceram incertas e 16 foram realocadas em outros gêneros (Kritsky *et al*. 1986, 1989, 2000, Jogunoori *et al*. 2004, Yamada *et al*. 2015, Acosta *et al*. 2019). Rosim *et al*. (2011) propuseram que a presença de barra ventral com extremidades alargadas pode ser uma característica também a ser considerada como diagnóstica. Já no trabalho de Zago *et al*. (2020) foi proposto outro ajuste para a diagnose de gênero (acomodando indivíduos que possuem ou não o complexo enrolado em uma ou mais voltas), considerando que uma das espécies descritas (*Urocleidoides falxus* Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020) não apresentava o complexo copulatório masculino completamente compatível com a antiga diagnose de gênero.

Recentemente, Kmentová *et al*. (2022) comentaram que existem contradições quanto a diagnose do gênero *Urocleidoides* baseado em dados morfológicos, mesmo as espécies exibindo características listadas nas diagnoses para o gênero em trabalhos de descrição mais recentes. Além disso, semelhanças morfológicas entre linhagens distantes de monogenéticos podem sugerir um alto número ou potencial de caracteres homoplásticos dentro do grupo. Dessa maneira, vários trabalhos baseados em dados

moleculares para a investigação da filogenia do grupo vêm tentando resolver problemas taxonômicos, gerados pela dificuldade de entender o estado dos caracteres morfológicos em relação a esse grupo.

Santos Neto & Domingues (2023), demonstraram através de análises moleculares e filogenéticas, que espécies anteriormente incluídas no status de *incertae sedis,* recuperaram posicionamento dentro do gênero *Urocleidoides*, corroborando com a hipótese proposta por Mendoza-Franco & Reina (2008), de que espécies com e sem esclerito vaginal estão intimamente relacionados, indicando que existe uma possível modificação evolutiva nos aspectos reprodutivos do grupo, podendo o esclerito ter surgido e ter sido perdido secundariamente dentro de algumas linhagens no grupo.

Atualmente, são reconhecidas 53 espécies descritas de *Urocleidoides*, todas descritas em peixes neotropicais (Tabela 5). Até o momento, 34 espécies são registradas ocorrendo no Brasil, no entanto, nenhuma reportada até então em *C. modestus* na localidade do presente estudo. Adicionalmente, foram identificadas no presente estudo, 4 espécies do gênero *Urocleidoides*, sendo duas já descritas e reportadas ocorrendo em indivíduos do gênero *Cyphocharax* e duas delas espécies ainda não descritas, suportadas por dados morfológicos e moleculares.

Tabela 5. Espécies válidas descritas para o gênero *Urocleidoides* (CHA: Characiformes; CYP: Cyprinodontiformes; GYM: Gymnotiformes; SIL: Siluriformes).

Espécies de *Urocleidoides*	Espécies dos hospedeiros (tipo)	Ordem	Família	Localidade	Referência
Urocleidoides advenai Mendoza-Franco and Reina, 2008	*Brachyhypopomus occidentalis* (Regan, 1914)	GYM	Hypopomidae	Panamá	Mendoza-Franco e Reina (2008)
Urocleidoides aimarai Moreira, Scholz & Luque, 2015	*Hoplias aimara* (Valenciennes, 1847)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Moreira *et al*. (2015)
Urocleidoides amazonensis Mizelle and Kritsky, 1969	*Phractocephalus hemioliopterus* (Bloch & Schneider, 1801)	SIL	Pimelodidae	Brasil	Mizelle e Kritsky (1969)
Urocleidoides anops Kritsky & Thatcher, 1974	*Characidium caucanum* Eigenmann, 1912	CHA	Crenuchidae	Colômbia	Kritsky e Thatcher (1974)
Urocleidoides atilaiamarinoi Santos Neto & Domingues, 2023	*Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix & Agassiz, 1829)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Santos Neto e Domngues (2023)
Urocleidoides boulengerellae Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021	*Boulengerella cuvieri* (Spix & Agassiz, 1829)	CHA	Ctenoluciidae	Brasil	Freitas *et al*. (2021)
Urocleidoides bulbophallus Ferreira, Rodrigues, Cunha & Domingues, 2017	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Ferreira *et al*. (2017)
Urocleidoides brasiliensis Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Rosim *et al*. (2011)
Urocleidoides carapus Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758	GYM	Gymnotidae	Brasil	Mizelle *et al*. (1968)
Urocleidoides catus Mizelle & Kritsky, 1969	*Phractocephalus hemioliopterus* (Bloch & Schneider, 1801)	SIL	Pimelodidae	Brasil	Mizelle e Kritsky (1969)
Urocleidoides cuiabai Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Rosim *et al*. (2011)
Urocleidoides cultellus Mendoza-Franco & Reina, 2008	*Brachypopomus occidentalis* (Regan, 1914)	GYM	Hypopomidae	Panamá	Mendoza-Franco e Reina (2008)
Urocleidoides curimatae Molnar, Hanek & Fernando, 1974	*Curimata argentea* Gill, 1858	CHA	Curimatidae	Trindade	Molnar *et a*l. (1974)
Urocleidoides digitabulum Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Leporinus friderici* (Bloch, 1794)	CHA	Anostomidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)

Urocleidoides eremitus Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Kritsky *et al*. (1986)
Urocleidoides falxus Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Megaleporinus elongatus* (Valenciennes, 1850)	CHA	Anostomidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)
Urocleidoides flegomai Mendoza-Franco, Aguirre-Macedo & Vidal-Martínez, 2007	*Piabucina panamensis* Gill, 1877	CHA	Lebiasinidae	Panamá	Mendoza-Franco *et al*. (2007)
Urocleidoides gymnotus Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758	GYM	Gymnotidae	Brasil	Mizelle *et al*. (1968)
Urocleidoides hypopomi Suriano, 1997	*Brachyhypopomus brevirostris* (Steindachner, 1868)	GYM	Hypopomidae	Argentina	Suriano (1997)
Urocleidoides indianensis Oliveira, da Silva, Vieira & Acosta, 2021	*Parodon nasus* Kner, 1859	CHA	Parodontidae	Brasil	Oliveira *et al*. (2021)
Urocleidoides luquei Hasuike, Scorsim, Arjona, Bellay, de Oliveira & Takemoto, 2024	*Hemiodus orthonops* Eigenmann & Kennedy, 1903	CHA	Hemiodontidae	Brasil	Hasuike *et al*. (2024)
Urocleidoides jariensis Oliveira, Santos-Neto, Tavares-Dias & Domingues, 2020	*Schizodon fasciatus* Spix & Agassiz, 1829	CHA	Anostomidae	Brasil	Oliveira *et al*. (2020)
Urocleidoides macrosoma Santos Neto & Domingues, 2023	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Santos Neto e Domngues (2023)
Urocleidoides malabaricusi Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Rosim *et al*. (2011)
Urocleidoides naris Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Rosim *et al*. (2011)
Urocleidoides nataliapasternakae Santos Neto & Domingues, 2023	*Brachyhypopomus brevirostris* (Steindachner, 1868)	GYM	Hypopomidae	Brasil	Santos Neto e Domngues (2023)
Urocleidoides neotropicalis Mendoza-Franco & Reina, 2008	*Saccodon dariensis* (Meek & Hildebrand, 1913)	CHA	Parodontidae	Panamá	Mendoza-Franco e Reina (2008)
Urocleidoides paradoxus Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Rhytiodus microlepis* Kner, 1858	CHA	Anostomidae	Brasil	Kritsky *et al*. (1986)

Urocleidoides paranae Ferreira, Rodrigues, Cunha & Domingues, 2017	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Ferreira *et al*. (2017)
Urocleidoides paratriangulus Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021	*Psectrogaster amazônica* Eigenmann & Eigenmann, 1889	CHA	Curimatidae	Brasil	Freitas *et al*. (2021)
Urocleidoides parodoni Oliveira, Da Silva, Vieira & Acosta, 2021	*Parodon nasus* Kner, 1859	CHA	Parodontidae	Brasil	Oliveira *et al*. (2021)
Urocleidoides piriatiu Mendoza-Franco & Reina, 2008	*Ctenolucius beani* (Fowler, 1907)	CHA	Ctenoluciidae	Panamá	Mendoza-Franco e Reina (2008)
Urocleidoides ramentacuminatus Oliveira, Santos-Neto, Tavares-Dias & Domingues, 2020	*Laemolyta proxima* (Garman, 1890)	CHA	Anostomidae	Brasil	Oliveira *et al*. (2020)
*Urocleidoides reticulatus** Mizelle & Price, 1964	*Poecilia reticulata* Peters, 1859	CYP	Poeciliidae	Trindade	Mizelle e Price (1964)
Urocleidoides sapucaiensis Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Megaleporinus elongatus* (Valenciennes, 1850)	CHA	Anostomidae	Brasil	Zago et al. (2020)
Urocleidoides similuncus Mendoza-Franco, Aguirre-Macedo & Vidal-Martínez, 2007	*Poecilia gillii* (Kner, 1863)	CYP	Poeciliidae	Panamá	Mendoza-Franco *et al*. (2007)
Urocleidoides simonae Mendoza-Franco, Caspeta-Mandujano, Salgado-Maldonado & Matamoros, 2015	*Profundulus punctatus* (Günther, 1866)	CYP	Profundulidae	México	Mendoza-Franco *et al*. (2015)
Urocleidoides sinus Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Schizodon nasutus* Spix & Agassiz, 1829	CHA	Anostomidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)
Urocleidoides stictus Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Hemigrammus stictus* (Durbin, 1909)	CHA	Characidae	Brasil	Mizelle *et al*. (1968)
Urocleidoides solarivaginatus Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Leporinus friderici* (Bloch, 1794)	CHA	Anostomidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)
Urocleidoides strombicirrus (Price & Bussing, 1967)	*Astyanax aeneus* (Günther, 1860)	CHA	Characidae	Colômbia	Kritsky e Thatcher (1974)
Urocleidoides surianoae (Suriano, 1981)	*Cyphocharax voga* (Hensel, 1870)	CHA	Curimatidae	Argentina	Rossin e Timi (2016)
Urocleidoides tenuis Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Apareiodon piracicabae* (Eigenmann, 1907)	CHA	Parodontidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)

Urocleidoides tocantinenses Freitas, Bezerra, Meneses, Justo, Viana & Cohen, 2021	*Psectrogaster amazonica* Eigenmann & Eigenmann, 1889	CHA	Curimatidae	Brasil	Freitas *et al*. (2021)
Urocleidoides triangulus Rossin & Timi, 2016	*Cyphocharax voga* (Hensel, 1870)	CHA	Curimatidae	Argentina	Rossin e Timi (2016)
Urocleidoides trinidadensis Molnar, Hanek & Fernando, 1974	*Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758)	CHA	Characidae	Trindade	Molnar *et al*. (1974)
Urocleidoides uncinus Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020	*Gymnotus sylvius* Albert & Fernandes-Matioli, 1999	GYM	Gymnotidae	Brasil	Zago *et al*. (2020)
Urocleidoides vaginoclaustrum Jogunoori, Kritsky & Venkatanarasaiah, 2004	*Xiphophorus helleri* Heckel, 1848	CYP	Poeciliidae	Índia	Jogunoori *et al*. (2004)
Urocleidoides vaginoclaustroides Mendoza-Franco, Caspeta-Mandujano, Salgado-Maldonado & Matamoros, 2015	*Pseudoxiphophorus bimaculate* (Heckel, 1848)	CYP	Poeciliidae	México	Mendoza-Franco *et al*. (2015)
Urocleidoides vanini Santos Neto & Domingues, 2023	*Erythrinus erythrinus* (Bloch & Schneider, 1801)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Santos Neto e Domngues (2023)
Urocleidoides virescens Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Eigenmannia virescens* (Valenciennes, 1836)	GYM	Sternopygidae	Brasil	Mizelle *et al*. (1968)
Urocleidoides visiofortatus Mendoza-Franco & Reina, 2008	*Brachypopomus occidentalis* (Regan, 1914)	GYM	Hypopomidae	Panamá	Mendoza-Franco e Reina (2008)
Urocleidoides xinguensis Moreira, Scholz & Luque, 2015	*Hoplias aimara* (Valenciennes, 1847)	CHA	Erythrinidae	Brasil	Moreira *et al*. (2015)

*Espécie tipo do gênero

Filo Platyhelminthes Gegenbaur, 1859

Classe Monogenea Van Beneden, 1858

Order Gyrodactylidea Bychowsky, 1937

Family Gyrodactylidae van Beneden & Hesse, 1863

Gyrodactylidae gen. sp.
(Figura 8)

Hospedeiro do presente estudo: *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Characiformes: Curimatidae).

Sítio de infestação: Brânquias.

Prevalência: 1,5% (1 dos 67 peixes examinados).

Abundância: 1 espécimes.

Abundância média: 0,01 ± 0,001.

Intensidade média de infestação: 1 ± 0,1.

Descrição: Corpo alongado, com maior largura ao nível do meio do comprimento. Glândulas cefálicas, órgãos cefálicos e sensilas não visualizados. Haptor alongado; haste reta; ponta curvada e longa; raiz profunda proeminente e raiz superficial reduzida. Barra superficial robusta, retangular, apresentando projeção retangular medial com pequena fissura. 25 ganchos semelhantes entre si; haste reta; pequenos com ponta reta, curta e que não atinge o limite do dedo do gancho; haste reta; dedo estreito; calcanhar ligeiramente convexo e arredondado. Órgão copulatório masculino (MCO), não visualizados. Útero com duas gerações de embriões.

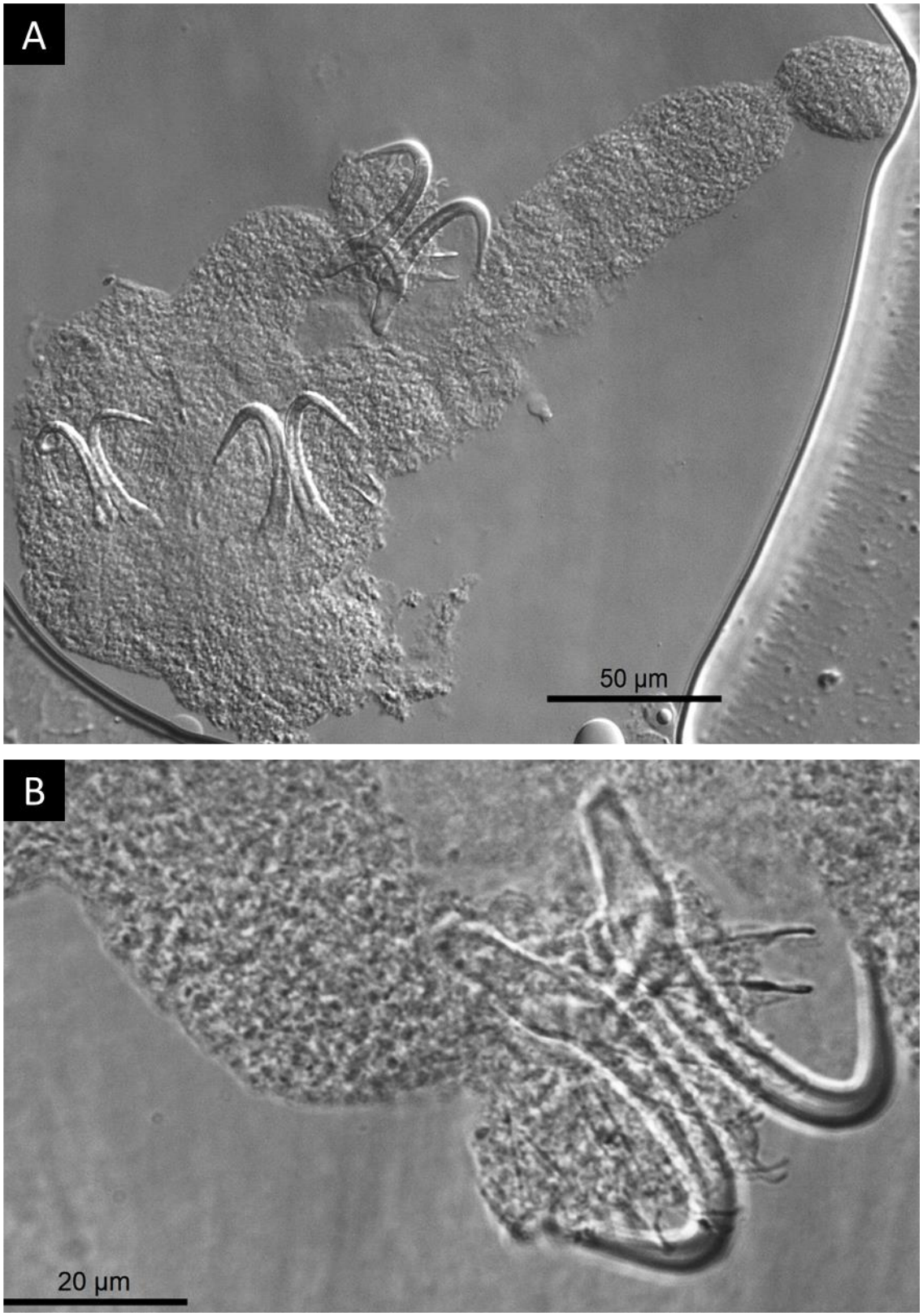


Figura 8. Gyrodactylidae gen. sp. parasito de brânquias de *Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) coletado no Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, preparado em meio de clarificação Hoyer: (**A**) Corpo; (**B**) Haptor.

Observações sobre Gyrodactylidae gen. sp.

A família Gyrodactylidae (van Beneden & Hesse, 1863) contém 25 gêneros válidos com aproximadamente 500 espécies, sendo 11 deles monotípicos, com estruturas haptoriais amplamente utilizadas na delimitação de espécies e gêneros, bem como em suas relações filogenéticas (Rogers, 1969; Boeger & Vianna, 2006; Schelkle *et al*., 2011; Cohen *et al*., 2013; Vianna *et al*., 2007; Přikrylová *et al*., 2021; Vianna *et al*., 2023). Poucas espécies dessa família foram relatadas ou descritas em peixes da ordem Characiformes na região Neotropical. No trabalho de Ferraz *et al*. (1994) foi descrita uma espécie do gênero *Gyrodactylus* ocorrendo em *Semaprochilodus taeniurus* (Valenciennes, 1821) coletado na região do Amazonas na Venezuela. Em outro trabalho foi relatada a ocorrência de *Gyrodactylus* sp. ocorrendo em *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009 e *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837), e *Gyrodactylus neotropicalis* Kritsky & Fritts, 1970 em *Astyanax lacustris* (Lütken, 1875) e *M. forestii* na bacia do Alto Rio Paraná (Lehun *et al*., 2020), indicando que é um grupo em potencial para a bacia do Rio Paraná já que é a mesma bacia do presente estudo.

4.3. Análise molecular e filogenética

Foram obtidas 5 sequências parciais do gene 28S rDNA, de espécimes de *A. bonaerensis* (631 pb), *U. surianoae* (647 pb), *U. triangulus* (678 pb), *Urocleidoides* sp. 1 (668 pb) e *Urocleidoides* sp. 2 (1.331 pb). Para a reconstrução da filogenia do grupo foram consideradas 75 sequências de espécies taxonomicamente próximas destes gêneros obtidas através do GenBank e uma sequência de um indivíduo da espécie de *A. bonaerensis* (700 pb) foi obtida através da coleta em *C. modestus* em um estudo realizado na Represa Jurumirim no Alto do Rio Paranapanema. No total foram 80 sequências alinhadas (Tabela 6) obtendo um alinhamento final de 1.022 pares de base. As sequências de *Murraytrema pricei* Bychowsky & Nagibina, 1977, *Pseudorhabdosynochus epinepheli* (Yamaguti, 1938) Kritsky & Beverley-Burton, 1986, e *Pseudorhabdosynochus lantauensis* (Beverley-Burton & Suriano, 1981) Kritsky & Beverley-Burton, 1986 foram usadas como grupo externo.

Para o COI mtDNA foram obtidas 4 sequências, sendo essas de *A. bonaerensis* (414 pb), *U. triangulus* (414 pb), *Urocleidoides* sp. 1 (587 pb) e *Urocleidoides* sp. 2 (509 pb) (Tabela 6). Para a reconstrução da filogenia do grupo foram consideradas 32 sequências

obtidas através da plataforma GenBank. No total foram 36 sequências alinhadas (Tabela 6) obtendo um alinhamento final de 220 pb. A sequência de *Acanthocotyle gurgesiella* Ñacari, Sepulveda, Escribano & Oliva, 2017 foi utilizada como grupo externo.

Foi determinado que para os conjuntos de dados de ambos os genes 28S rDNA e COI mtDNA o melhor modelo evolutivo é o GTR + I + G, com base no critério de informação de Akaike (AIC), tanto para a análise de Máxima Verossimilhança (MV) quanto para a Inferência Bayesiana (IB).

As análises de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana das sequências de 28S rDNA produziram árvores com topologias semelhantes (Figura 9). A topologia da árvore final (Figura 9) resultou em dois grandes clados, um comportando *Actinocleidus* Mueller, 1937, *Ameloblastella* Kritsky, Mendoza-Franco & Scholz, 2000, *Ancyrocephalus* Crepli, 1839, *Annulotrematoides*, *Cacatuocotyle* Boeger, Domingues and Kritsky, 1997, *Diaphorocleidus* Jogunoori, Kritsky & Venkatanarasaiah, 2004, *Heteropriapulus* Kritsky, 2007, *Jainus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968, *Rhinoxenus* Kritsky, Thatcher & Boeger, 1988, *Trinigyrus* Hanek, Molnar & Fernando, 1974, *Unibarra* Suriano & Incorvaia, 1995, *Unilatus* Mizelle & Kritsky, 1967, *Urocleidoides* e *Vancleaveus* Kritsky, Thatcher & Boeger 1986, e outro comportando *Anacanthorus* Mizelle & Price, 1965, *Aphanoblastella* Kritsky, Mendoza-Franco & Scholz, 2000, *Boegeriella* (Mendoza-Palmero, Mendoza-Franco, Acosta & Scholz, 2019), *Cichlidogyrus* Paperna, 1960, *Cosmetocleithrum* Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986, *Demidospermus* Suriano, 1983, *Nanayella* Acosta, Mendoza-Palmero, Silva & Scholz, 2019, *Sciadicleithrum* Kritsky, Thatcher & Boeger, 1989 e *Parasciadicleithrum* Mendoza-Palmero, Blasco-Costa, Hernández-Mena & Pérez-Ponce de León, 2017.

O primeiro grande clado possui duas ramificações de importância para este trabalho, estes demarcados como A e B (Figura 9). A ramificação demarcada por A compreende espécies de *Urocleidoides* agrupadas por grupo de hospedeiro. Um ramo contendo (1) *Urocleidoides carapus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968, *Urocleidoides gymnotus* Mizelle, Kritsky & Crane, 1968, *Urocleidoides nataliapasternakae* Santos Neto & Domingues, 2023 e *Urocleidoides uncinus* Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020, todos descritos em hospedeiros da ordem Gymnotiformes. E outro ramo contendo (2) *Urocleidoides brasiliensis* Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011, *Urocleidoides macrosoma* Santos Neto & Domingues, 2023 e *Urocleidoides naris* Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011, todos descritos em hospedeiros da família Erythrinidae pertencente a ordem Characiformes. Ambos os ramos separados por uma ramificação contendo espécies de *Rhinoxenus*, *Diaphorocleidus* e

Cacatuocotyle. Em análises anteriores feitas por de Zago *et al*. (2020), Oliveira *et al*. (2021) e Santos Neto e Domingues (2023), a sequência de *Cacatuocotyle papilionis* se posicionou junto com as demais sequências de *Urocleidoides*, demonstrando uma relação próxima com o grupo. Os ramos (1) e (2) não possuem na análise atual coesão morfológica passível de inferência a justificar a maneira como as sequências estão agrupadas.

O segundo clado demarcado como B compreende as outras sequências de *Urocleidoides* descritos em peixes Characiformes das famílias Anostomidae, Curimatidae (sequências de *U. triangulus*, *U. surianoae*, *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 do presente trabalho), Erythrinidae e Parodontidae. A nova sequência de *Annulotrematoides bonaerensis* foi agrupada com as sequências de *Urocleidoides,* ficando especialmente próxima de *U. surianoae*. Assim, o clado B apresenta duas ramificações, uma agrupando as sequências de (3) *Urocleidoides atilaiamarinoi* Santos Neto & Domingues, 2023, *Urocleidoides curvocuspidis* Ebert, Osaki-Pereira, Pérez-Ponce de León & Silva [In Press], *Urocleidoides digitabulum* Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020, *U. paradoxus* Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986, *Urocleidoides sinus* Zago, Yamada, De Oliveira Fadel Yamada, Franceschini, Bongiovani & da Silva, 2020 e *Urocleidoides vanini* Santos Neto & Domingues, 2023. E outra ramificação compreendendo as sequências de (4) *A. bonaerensis*, *U. indianensis*, *U. parodoni*, *Urocleidoides* sp. 1, *Urocleidoides* sp. 2, *U. surianoae*, *U. tenuis* e *U. triangulus*. Apesar de existir uma separação por grupo hospedeiro, as ramificações apresentam uma coesão morfológica se considerado a presença ou ausência de processo medial da barra dorsal. Na ramificação (3) estão os indivíduos encontrados em Anostomidae e Erythrinidae, e não apresentam processo medial da barra dorsal. Já na ramificação (4), estão os indivíduos encontrados em Curimatidae e Parodontidae, todos (exceto *A. bonaerensis* e *U. surianoae*) possuindo processo medial da barra dorsal. As espécies *A. bonaerensis* e *U. surianoae* possuem processo medial das barras ventrais, o que explicaria a próximidade que apresentam as sequências na topologia final da árvore analisada.

Os resultados da análise filogenética do 28S rDNA deste trabalho revela que o as sequências de espécies denominadas como pertencentes ao gênero *Urocleidoides* foram separadas em, ao menos, quatro clados distintos, demonstrando que o gênero não é monofilético.

Em trabalhos anteriores como os de Boeger & Kritsky (1997) e Desdevises *et al*. (2002) foi observado que, dentro de alguns cenários coevolutivos, os eventos de co-especiação parecem restringir linhagens de monogenéticos com relação a seus hospedeiros,

sugerindo relacionamentos estreitos e específicos entre monogenéticos e seus hospedeiros. Esse cenário poderia explicar o distanciamento das espécies de *Urocleidoides* com relação a grupos distintos de hospedeiros, como na análise de Santos Neto & Domingues (2023), em que as espécies de *Urocleidoides* se mantiveram dentro de um único clado, porém agregados por família de hospedeiro, sendo esse resultado devido à ausência de sequências referentes às espécies de *Cacatuocotyle*, *Jainus*, *Diaphorocleidus* e *Rhinoxenus*, os quais foram utilizados no presente estudo e agrupam entre os ramos com as sequências das espécies de *Urocleidoides*.

As divergências observadas através das análises de 28S rDNA (Tabela 7) do presente estudo demonstram que as sequências geradas neste estudo (Tabela 6 e 7), divergem em 39% de *Cacatuocotyle;* 35% de *Diaphorocleidus* e 38% de *Rhinoxenus*. Como a sequência de *U. surianoae* se mostra próximo de *A. bonaerensis*, apresentando um total de 13%, sendo que a média de divergência entre sequências de espécies descritas como *Urocleidoides* é de 35%. E apesar de *U. surianoae* e *A. bonaerensis* estarem próximos de *U. triangulus*, *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2, estes se encontram relativamente distantes na medida em que se apresentam em ramos distintos com uma divergência maior ou igual de 30%. Já as sequências de *Urocleidoides* provenientes de hospedeiros da ordem Gymnotiformes formam um clado consistente, divergindo em 37% do clado mais distante o qual compreende as sequências das espécimes *U. surianoae*, *U. triangulus*, *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2.

Na análise para o COI mtDNA foi considerado apresentar apenas as divergências genéticas (Tabela 8), já que os filogramas não demonstraram resultados suportados pelas análises de Inferência Bayesiana ou Máxima Verossimilhança. Portanto, as divergências observadas através das análises do presente estudo demonstram que as sequências geradas divergem em 22% das sequências das espécies de *Jainus*, em 25% das sequências das espécies de *Diaphorocleidus*, 25,5% da sequência da espécie de *Rhinoxenus*. E para fins comparativos, as sequências geradas no presente estudo divergem de outras sequências de *Urocleidoides* em 29% de sequências de *Urocleidoides* provenientes de hospedeiros da ordem Gymnotiformes. A sequência gerada de *Urocleidoides* sp. 1 diverge em 20% da sequência de *Urocleidoides* sp. 2, enquanto que diverge em 17% em relação à sequência gerada de *A. bonaerensis.* A sequência gerada de *U. triangulus* diverge em 23, 17 e 14 (%) das sequências geradas respectivamente de *Urocleidoides* sp. 1, *Urocleidoides* sp. 2 e *A. bonaerensis.* E a sequência gerada de *Urocleidoides* sp. 2 diverge em 17% em relação à sequência de *A. bonaerensis.*

Como em estudos de reconstrução filogenéticas anteriores baseados em COI mtDNA não utilizaram de sequências de espécies pertencentes à outros gêneros, além das sequências de espécies pertecentes à *Urocleidoides*, não há como comparar os resultados obtidos com os da presente análise. Entretanto, no presente estudo, é observado que dentre as sequências analisadas (Tabela 8) de COI mtDNA existe uma relação de divergência que corrobora com os resultados apresentados pela análise de sequências de parciais de 28S rDNA (Figura 9, Tabela 7). Fica evidente que entre sequências de espécies pertencentes à *Urocleidoides* existe uma divergência significativa se comparado à proveniente de espécies de outros gêneros como *Jainus*, *Diaphorocleidus* e *Rhinoxenus*. O que reforça a evidência de que o gênero *Urocleidoides* é de fato um clado não monofilético, uma vez que comporta espécies que filogenéticamente são tão distantes quanto espécies pertencentes à outros gêneros.

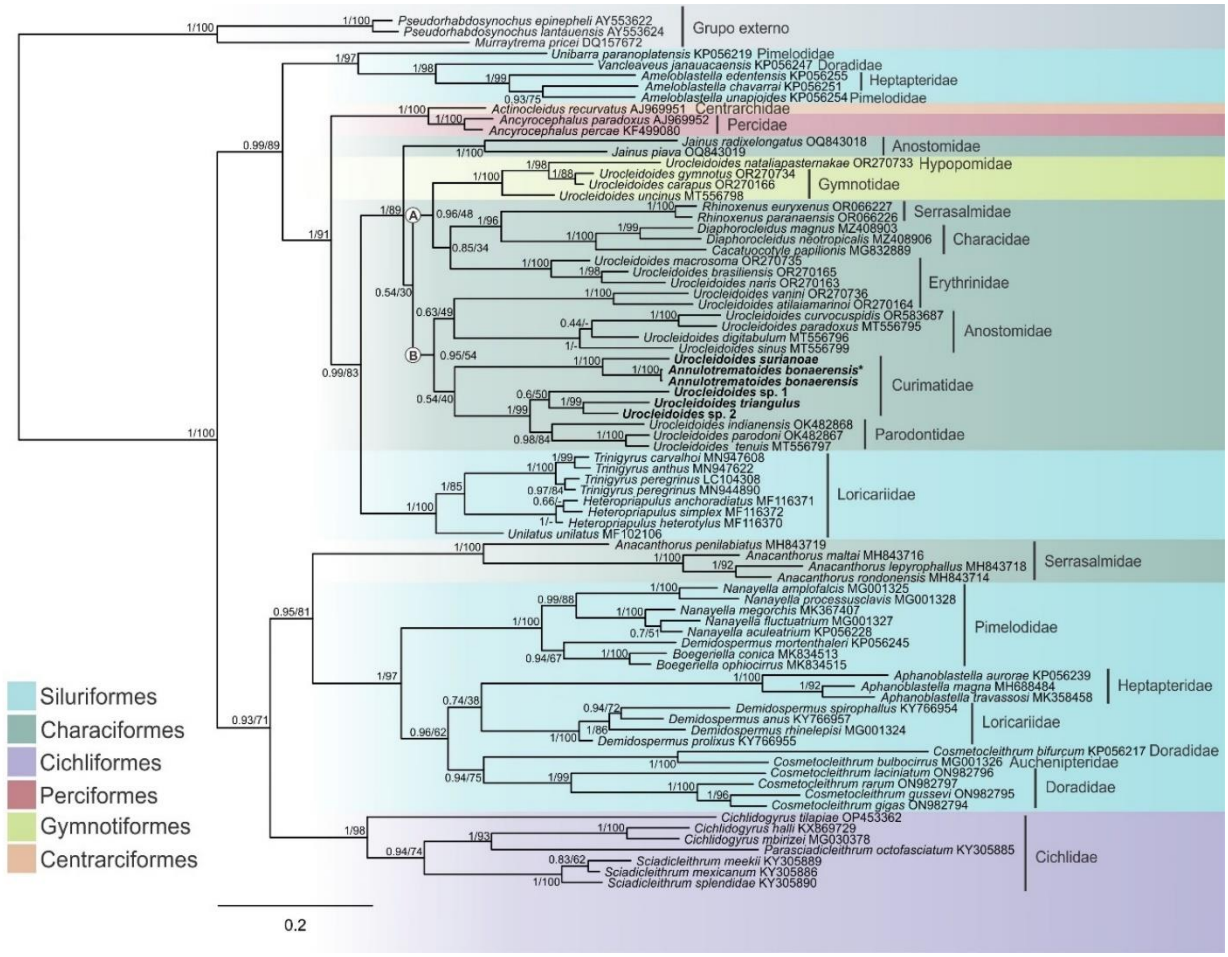


Figura 9. Árvore filogenética baseada em sequências parciais de 28S rDNA com topologia proveniente da análise de Inferência Bayesiana mostrando a posição de *Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi, 2016; *Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016; *Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981); *Urocleidoides* sp. 1 e *Urocleidoides* sp. 2 (em negrito), com sequências de espécies de monogenéticos disponíveis no GenBank. Os números das respectivas sequências estão posteriores aos nomes das espécies, assim como o valor da Máxima Verossimilhança está da Inferência Bayesiana. Todos os valores substituídos por hífen indicam não recuperação de topologia.

*sequência não publicada obtida e cedida para este estudo.

Tabela 6. Lista de monogenéticos incluídos nas análises filogenéticas, com detalhes do hospedeiro, localidade e números de acesso do GenBank das sequências do 28S rDNA parcial. Novas sequências obtidas para o presente estudo estão no início da lista em negrito.

Monogenea (Espécies)	Hospedeiro (Espécies)	Localidade	Genbank (Número de Acesso)		Referências
			28S rDNA	COI mtDNA	
***Annulotrematoides bonaerensis* Rossin & Timi, 2016**	***Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948)**	**Brasil**			**Presente estudo**
***Urocleidoides surianoae* Rossin & Timi, 2016**	***Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948)**	**Brasil**			**Presente estudo**
***Urocleidoides triangulus* (Suriano, 1981)**	***Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948)**	**Brasil**			**Presente estudo**
***Urocleidoides sp*. 1**	***Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948)**	**Brasil**			**Presente estudo**
***Urocleidoides* sp. 2**	***Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948)**	**Brasil**			**Presente estudo**
Acanthocotyle gurgesiella Ñacari, Sepulveda, Escribano & Oliva, 2017	*Gurgesiella furvescens* de Buen, 1959	Chile	-	KY379331	Ñacari *et al*. 2017
Actinocleidus recurvatus Mizelle & Donahue, 1944	*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)	Eslováquia	AJ969951	-	Šimková *et al*. 2006
Ameloblastella chavarriai (Price, 1938)	*Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824)	México	KP056251	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Ameloblastella edentensis Mendoza-Franco, Mendoza-Palmero & Scholz, 2016	*Hypophthalmus edentatus* Spix & Agassiz, 1829	Peru	KP056255	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Ameloblastella unapioides Mendoza-Franco, Mendoza-Palmero & Scholz, 2016	*Sorubim lima* (Bloch & Schneider, 1801)	Peru	KP056254	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Anacanthorus lepyrophallus Kritsky, Boeger & Van Every, 1992	*Serrasalmus maculatus* Kner, 1858	Brasil	MH843718	-	Moreira *et al*. 2019
Anacanthorus maltai Boeger & Kritsky, 1988	*Pygocentrus nattereri* Kner, 1858	Brasil	MH843716	-	Moreira *et al*. 2019
Anacanthorus penilabiatus Boeger, Husak & Martins, 1995	*Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887)	Brasil	MH843719	-	Moreira *et al*. 2019
Anacanthorus rondonensis Boeger & Kritsky, 1988	*Pygocentrus nattereri* Kner, 1858	Brasil	MH843714	-	Moreira *et al*. 2019
Ancyrocephalus paradoxus Creplin, 1839	*Seer lucioperca* (Linnaeus, 1758)	República Tcheca	AJ969952	-	Šimková *et al*. 2006
Ancyrocephalus percae Ergens, 1966	*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758	Alemanha	KF499080	-	Behrmann-Godel *et al*. 2014
Ancyrocephalus percae Ergens, 1966	*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758	China	-	OM905736	Kadir e Yue 2022
Aphanoblastella aurorae Mendoza-Palmero, Scholz, Mendoza-Franco & Kuchta, 2012	*Goeldiella eques* (Müller & Troschel, 1849)	Peru	KP056239	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Aphanoblastella magna Yamada, Acosta, Yamada, Scholz & Silva, 2018	*Pimelodella avanhandavae* Eigenmann, 1917	Brasil	MH688484	-	Yamada *et al*. 2018
Aphanoblastella travassosi (Price, 1938)	*Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864)	México	MK358458	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Boegeriella conica (Mendoza-Palmero, Mendoza-Franco, Acosta & Scholz, 2019)	*Platynematichthys notatus* (Jardine, 1841)	Peru	MK834513	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2019

Boegeriella ophiocirrus (Mendoza-Palmero, Mendoza-Franco, Acosta & Scholz, 2019)	*Platystomatichthys sturio* (Kner, 1858)	Peru	MK834515	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2019
Cacatuocotyle papilionis Zago, Franceschini, Müller & Silva, 2018	*Astyanax lacustris* (Lütken, 1875)	Brasil	MG832889	-	Zago *et al*. 2018
Cichlidogyrus halli (Price & Kirk, 1967)	-	Brasil	KX869729	-	Não publicado
Cichlidogyrus mbirizei Muterezi Bukinga, Vanhove, Van Steenberge & Pariselle, 2012	-	Brasil	MG030378	-	Não publicado
Cichlidogyrus tilapiae Paperna, 1960	-	China	OP453362	-	Não publicado
Cosmetocleithrum bifurcum Mendoza-Franco, Mendoza-Palmero & Scholz, 2016	*Hassar orestis* (Steindachner, 1875)	Peru	KP056217	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Cosmetocleithrum bulbocirrus Kritsky, Thatcher& Boeger, 1986	*Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821)	Brasil	MG001326	-	Acosta *et al*. 2018
Cosmetocleithrum gigas Morey, Cachique & Babilonia, 2020	*Oxydoras niger* (Valenciennes, 1821)	Peru	ON982794	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2022
Cosmetocleithrum gussevi Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Oxydoras niger* (Valenciennes, 1821)	Peru	ON982795	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2022
Cosmetocleithrum laciniatum Yamada, Yamada, Silva & Anjos, 2017	*Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766)	Peru	ON982796	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2022
Cosmetocleithrum rarum Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Oxydoras niger* (Valenciennes, 1821)	Peru	ON982797	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2022
Demidospermus anus Suriano, 1983	*Loricariichthys platymetopon* Isbrücker & Nijssen, 1979	Brasil	KY766957	-	Franceschini *et al*. 2017
Demidospermus mortenthaleri Mendoza-Palmero, Scholz, Mendoza-Franco & Kuchta, 2012	*Brachyplatystoma juruense* (Boulenger, 1898)	Peru	KP056245	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Demidospermus prolixus Franceschini, Zago, Müller, Francisco, Takemoto & Silva, 2017	*Proloricaria prolixa* (Isbrücker & Nijssen, 1978)	Brasil	KY766955	-	Franceschini *et al*. 2017
Demidospermus rhinelepisi Acosta, Scholz, Blasco-Costa, Alves & Silva, 2018	*Rhinelepis aspera* Spix & Agassiz, 1829	Brasil	MG001324	-	Acosta *et al*. 2018
Demidospermus spirophallus Franceschini, Zago, Müller, Francisco, Takemoto & Silva, 2017	*Proloricaria prolixa* (Isbrücker & Nijssen, 1978)	Brasil	KY766954	-	Franceschini *et al*. 2017
Diaphorocleidus magnus Zago, Franceschini, Abdallah, Müller, Azevedo & Silva, 2021	*Astyanax lacustris* (Lütken, 1875)	Brasil	MZ408903	MZ408253	Zago *et al*. 2021
Diaphorocleidus neotropicalis Zago, Franceschini, Abdallah, Müller, Azevedo & Silva, 2021	*Astyanax lacustris* (Lütken, 1875)	Brasil	MZ408906	MZ408254	Zago *et al*. 2021
Heteropriapulus anchoradiatus Acosta, Franceschini, Zago, Scholz & Silva, 2017	*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893)	Brasil	MF116371	-	Acosta *et al*. 2017
Heteropriapulus heterotylus Jogunoori, Kritsky & Venkatanarasaiah, 2004	*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893)	Brasil	MF116370	-	Acosta *et al*. 2017
Heteropriapulus simplex Li & Huang, 2012	*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893)	Brasil	MF116372	-	Acosta *et al*. 2017
Jainus beccus Yamada, Müller, Zago, Yamada, Ebert, Franceschini & Silva, 2023	*Leporinus friderici* (Bloch, 1794)	Brasil	-	OQ833545	Yamada *et al*. 2023
Jainus piava Karling, Bellay, Takemoto & Pavanelli, 2011	*Schizodon nasutus* Kner, 1858	Brasil	OQ843019	OQ833543	Yamada *et al*. 2023
Jainus radixelongatus Yamada, Müller, Zago, Yamada, Ebert, Franceschini & Silva, 2023	*Leporinus striatus* Kner, 1858	Brasil	OQ843018	OQ833544	Yamada *et al*. 2023
Murraytrema pricei Bychowsky & Nagibina, 1977	*Nibea albiflora* Richardson, 1846	China	DQ157672	-	Wu *et al*. 2006
Nanayella aculeatrium Acosta, Mendoza-Palmero, Silva & Scholz, 2019	*Sorubim lima* (Bloch & Schneider, 1801)	Peru	KP056228	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015

Nanayella amplofalcis Acosta, Mendoza-Palmero, Silva & Scholz, 2019	*Sorubim lima* (Bloch & Schneider, 1801)	Brasil	MG001325	-	Acosta *et al*. 2019
Nanayella fluctuatrium Acosta, Mendoza-Palmero, Silva & Scholz, 2019	*Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes, 1840)	Brasil	MG001327	-	Acosta *et al*. 2019
Nanayella processusclavis Acosta, Mendoza-Palmero, Silva & Scholz, 2019	*Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes, 1840)	Brasil	MG001328	-	Acosta *et al*. 2019
Nanayella megorchis (Mizelle & Kritsky, 1969)	*Sorubim lima* (Bloch & Schneider, 1801)	Peru	MK367407	-	Acosta *et al*. 2019
Parasciadicleithrum octofasciatum Mendoza-Palmero, Blasco-Costa, Hernández-Mena & Pérez-Ponce de León, 2017	*Rocio octofasciata* (Regan, 1903)	México	KY305885	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2017
Pseudorhabdosynochus epinepheli (Yamaguti, 1938)	*Epinephelus bruneus* Bloch, 1793	China	AY553622	-	Wu *et al*. 2005
Pseudorhabdosynochus lantauensis (Beverley-Burton & Suriano, 1981)	*Epinephelus bruneus* Bloch, 1793	China	AY553624	-	Wu *et al*. 2005
Rhinoxenus euryxenus Dominngues & Boeger, 2005	*Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1837	Brasil	OR066227	-	Osaki-Pereira *et al*. 2023
Rhinoxenus paranaensis Rossin & Timi, 2019	*Serrasalmus maculatus* Kner, 1858	Brasil	OR066226	OR064770	Osaki-Pereira *et al*. 2023
Sciadicleithrum meekii Mendoza-Franco, Scholz & Vidal-Martínez, 1997	*Thorichthys meeki* (Brind, 1918)	México	KY305889	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2017
Sciadicleithrum mexicanum Kritsky, Vidal-Martínez & Rodríguez-Canul, 1994	*Rocio octofasciata* (Regan, 1903)	México	KY305886	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2017
Sciadicleithrum splendidae Kritsky, Vidal-Martínez & Rodríguez-Canul, 1994	*Parachromis friedrichsthalii* (Heckel, 1840)	México	KY305890	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2017
Trinigyrus anthus Franceschini, Acosta, Zago, Müller & Silva, 2020	*Hypostomus regani* (Ihering, 1905)	Brasil	MN947622	MN916719	Franceschini *et al*. 2020
Trinigyrus carvalhoi Franceschini, Acosta, Zago, Müller & Silva, 2020	*Hypostomus ancistroides* (Ihering, 1911)	Brasil	MN947608	MN922321	Franceschini *et al*. 2020
Trinigyrus peregrinus Nitta & Nagasawa, 2016	*Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991)	Japão	LC104308	-	Nitta e Nagasawa 2016
Trinigyrus peregrinus Nitta & Nagasawa, 2016	*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893)	Brasil	MN944890	MN913212	Franceschini *et al*. 2020
Unibarra paranoplatensis Suriano & Incorvaia, 1995	*Aguarunichthys torosus* Stewart, 1986	Peru	KP056219	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015
Unilatus unilatus Mizelle & Kritsky, 1967	*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893)	Brasil	MF102106	-	Acosta *et al*. 2018
Urocleidoides atialaiamarinoi Santos Neto & Domingues, 2023	*Hoplerytrinus unitaeniatus* (Spix & Agassiz, 1829)	Brasil	OR270164	-	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides brasiliensis Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	Brasil	OR270165	-	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides carapus Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758	Brasil	OR270166	OR270816	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides cuiabai Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias* aff. *Malabaricus* (Bloch, 1794)	Brasil	-	KT625591 KT625592 KT625593 KT625594 KT625595	Gasques *et al*. 2016
Urocleidoides curvocuspidis Ebert, Osaki-Pereira & Silva, 2023	*Schizodon nasutus* Kner, 1858	Brasil	OR583687	OR582424	Ebert *et al*. 2023 (In press)
Urocleidoides digitabulum Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020	*Megaleporinus elongatus* (Valenciennes, 1850)	Brasil	MT556796	MT594400	Zago *et al*. 2020
Urocleidoides flegomai Mendoza-Franco, Aguirre-Macedo & Vidal-Martínez, 2007		Brasil	-	MF939741	Não publicado

Urocleidoides gymnotus Mizelle, Kritsky & Crane, 1968	*Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758	Brasil	OR270734	OR270814	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides indianensis Oliveira, Silva, Vieira & Acosta, 2021	*Parodon nasus* Kner, 1859	Brasil	OK482868	-	Oliveira *et al*. 2021
Urocleidoides macrosoma Santos Neto & Domingues, 2023	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	Brasil	OR270735	OR270815	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides malabaricusi Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794)	Brasil	-	KT625587 KT625588 KT625589	Gasques *et al*. 2016
Urocleidoides naris Rosim, Mendoza-Franco & Luque, 2011	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	Brasil	OR270163	OR285308	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleioides nataliapasternakae Santos Neto & Domingues, 2023	*Brachyhypopomus brevirostris*	Brasil	OR270733	OR270823	Santos Neto e Domingues 2023
Urocleidoides parodoni Oliveira, Silva, Vieira & Acosta, 2021	*Parodon nasus* Kner, 1859	Brasil	OK482867	-	Oliveira *et al*. 2021
Urocleidoides paradoxus Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Leporinus friderici* (Bloch, 1794)	Brasil	MT556795	-	Zago *et al*. 2020
Urocleidoides sinus Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020	*Schizodon nasutus* Kner, 1858	Brasil	MT556799	OR285308	Zago *et al*. 2020
Urocleidoides strombicirrus (Price e Bussing, 1967)	-	Panamá	-	MF939830 MF939838 MF939854 MF939876	Não publicado
Urocleidoides tenuis Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020	*Apareiodon piracicabae* (Eigenmann, 1907)	Brasil	MT556797	MT594475	Zago *et al*. 2020
Urocleidoides uncinus Zago, Yamada, Yamada, Franceschini, Bongiovani & Silva, 2020	*Gymnotus inaequilabiatus* (Valenciennes, 1839*)*	Brasil	MT556798	MT594473	Zago *et al*. 2020
Urocleidoides vanini Santos Neto & Domingues, 2023	*Erythrinus erythrinus* (Bloch & Schneider, 1801)	Brasil	OR270736	OR285309	Santos Neto e Domingues 2023
Vancleaveus janauacaensis Kritsky, Thatcher & Boeger, 1986	*Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821)	Peru	KP056247	-	Mendoza-Palmero *et al*. 2015

Tabela 7. Divergência genética (Tamura-nei, expressa em %) estimada para o gene parcial 28S rDNA dentro de espécies de *Urocleidoides* spp. obtidos do GenBank e *Urocleidoides* spp. comparados neste estudo.

		2	3	4	**5**	**6**	**7**	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	**26**	27	**28**	**29**	30	31
2	*Murraytrema pricei* DQ157672																														
3	*Pseudorhabdosynochus epinepheli* AY553622	30																													
4	*Pseudorhabdosynochus lantauensis* AY553624	30	5																												
5	***Urocleidoides surianoae***	**74**	**70**	**72**																											
6	***Annulotrematoides boanaerensis****	**73**	**73**	**77**	**13**																										
7	***Annulotrematoides boanaerensis***	**69**	**70**	**74**	**13**	**0**																									
8	*Urocleidoides vanini* OR270736	49	48	50	**45**	**49**	**47**																								
9	*Urocleidoides atilaiamarinoi* OR270164	56	50	50	**47**	**47**	**45**	14																							
10	*Rhinoxenus euryxenus* OR066227	55	50	51	**39**	**40**	**38**	36	34																						
11	*Rhinoxenus paranaensis* OR066226	54	49	50	**41**	**40**	**39**	36	35	4																					
12	*Diaphorocleidus magnus* MZ408903	53	50	53	**39**	**38**	**38**	31	30	28	27																				
13	*Cacatuocotyle papilionis* MG832889	57	55	58	**42**	**45**	**44**	33	34	28	27	17																			
14	*Diaphorocleidus neotropicalis* MZ408906	53	47	50	**38**	**43**	**41**	29	30	29	28	11	18																		
15	*Urocleidoides macrosoma* OR270735	48	44	44	**43**	**49**	**47**	27	26	28	28	27	29	25																	
16	*Urocleidoides brasiliensis* OR270165	50	43	45	**44**	**46**	**44**	28	28	28	29	29	31	29	11																
17	*Urocleidoides naris* OR270163	50	45	46	**43**	**44**	**42**	27	28	28	29	28	32	30	11	8															
18	*Urocleidoides curvocuspidis* OR583687	82	79	84	**38**	**37**	**37**	52	53	46	46	40	44	43	52	47	48														
19	*Urocleidoides paradoxus* MT556795	53	52	52	**38**	**40**	**39**	31	32	33	32	29	31	31	32	31	32	10													
20	*Urocleidoides digitabulum* MT556796	51	50	52	**33**	**36**	**35**	28	25	33	33	29	28	30	28	28	31	19	14												
21	*Urocleidoides sinus* MT556799	54	51	52	**35**	**39**	**38**	31	27	31	31	31	31	30	29	30	33	24	18	13											
22	*Urocleidoides nataliapasternakae* OR270733	52	49	52	**43**	**48**	**45**	29	25	31	32	30	32	28	22	23	23	54	34	29	29										
23	*Urocleidoides uncinus* MT556798	51	51	50	**30**	**33**	**31**	31	30	27	27	27	27	26	20	23	24	38	28	24	25	18									
24	*Urocleidoides gymnotus* OR270734	50	50	50	**45**	**46**	**43**	31	28	29	29	28	29	26	22	23	24	49	30	29	28	13	12								
25	*Urocleidoides carapus* OR270166	48	49	49	**44**	**44**	**41**	30	28	27	27	28	28	26	21	22	24	48	30	28	28	10	12	3							
26	***Urocleidoides* sp. 1**	**71**	**68**	**71**	**29**	**33**	**33**	**47**	**44**	**36**	**37**	**31**	**37**	**31**	**45**	**41**	**41**	**37**	**34**	**33**	**38**	**43**	**25**	**36**	**37**						

27	*Urocleidoides indianensis* OK482868	55	54	55	**30**	**32**	**31**	32	29	32	33	27	31	28	29	29	27	41	27	28	29	27	25	28	27	**23**					
28	***Urocleidoides triangulus***	**88**	**74**	**80**	**27**	**29**	**28**	**46**	**47**	**40**	**41**	**36**	**39**	**35**	**42**	**41**	**38**	**38**	**34**	**33**	**37**	**43**	**26**	**40**	**37**	**20**	**23**				
29	***Urocleidoides* sp. 2**	**52**	**50**	**53**	**28**	**30**	**30**	**30**	**29**	**30**	**31**	**28**	**30**	**27**	**27**	**27**	**25**	**40**	**28**	**26**	**28**	**27**	**22**	**27**	**25**	**20**	**16**	**12**			
30	*Urocleidoides parodoni* OK482867	53	52	53	**30**	**31**	**29**	30	29	31	31	27	31	27	31	30	28	42	27	30	29	27	25	30	28	**25**	16	**23**	**15**		
31	*Urocleidoides tenuis* MT556797	54	51	53	**32**	**33**	**32**	29	29	31	31	29	33	29	31	30	27	44	28	30	31	27	25	30	28	**27**	17	**24**	**15**	5	

Tabela 8. Divergência genética (Tamura-nei, expressa em %) estimada para o gene parcial COI mtDNA dentro de espécies de *Urocleidoides* spp. obtidos do GenBank e *Urocleidoides* spp. comparados neste estudo.

		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	**23**	**24**	**25**	**26**	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
2	*Acanthocotyle gurgesiella* KY379331																																				
3	*Urocleidoides gymnotus* OR270814	37																																			
4	*Urocleidoides carapus* OR270816	40	19																																		
5	*Urocleidoides cultellus* MF939848	36	21	21																																	
6	*Urocleidoides cultellus* MF939723	36	21	21	0																																
7	*Urocleidoides uncinus* MT594473	37	23	22	30	30																															
8	*Urocleidoides tenuis* MT594475	38	29	35	34	34	35																														
9	*Urocleidoides nataliapasternakae* OR270823	37	23	24	28	28	19	27																													
10	*Diaphorocleidus magnus* MZ408253	36	27	35	29	29	28	28	26																												
11	*Diaphorocleidus neotropicalis* MZ408254	40	29	29	31	31	33	27	30	19																											
12	*Urocleidoides strombicirrus* MF939838	40	29	29	35	35	27	32	28	22	21																										
13	*Urocleidoides strombicirrus* MF939830	40	29	29	35	35	27	32	28	22	21	0																									
14	*Urocleidoides strombicirrus* MF939876	40	29	29	35	35	27	32	28	22	21	0	0																								
15	*Urocleidoides strombicirrus* MF939854	39	29	29	35	35	27	32	28	21	21	0	0	0																							
16	*Urocleidoides digitabulum* MT594400	44	39	37	39	39	36	23	29	31	27	32	32	32	32																						
17	*Urocleidoides cuiabai* KT625595	37	30	33	34	34	31	28	31	32	35	32	32	32	32	30																					
18	*Urocleidoides cuiabai* KT625591	37	31	35	34	34	33	29	33	32	35	31	31	31	31	31	2																				
19	*Urocleidoides cuiabai* KT625594	36	31	35	33	33	33	28	33	30	34	30	30	30	30	31	2	2																			
20	*Urocleidoides cuiabai* KT625592	38	31	35	34	34	33	29	33	31	35	31	31	31	31	31	2	2	1																		
21	*Urocleidoides cuiabai* KT625593	36	29	33	33	33	32	27	31	31	33	30	30	30	30	30	1	1	1	1																	
22	*Rhinoxenus paranaensis* OR064770	36	34	32	34	34	25	27	26	24	32	27	27	27	27	33	28	30	29	30	29																
23	***Urocleidoides* sp. 2**	**33**	**33**	**30**	**31**	**31**	**23**	**28**	**28**	**19**	**25**	**22**	**22**	**22**	**21**	**26**	**28**	**29**	**28**	**29**	**27**	**21**															
24	***Urocleidoides* sp. 1**	**34**	**32**	**24**	**25**	**25**	**25**	**29**	**30**	**24**	**26**	**28**	**28**	**28**	**28**	**29**	**29**	**30**	**29**	**30**	**28**	**23**	**20**														
25	***Urocleidoides triangulus***	**36**	**30**	**32**	**33**	**33**	**31**	**29**	**28**	**25**	**26**	**24**	**24**	**24**	**24**	**26**	**26**	**27**	**26**	**27**	**25**	**30**	**17**	**23**													
26	***Annulotrematoides boanaerensis***	**28**	**26**	**29**	**30**	**30**	**23**	**25**	**26**	**24**	**23**	**24**	**24**	**24**	**23**	**23**	**23**	**23**	**22**	**23**	**22**	**20**	**17**	**17**	**14**												

27	*Jainus piava* OQ833543	34	32	33	28	28	35	27	31	27	25	24	24	24	23	24	33	33	31	33	32	27	**24**	**23**	**25**	**20**										
28	*Jainus beccus* OQ833545	32	26	28	25	25	34	25	28	23	23	22	22	22	22	26	28	28	27	28	27	25	**21**	**24**	**19**	**21**	19									
29	*Urocleidoides vanini* OR285309	36	32	28	33	33	29	27	26	26	28	22	22	22	22	32	31	32	31	32	31	24	**21**	**20**	**23**	**23**	27	26								
30	*Urocleidoides macrosoma* OR270815	35	30	27	32	32	25	26	26	23	23	22	22	22	22	27	26	27	26	27	25	24	**17**	**22**	**20**	**17**	25	21	19							
31	*Urocleidoides naris* OR285308	37	32	29	34	34	28	27	27	23	25	22	22	22	22	25	29	31	30	31	29	24	**25**	**19**	**24**	**20**	24	24	20	17						
32	*Urocleidoides malabaricusi* KT625589	31	28	30	33	33	30	25	33	23	25	22	22	22	22	26	31	32	31	32	31	23	**23**	**20**	**24**	**16**	22	22	21	17	14					
33	*Urocleidoides sinus* MT594474	35	34	31	32	32	29	29	29	23	26	25	25	25	25	24	32	33	31	33	31	28	**18**	**23**	**27**	**21**	27	23	31	23	20	21				
34	*Jainus radixelongatus* OQ833544	34	32	32	32	32	31	26	24	26	24	28	28	28	28	25	29	29	29	29	27	24	**22**	**21**	**24**	**21**	21	19	28	19	22	25	21			
35	*Urocleidoides curvocuspidis* OR582424	32	27	28	27	27	29	24	30	21	16	21	21	21	20	22	33	33	32	33	32	25	**16**	**20**	**20**	**17**	22	17	25	21	20	18	17	19		
36	*Urocleidoides malabaricusi* KT625588	39	35	35	32	32	33	28	28	32	31	31	31	31	30	25	30	30	29	30	28	26	**23**	**23**	**24**	**23**	28	25	20	22	24	22	29	24	22	
37	*Urocleidoides malabaricusi* KT625587	37	37	37	36	36	31	25	36	26	27	30	30	30	30	24	26	28	27	28	26	22	**19**	**21**	**27**	**20**	25	28	22	17	21	18	25	21	21	18

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através dos resultados obtidos neste estudo é possível observar que os estudos enfocando a fauna de monogenéticos ainda está em processo de evidenciação. Estudos parasitológicos focados em taxonomia e filogenia em geral são subestimados e em decorrência desse fator existe uma lacuna a ser preenchida a respeito de aspectos da história de vida desses organismos.

É importante ressaltar que, apesar que existirem inúmeras espécies pertecentes a Monogenea já descritas, poucas foram estudadas a partir do ponto de vista filogenético do grupo, então pouco se sabe em relação à caracteres homoplásticos e sua relação dentro de diferentes grupos. Alguns desses grupos, ainda que se saiba que não são monofiléticos, carecem de informações para a resolução em nível taxonômico. Portanto, os resultados morfológicos e moleculares obtidos no presente estudo revela a importância que o enfoque molecular trás para pesquisas voltadas para o eixo da sistemática.

Neste estudo foram encontrados seis táxons distintos, ocorrendo em espécimes de *C. modestus* da bacia do Rio Pardo, Médio Rio Paranapanema, com duas novas espécies de parasitos do gênero *Urocleidoides,* suportadas por dados morfológicos e moleculares. Além disso, as análises filogenéticas evidenciam que *Urocleidoides* é de fato um grupo não monofilético, o qual necessita de melhor e maior investigação. Pois, com os dados obtidos até o presente momento ainda não é possível inferir com precisão aspectos que separem os grupos de maneira clara.

Por fim, este estudo agrega novas informações moleculares e filogenéticas para espécies dos gêneros *Annulotrematoides* e *Urocleidoides*, com sequências de 28S rDNA e COI mtDNA . Este estudo ainda contribui com a primeira sequência de uma espécie do gênero *Annulotrematoides* e seu primeiro relato de ocorrência em *C. modestus* na localidade do Rio Pardo. Os resultados obtidos ressaltam a importância de trabalhos relacionados aos monogenéticos da família Dactylogyridae, evidênciando a importância da revisão dos gêneros *Annulotrematoides* e *Urocleidoides*.

6. REFERÊNCIAS

Abdallah, V. D.; Azevedo, R. K.; Silva, R. J. D. 2015. First record of *Palombitrema triangulum* (Suriano, 1981) Suriano, 1997 (Monogenea: Dactylogyridae) from freshwater fishes in Brazil. Brazilian Journal of Biology, 75, 229-233.

Acosta, A. A.; Franceschini. L.; Zago, A. C.; Scholz, T.; Silva, R. J. 2017. Six new species of *Heteropriapulus* (Monogenea: Dactylogyridae) from South American fishes with an amended diagnosis to the genus. Zootaxa, 4290, 459-482.

Acosta, A. A.; Scholz, T.; Blasco-Costa, I.; Alves, P. V.; Silva, R. J. 2018. A new genus and two new species of dactylogyrid monogeneans from gills of Neotropical catfishes (Siluriformes: Doradidae and Loricariidae). Parasitology International, 67, 4-12.

Acosta, A. A.; Mendoza-Palmero, C. A.; Silva, R. J.; Scholz, T. 2019. A new genus and four new species of dactylogyrids (Monogenea), gill parasites of pimelodid catfishes (Siluriformes: Pimelodidae) in South America and the reassignment of *Urocleidoides megorchis* Mizelle et Kritsky, 1969. Folia Parasitologica, 66, 1-12.

Albert, J.; Reis, R. E. 2011. Introduction to Neotropical Freshwaters. In: Albert, J.; Reis, R.E. (Eds), Historical Biogeography on Neotropical Freshwaters Fishes. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California. 3-19.

Bertaco, V. A.; Ferrer, J.; Carvalho, F. R.; Malabarba, L. R. 2016. Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America: a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. Zootaxa, 4138, 3, 401-440.

Boeger, W. A.; Kritsky, D. C. 1988. Neotropical Monogenea. 12. Dactylogyridae from *Serrasalmus nattereri* (Cypriniformes, Serrasalmidae) and aspects of their morphologic variation and distribution in the Brazilian Amazon. Proceedings of the Helminthological Society Washington, 55, 188-213.

Boeger, W. A.; Vianna, R. T. 2006. Monogeneoidea. In: Adis, J.; Arias, J. R.; Rueda-Delgado, G.; Wantzen, K.M. (Eds.), Aquatic Biodiversity in Latin America. V. 1. Amazon Fish Parasites. 2° ed. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, 42-116.

Brusca, R.C., Brusca, G.J. 2007. Invertebrados. 2°ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A.

Brooks, D. R.; Hoberg, E.P. 2001. Parasite systematics in the 21st century: opportunities and obstacles. Trends in Parasitology, 17, 273-275.

Buckup, P. A.; Menezes, N. A.; Ghazzi, M. S. A. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Rio de Janeiro, Museu Nacional. 195.

Bush, A. O.; Lafferty, K. D.; Lotz, J. M.; Shostak, A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al*. Revisited. Journal of Parasitology, 83, 575-583.

Cohen, S. C.; Kohn, A.; Boeger, W. A. 2012. Neotropical Monogenoidea. 57. Nine new species of Dactylogyridae (Monogenoidea) from the gill of *Salminus brasiliensis* (Characidae, Characiformes) from the Paraná river, State of Paraná, Brazil. Zootaxa, 3049, 1, 57-68.

Cohen, S. C. 2013. On diversity of the monogenoidean fauna in a megadiverse country, Brazil. Neotropical Helminthology, 7, 1-6.

Cuglianna, A. M.; Silva Cordeiro, N.; Luque, J. L. 2003. *Annulotrematoides bryconi* sp. n. (Monogenea: Dactylogyridae) parasitic on *Brycon cephalus* (Osteichthyes: Characidae) from Brazil. Folia Parasitologica, 50, 4, 272-274.

Desdevises, Y.; Morand, S.; Jousson, O.; Legendre, P. 2002. Coevolution between *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. Evolution, 56, 12, 2459-2471.

Eiras, J. C.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2006. Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes. Maringá, EDUEM, 2, 199.

Eiras, J. C.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2010. Diversidade dos parasitas de peixes de água doce do Brasil. Maringá: Clichetec. 333.

Eiras, J. C.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C.; Adriano, E. A. 2011. About the biodiversity of parasites of freshwater fish from Brazil. Bulletin-European Association of Fish Pathologists, 31, 161-168.

Ferraz, E.; Shinn, A. P.; Sommerville, C. 1994. *Gyrodactylus gemini* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae), a parasite of *Semaprochilodus taeniurus* (Steindachner) from the Venezuelan Amazon. Systematic Parasitology, 29, 217-222.

Franceschini. L.; Zago, A. C.; Muller, M. I.; Francisco, C. J.; Takemoto, R. M.; Silva, R. J. 2018. Morphology and molecular characterization of *Demidospermus spirophallus* n. sp., *D. prolixus* n. sp. (Monogenea: Dactylogyridae) and a redescription of *D. anus* in siluriform catfish from Brazil. Journal of Helminthology, 92, 228-243.

Franceschini, L.; Acosta, A. A.; Zago, A. C.; Müller, M. I.; Silva, R. J. 2020. *Trinigyrus* spp. (Monogenea: Dactylogyridae) from Brazilian catfishes: new species, molecular data and new morphological contributions to the genus. Journal of Helminthology, 94, e126.

Giora, J.; Fialho, C. B. 2003. Biologia alimentar de *Steindachnerina brevipinna* (Characiformes, Curimatidae) do rio Ibicuí-Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia. Série Zoologia, 93, 3, 277-281.

Graça, W. J.; Pavanelli, C. S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: EDUEM, 308.

Grossi, C. H. 2003. Sistema de informação geográfica-Basins 3.0 na modelagem hidrológica da bacia experimental do Rio Pardo, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômicas.

Guidelli, G.; Tavechio, W. L. G.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2006. Fauna parasitária de *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Acta Scientiarum Biological Sciences, 28, 281-290.

Guidelli, G.; Tavechio, W. L. G.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2011. Relative condition factor and parasitism in anostomid fishes from the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. Veterinary Parasitology, 177, 145-151.

Guindon, S.; Gascuel, O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. Systematic Biology, 52, 696–704.

Hasuike, W. T.; Scorsim, B.; Arjona, I. S.; Bellay, S.; Oliveira, A. V.; Takemoto, R. M. (2024). A new species of *Urocleidoides* Mizelle & Price 1964 (Monogenea: Dactylogyridae) parasite of *Hemiodus orthonops* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Hemiodontidae) from the upper Paraná River floodplain. Journal of Helminthology, *98*, e5.

Jogunoori, W.; Kritsky, D. C., Venkatanarasaiah, J. 2004. Neotropical Monogenoidea. 46. Three new species from the gills of introduced aquarium fishes in India, the proposal of *Heterotylus* ng and *Diaphorocleidus* ng, and the reassignment of some previously described species of *Urocleidoides* Mizelle & Price, 1964 (Polyonchoinea: Dactylogyridae). Systematic Parasitology, 58, 2, 115-124.

Karling, L. C.; Bellay, S.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2011. A new species of *Jainus* (Monogenea), gill parasite of *Schizodon borellii* (Characiformes, Anostomidae) from the

upper Paraná river floodplain, Brazil. Acta Scientiarum Biological Sciences, 33, 2, 227-231.

Kearn, G. C. 1998. Parasitism and the Platyhelminths. Chapman and Hall, London.

Kmentová, N.; Cruz-Laufer, A. J.; Pariselle, A.; Smeets, K.; Artois, T.; Vanhove, M. P. (2022). Dactylogyridae 2022: a meta-analysis of phylogenetic studies and generic diagnoses of parasitic flatworms using published genetic and morphological data. International Journal for Parasitology, 52, 7, 427-457.

Kritsky, D. C.; Thatcher, V. E. 1983. Neotropical Monogenea. 5. Five new species from the aruana, *Osteoglossum bicirrosum* Vandelli, a freshwater teleost from Brazil, with the proposal of *Gonocleithrum* n. gen. (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 96, 581-597.

Kritsky, D. C.; Boeger, W.; Thatcher, V. E. 1985. Neotropical Monogenea. 7. Parasites of the Pirarucu, *Arapaima gigas* (Cuvier), with discription of two new species and redescription of *Dawestrema cycloancistrium* Price and Nowlin, 1967 (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 98, 321-331.

Kritsky, D. C.; Thatcher, V. E.; Boeger, W. A. 1986. Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Urocleidoides* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 53, 1-37.

Kritsky, D. C.; Boeger, W. A.; Thatcher, V. E. 1988. Neotropical monogenea. 2. *Rhinoxenus*, new genus (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) with descriptions of three new species from the nasal cavities of Amazonian Characoidea. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 101, 87-94.

Kritsky, D. C.; Boeger, W. A. 1989. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyroidea). Journal of Parasitology, 75, 207-211.

Kritsky, D. C.; Boeger, W. A. 1995. Neotropical Monogenoidea. 26. *Annulotrematoides amazonicus* a new genus and species (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae), from the gills of *Psectrogaster rutiloides* (Kner) (Teleostei, Characiformes, Curimatidae) from the Brazilian Amazon. Proceedings of the Biological Society of Washington, 108, 528-532.

Kritsky, D. C.; Boeger, W. A.; Jegu, M. 1996. Neotropical Monogenoidea. 28. Ancyrocephalinae (Dactylogyridae) of Piranha and Their Relatives (Teleostei,

Serrasalmidae) from Brazil and French Guiana: Species of *Notozothecium* Boeger and Kritsky, 1988, and *Mymarothecium* gen. n. Journal Helminthological Society Washington, 63, 2, 153-175.

Kritsky, D. C.; Boeger, W. A.; Jegu, M. 1997. Neotropical Monogenoidea. 29. Ancyrocephalinae (Dactylogyridae) of piranha and their relatives (Teleostei, Serrasalmidae) from Brazil: Species of *Amphithecium* Boeger and Kritsky, 1988, *Heterothecium* gen. n. and *Pithanothecium* gen. n. Journal Helminthological Society of Washington, 64, 25-54.

Kritsky, D.C.; Boeger, W.A. 1998. Neotropical Monogenoidea. 35. *Pavanelliella pavanellii*, a new genus and species (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae) from the nasal cavities of Siluriformes fishes in Brazil, Journal of Helminthological Society of Washington, 65, 160-163.

Kritsky, D. C.; Mendoza-Franco, E. F.; Scholz, T. 2000. Neotropical Monogenoidea. 36. Dactylogyrids from the gills of *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Pimelodidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with proposal of *Ameloblastella* gen. n. and *Aphanoblastella* gen. n. (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). Comparative Parasitology, 67, 1, 76-84.

Lehun, A. L.; Hasuike, W. T.; Silva, J. O. S.; Ciccheto, J. R. M.; Michelan, G.; Rodrigues, A. D. F. C.; Nicola, D. N.; Lima, D. L.; Correia, A. N.; Takemoto, R. M. 2020. Checklist of parasites in fish from the upper Paraná River floodplain: an update. Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária, 29, e008720.

Leiby, P. D.; Kritsky, D. C. 1972. *Echinococcus multilocularis*: a possible domestic life cycle in central North America and its public health implications. Journal of Parasitology, 58, 6, 1213-1215.

Lizama, M. A. P.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. 2004. New species of *Tereancistrum* Kritsky, Thatcher & Kayton, 1980 (Monogenea; Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) from the gills of *Prochilodus lineatus* (Osteichthyes: Prochilodontidae) from the upper Paraná river floodplain, Brazil. Systematic Parasitology, 57, 45-49.

Luque, J. L.; Pereira, F. B.; Alves. P. V.; Oliva, M. E.; Timi, J. T. 2017. Helminth parasites of South American fishes: current status and characterization as a model for studies of biodiversity. Journal of Helminthology, 91, 150-164.

Mendoza-Franco, E. F.; Reina, R. G. 2008. Five new species of *Urocleidoides* (Monogenoidea) (Mizelle and Price 1964) Kritsky, Thatcher, and Boeger, 1986, parasitizing the gills of Panamanian freshwater fishes. Journal of Parasitology, 94, 4, 793-802.

Mendoza-Franco, E. F.; Tun, M. D. C. R.; Anchevida, A. D. J. D.; Rio Rodríguez, R. E. 2018. Morphological and molecular (28S rRNA) data of monogeneans (Platyhelminthes) infecting the gill lamellae of marine fishes in the Campeche Bank, southwest Gulf of Mexico. ZooKeys, 783, 125.

Mendoza-Palmero, C. A.; Blasco-Costa, I.; Scholz, T. 2015. Molecular phylogeny of Neotropical monogeneans (Platyhelminthes: Monogenea) from bagres (Siluriformes). Parasite & Vectors 8, 164.

Mendoza-Palmero, C. A.; Blasco-Costa, I.; Hernández-Mena, D.; Pérez-Ponce de León, G. 2017. *Parasciadicleithrum octofasciatum* n. gen., n. sp. (Monogenoidea: Dactylogyridae), parasite of *Rocio octofasciata* (Regan) (Cichlidae: Perciformes) from Mexico characterised by morphological and molecular evidence. Parasitology International, 66, 152-162.

Miller, M. A.; Pfeiffer, W.; Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway Computing Environments Workshop (GCE): New Orleans, 1–8.

Mizelle, J. D.; Price, C. E. 1964. Studies on monogenetic trematodes. XXVII. Dactylogyrid species with the proposal of *Urocleidoides* gen. n. Journal of Parasitology, 579-584.

Mizelle, J. D.; Kritsky, D. C.; Crane, J. W. 1968. Studies on monogenetic trematodes. XXXVIII. Ancyrocephalinae from South America with the proposal of *Jainus* gen. n. American Midland Naturalist, 186-198.

Mizelle, J. D.; Kritsky, D. C. 1969. Studies on monogenetic trematodes. XXXIX. Exotic species of Monopisthocotylea with the proposal of *Archidiplectanum* gen. n. and *Longihaptor* gen. n. American Midland Naturalist, 370-386.

Molnar, K.; Hanek, G.; Fernando, C. H. 1974. Ancyrocephalids (Monogenea) from freshwater fishes of Trinidad. Journal of Parasitology, 914-920.

Narciso, R. B.; Brandão, H.; Yamada, F. H.; Benine, R.; Silva, R. J. 2014. A new species of *Trinibaculum* (Monogenea: Dactylogyridae) parasite from the gills of *Astyanax fasciatus*

(Cuvier, 1819) (Characiformes: Characidae) in a Neotropical River, São Paulo State, Brazil. Neotropical Helminthology, 8, 85-95.

Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. Ed. John Wiley & Sons, New York.

Osaki-Pereira, M. M.; Narciso, R. B.; Vieira, D. H. M. D.; Müller, M. I.; Ebert, M. B.; Silva, R. J. 2023. Molecular phylogeny of two *Rhinoxenus* species (Monogenea: Dactylogyridae) from the nasal cavities of serrasalmids (Characiformes: Serrasalmidae) from Brazil. Systematic Parasitology, 1-10.

Oliveira, G. S.; Silva, R. J.; Vieira, F. E. G.; Acosta, A. A. 2021. *Urocleidoides* spp. (Monogenea: Dactylogyridae) from the gills of *Parodon nasus* (Characiformes: Parodontidae) from a Brazilian stream with descriptions of two new species. Zootaxa, 5081, 4, 535-550.

Pavanelli, C. S.; Graça, W. J.; Zawadzki, C. H.; Britski, H. A.; Vidotti, A. P.; Avelino, G. S.; Veríssimo, S. 2007. Fishes from the Corumbá Reservoir, Paranaíba River drainage, upper Paraná River basin, State of Goiás, Brazil. Check List, 3, 1, 58-64.

Pavanelli, G. C.; Eiras, J. C.; Takemoto, R. M. 2008. Doenças de peixe: profilaxia, diagnóstico e tratamento. 3° ed. Maringá: Eduem.

PeixeBR. 2019. Anuário PeixeBr da Piscicultura 2019. São Paulo: Associação Brasileira da Piscicultura. 146.

Peron, A. F.; Piroli, E. L., 2011. Projeto APPs: Conhecendo e cuidando da bacia hidrográfica do Rio Pardo. CEDIAP-GEO-Centro Estud. e Divulg. Informações sobre Áreas Protegidas, Bacias Hidrográficas e Geoprocessamento.

Plaisance, L.; Littlewood, D. T. J.; Olson, P. D.; Morand, S. 2005. Molecular phylogeny of gill monogeneans (Platyhelminthes, Monogenea, Dactylogyridae) and colonization of Indo-West Pacific butterflyfish hosts (Perciformes, Chaetodontidae). Zoologica Scripta, 34, 425-436.

Poulin, R. 2002. The evolution of monogenean diversity. International Journal of Parasitology, 37, 245-254.

Poulin, R.; Morand, S. 2004. Parasite biodiversity. Washington. Smithsonian Books.

Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. Molecular Biology and Evolution, 25, 1253-1256.

Prikrylová, I.; Barson, M.; Shinn, A. P. 2021. Description of *Tresuncinidactylus wilmienae* gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae), from the gills of the bulldog, *Marcusenius macrolepidotus* (Peters) from Lake Kariba, Zimbabwe. Folia Parasitologica, 68, 25.

Rambaut, A. 2020. FigTree v1. 4.4 software. Institute of Evolutionary Biology, Univ. Edinburgh.

Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris, J. R. C. J. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre. Edipucrs, 51-64.

Rogers, W. A. 1969. *Swingleus polyclithroides* gen. et sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae) from *Fundulus grandis* Baird and Girard. Tulane Studies in Zoology and Botany, 16, 22–25.

Ronquist, F.; Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19, 1572-1574.

Rosim, D. F.; Mendoza-Franco, E. F.; Luque, J. L. 2011. New and previously described species of *Urocleidoides* (Monogenoidea: Dactylogyridae) infecting the gills and nasal cavities of *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) from Brazil. Journal of Parasitology, 97, 3, 406-417.

Rossin, M. A.; Timi, J. T. 2016. Dactylogyrid monogeneans parasitising *Cyphocharax voga* (Hensel) (Teleostei: Curimatidae) from the Pampas region, Argentina: new and previously described species. Systematic parasitology, 93, 701-714.

Santos Neto, J.; Domingues, M. V. 2023. Integrative taxonomy of *Urocleidoides* spp. (Monogenoidea: Dactylogyridae) parasites of characiform and gymnotiform fishes from the coastal drainages of the Eastern Amazon, Brazil. Journal of Helminthology, 97, e64.

Schelkle, B.; Paladini, G.; Shinn, A. P.; King, S.; Johnson, M.; Oosterhout, C., Mohammed, R. S.; Cable, J. 2011. *Ieredactylus rivuli* gen. et sp. nov. (Monogenea, Gyrodactylidae) from *Rivulus hartii* (Cyprinodontiformes, Rivulidae) in Trinidad. Acta Parasitologica, 56, 4, 360–370.

Šimková, A.; Verneuau, O.; Gelnar, M.; Morand S. 2006. Specificity and specialization of congeneric monogeneans parasitizing cyprinid fish. Evolution, 60, 1023–1037.

Sousa. J. Q.; Lima, F. P.; Nobile, A. B.; Freitas-Souza, D.; Souto, A. C.; Paes, J. V. K.; Brandão, H. 2016. Composição e estrutura da ictiofauna. In: Silva, R.S. (Org.).

Integridade ambiental da represa de Jurumirim: Ictiofauna e relações ecológicas. São Paulo: Editora Unesp, 55-78.

Souza, A. J.; Andrade, F. C.; Toledo Piza, M. A. B.; Conte, M. L. 1985. Aspectos físicos do município de Botucatu. In: Botucatu: pólo de desenvolvimento regional, Botucatu. 34.

Suriano, D. M. 1981. *Androspira* gen. nov. (Monogenea Ancyrocephalinae) parasito branquial de *Pseudocurimata gilberti* (Quoy & Gaimard, 1824) Fernández-Yepes, 1948 (Pisces Tetragonopteridae) de la Laguna de Chascomús, República Argentina. Neotropica 27, 67–78.

Suriano, D. M. 1997. *Palombitrema heteroancistrium* Price and Bussing, 1968 (Monogenea: Ancyrocephalidae) from *Astyanax* (*A*.) *fasciatus* (Cuvier, 1819) (Pisces: Characidae) in Chascomus Lake, Argentina: anatomy and systematic position. Physis 53, 7–10.

Tamura, K.; Stecher, G.; Kumar, S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. Molecular biology and evolution, 38, 7, 3022-3027.

Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C.; Lizama, M. A. P.; Lacerda, A. C. F.; Yamada, F. H.; Moreira, L. H. A.; Ceschini, T.L.; Bellay, S. 2009. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 69, 2, 691-705.

Takemoto, R. M.; Luque, J. L.; Bellay, S.; Longhini, C. E.; Graça, R.J. 2013. Monogenea. In: Pavanelli, G.C.; Takemoto, R.M.; Eiras, J.C. (Eds.). Parasitologia de peixes de água doce do Brasil. Maringá, Eduem, 273-299.

Thatcher, V.E. 2006. Amazon fish parasites. 1° ed. Sofia-Moscow. Pensoft Publishers.

Tundisi, J. G.; Tunisi, T. M.; Rocha, O. 2006. Ecossistemas de águas interiores. In: Rebouças, A. C.; Braga, B.; Tundisi, J. G. Águas doces no Brasil: capital ecológico, uso e conservação. São Paulo. 749.

Vari, R. P. 1989. A Phylogenetic study of the neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). Smithsonian Contributions to Zoology, Washington, 471, 71.

Vari, R. P. 1992. Systematics of the neotropical characiform genus *Cyphocharax* Fowler (Pisces: Ostariophysi). Smithsonian Contributions to Zoology.

Vianna, R. T.; Boeger, W. A.; Dove, A. D. M. 2007. Neotropical Monogenoidea. 51. *Scutalatus magniancoratus* gen. et sp. n. (Gyrodactylidae) from the South American electric eel, *Electrophorus electricus* (Gymnotidae, Gymnotiformes), and redescription

of *Mormyrogyrodactylus gemini* from the African bulldog, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Osteoglossiformes). Acta Zoologica, 88, 89–94.

Vianna, R. T.; Pelegrini, L. S.; Vieira, D. H. M. D.; de Azevedo, R. K.; Abdallah, V. D. 2023. *Oncoceratium amphidactylum* n. gen. n. sp. (Monogenoidea: Gyrodactylidae) from *Hoplosternum littorale* (Hancock) (Siluriformes, Callichthyidae) from southeastern Brazil. Systematic Parasitology, 1-17.

Whittington, I. D.; Cribb, B. W.; Hamwood, T. E.; Halliday, J. A. 2000. Host-specificity of monogenean (platyhelminth) parasites: a role for anterior adhesive areas? International Journal for Parasitology, 30, 305-320.

Yamada, F. H.; Brandão, H.; Yamada, P. O. F.; Silva, R. J. 2015. *Philocorydoras longus* sp. n. (Monogenea, Dactylogyridae) from the gills of *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) in Southeastern Brazil and the reassignment of two species from the genus *Urocleidoides* to *Philocorydoras*. Helminthologia, 52, 331-335.

Yamada, P. D. O.; Yamada, F. H.; Silva, R. J.; Anjos, L. A. 2017. A new species of *Cosmetocleithrum* (Monogenea, Dactylogyridae), a gill parasite of *Trachelyopterus galeatus* (Siluriformes, Auchenipteridae) from Brazil, with notes on the morphology of *Cosmetocleithrum striatuli*. Comparative Parasitology, 84, 2, 119-123.

Yamada, F. H.; Acosta, A. A.; Yamada, P. O. F.; Scholz, T.; Silva, R. J. 2018. A new species of *Aphanoblastella* Kritsky, Mendoza-Franco and Scholz, 2000 (Monogenea, Dactylogyridae) parasitic on heptapterid catfish (Siluriformes) in the Neotropical region. Acta Parasitologica, 63, 772-780.

Yamada, P. D. O. F.; Müller, M. I.; Zago, A. C.; Yamada, F. H.; Ebert, M. B.; Franceschini, L.; Silva, R. J. 2023. Three New Species of *Jainus* (Monogenea: Dactylogyridae) Parasitizing Gills of Brazilian Freshwater Fishes Supported by Morphological and Molecular Data. Diversity, 15, 5, 667.

Zago, A. C.; Yamada, F. H.; Franceschini, L.; Bongiovani, M. F.; Yamada, P. O.; Silva, R. J. 2017. A new species of *Tereancistrum* (Monogenea, Dactylogyridae) from the gills of three *Leporinus* species (Characiformes, Anostomidae) and a revised description of *Tereancistrum parvus*. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 89, 1121-1131.

Zago, A. C.; Franceschini, L.; Müller, M. I.; Silva, R. J. D. 2018. A new species of *Cacatuocotyle* (Monogenea, Dactylogyridae) parasitizing *Astyanax* spp. (Characiformes,

Characidae) from Brazil, including molecular data and a key to species identification. Acta Parasitologica, 63, 2, 261-269.

Zago, A. C.; Yamada, F. H.; Yamada, P. O. F.; Franceschini, L.; Bongiovani, M. F.; Silva, R. J. 2020. Seven new species of *Urocleidoides* (Monogenea: Dactylogyridae) from Brazilian fishes supported by morphological and molecular data. Parasitology Research, 119, 3255-3283.

Zago, A. C.; Franceschini, L.; Abdallah, V. D.; Müller, M. I.; Azevedo, R. K.; Silva, R. J. 2021. Morphological and molecular data of new species of *Characithecium* and *Diaphorocleidus* (Monogenea: Dactylogyridae) from Neotropical characid fishes. Parasitology International, 84, 102-406.