



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Área Académica de Biología

Diversidad y Sistemática de Monogenea:
Hexabothriidae Price, 1942

Tesis

Que para obtener el grado académico de

Doctora en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación

Presenta

Maria Guadalupe Quiterio Rendon

Directora de tesis: Dra. Griselda Pulido Flores

Mineral de la Reforma, Hidalgo, Mexico

Marzo 2020



Mineral de la Reforma, Hgo., a 24 de febrero de 2020

Número de control: ICBI-D/336/2020

Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado a la C. María Guadalupe Quiterio Rendón, alumna del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 245596, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado “Diversidad y Sistemática de Monogenea: Hexabothriidae Price, 1942”, en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE Dr. William Scott Monks

SECRETARIO Dr. Scott Lyell Gardner

VOCAL Dra. Griselda Pulido Flores

SUPLENTE Dr. Jorge Falcón Ordaz

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
 “Amor, Orden y Progreso”

Dr. Otilio Arturo Acevedo Sandoval
 Director del ICBI



OAAS/CIAF



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia Carbonera
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231 Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx

DEDICATORIA

Agradezco de todo corazón a dios y a mis padres por que a través de ellos me concedió la vida en este mundo, tíos, hermanos, y sobrinos a las personas que directa o indirectamente han tenido a bien ayudarme en forma moral y económica para mi formación.

A mis padres: sabiendo que no existirá forma alguna de agradecer de la manera que me han podido educar, por lo que hayan podido darme con esfuerzos y amor, quiero que sientan que el objetivo alcanzado también es de ustedes.

A mis hermanos: Alicia, Ma. Luisa, Luis, Fredy, Adriana y Jannet, gracias por su cariño, sabiendo que jamás encontraré la forma de agradecer su apoyo y confianza, sólo espero que comprendan que mis ideales, esfuerzos y logros han sido también suyos.

Y a todas aquellas personas que comparten conmigo este triunfo.

Muchas gracias, con mucho amor

Aunque el mundo esta lleno de sufrimiento, también esta lleno de superación...

Helen Keller.

AGRADECIMIENTOS

Durante estos años he tenido la suerte de conocer personas de diferentes lugares y especialidades, me han prestado de una u otra forma su ayuda incondicional y han conseguido que me enriquezca tanto a nivel laboral como personal. Gracias a todos ellos por tener un significado importante en vida.

Expreso mi gratitud a la directora de mi tesis, la Dra. Griselda Pulido Flores por confiar en mi y ofrecerme la oportunidad de realizar esta tesis, por tratarme con amabilidad, paciencia, apoyarme en todo momento, por estar siempre disponible ante cualquier duda o problema que se me presentaba, por los empujones para seguir y no estancarme, gracias por todos los conocimientos que me has aportado, no solo académicos sino también, personales, eres un ejemplo como profesora, pero sobre todo, como persona. Igualmente quiero agradecer a el Dr. Scott Monks por su cariño, por todos los consejos que me has proporcionado para realizar el trabajo, y por los buenos momentos compartidos en congresos y apoyarme en expresión oral, por animarme y darme nuevas ideas. Gracias a los dos por guiarme en todo momento, estaré infinitamente agradecida.

Quiero agradecer también a todos los miembros de mi comité el Dr. Scott L. Gardner, Dra. Griselda Pulido-Flores, Dr. Jorge Falcón-Ordaz y Dr. Scott Monks; que a lo largo de estos años han caminado conmigo en cada evaluación tutorial, así como la ayuda, tiempo y disponibilidad ofrecida para corregir y fortalecer cada capítulo de mi tesis. Por ello, he llegado a realizar una de mis más grandes metas, lo cual constituye la herencia más valiosa que pudiera recibir.

Al Dr. Scott Lyell Gardner por el préstamo de material depositado en el laboratorio de Parasitología de Harold W. Manter de la Universidad de Nebraska, Lincoln. También al M.C. Luis García Prieto por el préstamo de material depositado en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología de la U.N.A.M.

A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por aceptarme en su institución y al CONACYT por la beca 247514 otorgada a Guadalupe Quiterio Rendon.

A mis amigos de laboratorio y en general: Francisco (Paquito), Erick, Edgar, Henryque, que compartieron esta etapa importante en mi vida, con su apoyo, paciencia y sus conocimientos conmigo en cuestiones de trabajos gracias por su gran ayuda.

A mis amigos Norma que a pesar del corto tiempo de conocerte eres una gran persona, gracias por apoyarme y ser como eres. A mis locos favoritos Christian, Diana, Manuel, Irvin, Esme son como mi familia gracias por estar en momentos buenos y malos de mi vida, porque siempre me dan alegría, consentirme y a las personas que no mencione, quienes han puesto un momento de su tiempo para compartirlo conmigo, para hacerme reír en los momentos difíciles y decirme lo que quiero escuchar. Al término de esta etapa de mi vida, quiero expresar un profundo agradecimiento a quienes con su ayuda, apoyo y comprensión me alentaron a lograr esta hermosa realidad.

Gracias.

ÍNDICE

CAPÍTULO I

Diversidad de monogéneos de la familia Hexabothriidae Price, 1942.....	1
Resumen.....	1
Introducción.....	1
Sistemática.....	4
Abreviaciones.....	4
Distribución de hospederos en 18 regiones biogeográficas.....	5
Lista de especies.....	6
Listado de especies de Hexabothriidae, sus hospederos y localidades.....	12
Discusión.....	22
Conclusiones.....	26
Literatura citada.....	27

CAPÍTULO II

Quiterio-Rendon, G., Monks, S., y Pulido-Flores, G. 2018. <i>Neonchocotyle violantei</i> n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) parásito de <i>Pseudobatos lentiginosus</i> (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de Yucatán, Golfo de México. Revista brasileira de parasitología veterinaria 27(1), 33.....	34
---	----

CAPÍTULO III

Análisis de componentes principales de la Familia Hexabothriidae.....	44
Resumen.....	44
Introducción.....	44
Objetivo general.....	45
Material y Métodos.....	45
Revisión de material de colección.....	45
Variables analizadas.....	46
Análisis estadísticos de los datos.....	50
Resultados.....	50
Análisis de Componentes.....	50
Discusión.....	54
Conclusiones.....	56
Literatura citada.....	57

CAPÍTULO IV

Reevaluación de las relaciones filogenéticas de Hexabothriidae Price, 1942.....	62
Resumen.....	62
Introducción.....	63
Objetivo general.....	66
Material y métodos.....	66
Especímenes analizados.....	66
Grupo externo.....	68
Grupo interno.....	69
Análisis cladístico.....	69
Argumentación de caracteres.....	71
Resultados.....	79
Análisis 1. Re análisis de las relaciones filogenéticas propuesta por Boeger y Kritsky (1989.....	79
Análisis 2. Análisis filogenético de Hexabothriidae con 45 caracteres discretos y 36 taxa.....	80
Análisis 3. Análisis filogenético con caracteres continuos (72 caracteres) y 36 taxa.....	83
Análisis 4. Análisis cladístico de 36 taxa y 117 con caracteres morfológicos discretos y continuos.....	86
Discusión.....	89
Conclusiones.....	92
Literatura citada.....	93
GLOSARIO	98
ANEXO 1	104
ANEXO 2	112

Capítulo I: Diversidad de monogéneos de la familia Hexabothriidae Price, 1942

Resumen

Se presenta una lista actualizada de especies de monogéneos de la familia Hexabothriidae Price, 1942 que incluye: 74 especies nominales, 8 *incerta sedis* y 3 consideradas *nomen nudum*, dichas especies se encuentran parasitando 61 especies de elasmobranquios, reportadas en 15 regiones biogeográficas. Para cada especie se designa su posición taxonómica, la especie de hospedero, distribución geográfica y la literatura correspondiente.

Palabras Clave: Diversidad, Monogenea, Platyhelminthes, distribución.

Introducción

Los monogéneos son gusanos planos, ectoparásitos de peces, anfibios y reptiles; generalmente se localizan en las branquias, piel, así como de la vejiga urinaria de anfibios y reptiles, y raramente en los ojos de los mamíferos (Sproston, 1946). Están representados por tres subclases: Polyonchoinea Bychowsky, 1937; Polystomatoinea Lebedev, 1986 y Oligonchoinea Bychowsky, 1937 que en conjunto incluyen aproximadamente 50 familias (Boeger y Kritsky, 1993).

La subclase Oligonchoinea, incluyen tres órdenes: Chimaericolidea Bychowsky, 1957; Dicybothriidea Bychowsky, 1957 y Mazocraeidea Bychowsky, 1937. A su vez en el orden Dicybothriidea se incluyen las familias Dicybothriidae Price, 1936 y Hexabothriidae Price, 1942 (Boeger & Kritsky, 1993). Particularmente, los miembros de Hexabothriidae se caracterizan por presentar un haptor no pedunculado, con 6 ventosas, cada una provista de una esclerita larga y curva en forma de gancho, y un apéndice haptorale que porta un par de ventosas, uno o dos pares de hamuli, y un par de microganchos. El extremo anterior del cuerpo presenta una ventosa oral más o menos desarrollada; así mismo presentan dos ciegos intestinales con divertículos, uniéndose posteriormente y extendiéndose hasta el haptor. Presentan numerosos testículos

foliculares, postovaricos. El órgano copulador masculino generalmente no está armado. El poro genital comúnmente se localiza en región central del cuerpo en posición ventral. El aparato reproductor femenino está representado por un ovario pretesticular, es relativamente grande, tubular y sinuoso. El útero siempre es preovárico, con presencia de una o dos vaginas. Las glándulas vitelógenas son foliculares y se extienden a lo largo del cuerpo, por lo general se sobrelapan con los ciegos intestinales y sus divertículos, y pueden o no penetrar al haptor. Son parásitos de peces marinos, por lo general de elasmobranquios (Yamaguti, 1963; Boeger y Kritsky, 1989).

La literatura presenta muchas inconsistencias históricas respecto al número de subfamilias, géneros y especies que conforman la familia Hexabothriidae, por ejemplo Price (1942) subdividió a Hexabothriidae en tres subfamilias: Hexabothriinae Price, 1942, con 4 géneros: *Hexabothrium* Nordmann, 1840, *Heteronchocotyle* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963; *Neoerpocotyle* Price, 1942 y *Erpocotyle* van Beneden & Hesse, 1863; Rajonchocotylinae Price, 1942, con 2 géneros: *Rajonchocotyloides* Price, 1940 y *Rajonchocotyle* Cerfontaine, 1899; y la subfamilia Diclybothriinae Price, 1936, con un género: *Diclybothrium* Leuckart, 1835.

Posteriormente, Yamaguti (1963) reconoció únicamente a la subfamilia Hexabothriinae con 7 géneros: *Hexabothrium*; *Dasyonchocotyle* Hargis, 1955; *Erpocotyle*; *Heteronchocotyle* Brooks 1934; *Pseudohexabothrium* Brinkmann, 1952; *Rajonchocotyle* y *Rhinobatonchocotyle* Doran, 1953.

Después, Boeger y Kritsky (1989) realizaron un análisis filogenético de los miembros de Hexabothriidae, considerando solo a la subfamilia Hexabothriinae, con 12 géneros: *Hexabothrium*, *Dasyonchocotyle*, *Erpocotyle*, *Rhinobatonchocotyle*, *Heteronchocotyle*, *Paraheteronchocotyle* Mayes, Brooks & Thorson, 1981; *Squalonchocotyle* Cerfontaine 1899; *Protocotyle* Euzet & Maillard, 1974; *Rajonchocotyle* Cerfontaine 1899; *Epicotyle* Euzet & Maillard, 1974; *Callorhynchocotyle* Suriano & Incorvaia, 1982; *Neonchocotyle* Ktari & Maillard, 1972. Cabe mencionar que Boeger y Kritsky (1989) omitieron al género *Pseudohexabothrium* Brinkmann 1952 en su

análisis cladístico, argumentando que no encontraron información suficiente en los caracteres morfológicos para considerarlo. Los géneros *Neoerpocotyle* y *Rajonchocotylodes* los consideraron como sinónimos de *Erpocotyle* y *Rajonchocotyle*, respectivamente. Además, consideraron como *incertae sedis* a las especies *Erpocotyle mavori* (Linton, 1940) Yamaguti, 1963; *Erpocotyle pontica* Pogoreltseva, 1964; *Erpocotyle septistoma* Maillard & Paperna 1978; *Hexabothrium akaroensis* Dillon & Hargis, 1968; *Hexabothrium musteli* (MacCallum, 1931); *Neoerpocotyle platensis* Mañe-Garzon & Holcman-Spector 1968, *Rajonchocotyle pristiuri* Maillard, 1970; *Squalonchocotyle impristi* Hargis, 1955. Así mismo, Boeger y Kritsky (1989) mencionaron que las especies *Squalonchocotyle squali* MacCallum, 1931 y *Erpocotyle tiburonis* Brooks, 1934 requieren de una revisión detallada que incluya material nuevo de estos parásitos, por que es probable que el material analizado pertenezca a otro género.

Posteriormente, Vaughan y Christison, (2012) propusieron un protocolo para la toma de medidas de las estructuras de fijación (complejos de las escleritas) en el haptor de los miembros de la familia Hexabothriidae, realizando un análisis morfométrico, mediante componentes principales, que les permitió proponer caracteres útiles para la separación de representantes de *Callorhynchocotyle* y *Rajonchocotyle*.

Según Vaughan y Christison (2012), Hexabothriidae incluye 15 géneros, sin incluir a *Mubolicola* Patella & Bullard, 2013 descrito por (Patella y Bullard, 2013). Recientemente, Quiterio-Rendon *et al.* (2018) describieron a *Neonchocotyle violantei* Quiterio-Rendon, Monks & Pulido-Flores, 2018 parásito de *Pseudobatos lentiginosus* (Garman, 1880) de Celestún, Yucatán, e incluyeron una clave taxonómica para Hexabothriidae considerando 16 géneros con 74 especies.

Simultáneamente, Chero *et al.* (2018) describieron al género *Hypanocotyle* Chero, Cruces Sáez, Camargo, Portes-Santos & Luque, 2018, en el que incluyeron la nueva especie *H. bullardi* Chero, Cruces Sáez, Camargo, Portes-Santos & Luque, 2018 parásito de las branquias de *Hypanus dipterurus* (Jordan & Gilbert, 1880) de la costa de Callo, Lima, Perú.

El objetivo del presente capítulo es conocer y comparar la diversidad y riqueza de las especies de monogéneos de la familia Hexabothriidae descritos hasta la fecha en las diferentes regiones biogeográficas propuestas por Last et al. (2016).

Para ello, se elaboró un listado parásito – hospedero – localidad de las especies de Hexabothriidae, el cual se obtuvo de referencias primarias formalmente publicadas en artículos especializados, así como de la consulta de monografías y catálogos de algunas colecciones que albergan ejemplares (holotipos, paratipos y vouchers) de Hexabothriidae. como: United States National Parasite Collection (USNPC), del Smithsonian National Museum of Natural History; la Colección Harold Winter Manter laboratory (HWML), University of Nebraska; United States of America; la Colección Nacional de Helmintos (CNHE), del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM); y Colección de Helmintos (CHE), de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Sistemática

La nomenclatura y clasificación para cada especie de Monogenea se realizó consultando las claves taxonómicas de Price (1942), Sproston, (1946), Yamaguti (1963 y 1968), Euzet y Maillard (1974), y Boeger y Kritsky (1989), así como literatura especializada para cada especie mencionada. Los nombres científicos de los hospederos fueron revisados en FishBase (Froese y Pauly, 2018), *Mono bd 2009*, y *The World Register of Marine Species (WoRMS) 2017*, respectivamente.

Abreviaciones

La palabra Nota se acompaña de un escrito breve, para comentar, aclarar o completar algo que se menciona en la literatura, aspectos del hospedero o nombre mal escrito.

Signo de igual (=) este indica que la taxonomía de la especie ha sido cambiada pasando a ser sinonimia del nombre actual.

Signo de asterisco (*) indica que el registro del lugar de colecta, pero no se describe específicamente, únicamente muestra la zona en general.

Signo de interrogación (?) indica que no hay seguridad sobre la información obtenida. Algunas de las inconsistencias provienen desde las fuentes originales.

Distribución de Hospederos en 18 regiones biogeográficas

Lats et al. (2016) propusieron 18 regiones biogeográficas para la distribución de organismos marinos, estuarinos y dulce acuícolas: Pacífico Este Norte (PEN), Pacífico Este Central (PEC), Pacífico Este Sur (PES), Atlántico Oeste Sur (AOS), Atlántico Oeste Central (AOC), Atlántico Oeste Norte (AON), Atlántico Este Norte (AEN), Atlántico Este Central (AEC), Atlántico Este Sur (AES), Mar Mediterraneo (MED), Océano Indico Norte (OIN), Océano Indico Oeste (OIO), Océano Indico Este (OIE), Pacífico Oeste Norte (PON), Pacífico Oeste Central (POC), Pacífico Oeste Sur (POS), Ártico (ART), Océano del Sur (OSU) (Tabla 1 y Figura 1).

Tabla 1. Regiones biogeográficas y riqueza de especies de Hexabothriidae

No.	Región	Localidades región	por	Riqueza especies de Hexabothriidae
1	Océano Indico Oeste (OIO)	1		1
2	Océano Indico Este (OIE)	2		2
3	Atlántico Oeste Sur (AOS)	7		5
4	Pacífico Oeste Norte (PON)	7		7
5	Atlántico Este Sur (AES)	1		1
6	Pacífico Oeste Sur (POS)	6		5
7	Atlántico Oeste Central (AOC)	7		5
8	Pacífico Este Central (PEC)	2		1
9	Mar Mediterráneo (MED)	10		8
10	Atlántico Este Central (AEC)	6		6
11	Atlántico Este Norte (AEN)	15		15
12	Atlántico Oeste Norte (AON)	7		7
13	Pacífico Este Norte (PEN)	3		3
14	Océano Indico Norte (OIN)	1		1
15	Pacífico Este Sur (PES)	3		3
16	Pacífico Oeste Central (POC)	0		0
17	Ártico (ART)	0		0
18	Océano del Sur (OSU)	0		0

Lista de especies

El listado de especies de Hexabothriidae que se presenta fue obtenido de fuentes bibliográficas de todas aquellas publicaciones que proporcionan registros de parásitos identificados para cada género y sus hospederos, está organizado por grupo taxonómico, y en orden alfabético. Además, se indica la localidad de recolecta del hospedero, y los números de catalogo de los museos en dónde están depositados.

La diversidad de Hexabothriidae asciende a 17 géneros, con 74 especies a nivel mundial. El mayor número de especies registradas por género corresponde a *Erpocotyle* que cuenta con 20 especies, en orden decreciente le siguen *Rajonchocotyle* con 11; *Squalonchocotyle*, con 11; *Callorhynchocotyle*, con 5; *Heteronchocotyle* y *Protocotyle*,

con 3 especies cada uno; seguidos de *Branchotenthes*, *Dasyonchocotyle*, *Hexabothrium*, *Mobulicola*, *Neonchocotyle*, *Pseudohexabothrium*, *Pristonchocotyle* y *Rhinobatochoncotyle*, con 2 especies para cada género; *Paraheteronchocotyle*, *Epicotyle* e *Hypanocotyle* con una sola especie (Fig. 1, Tabla 1).

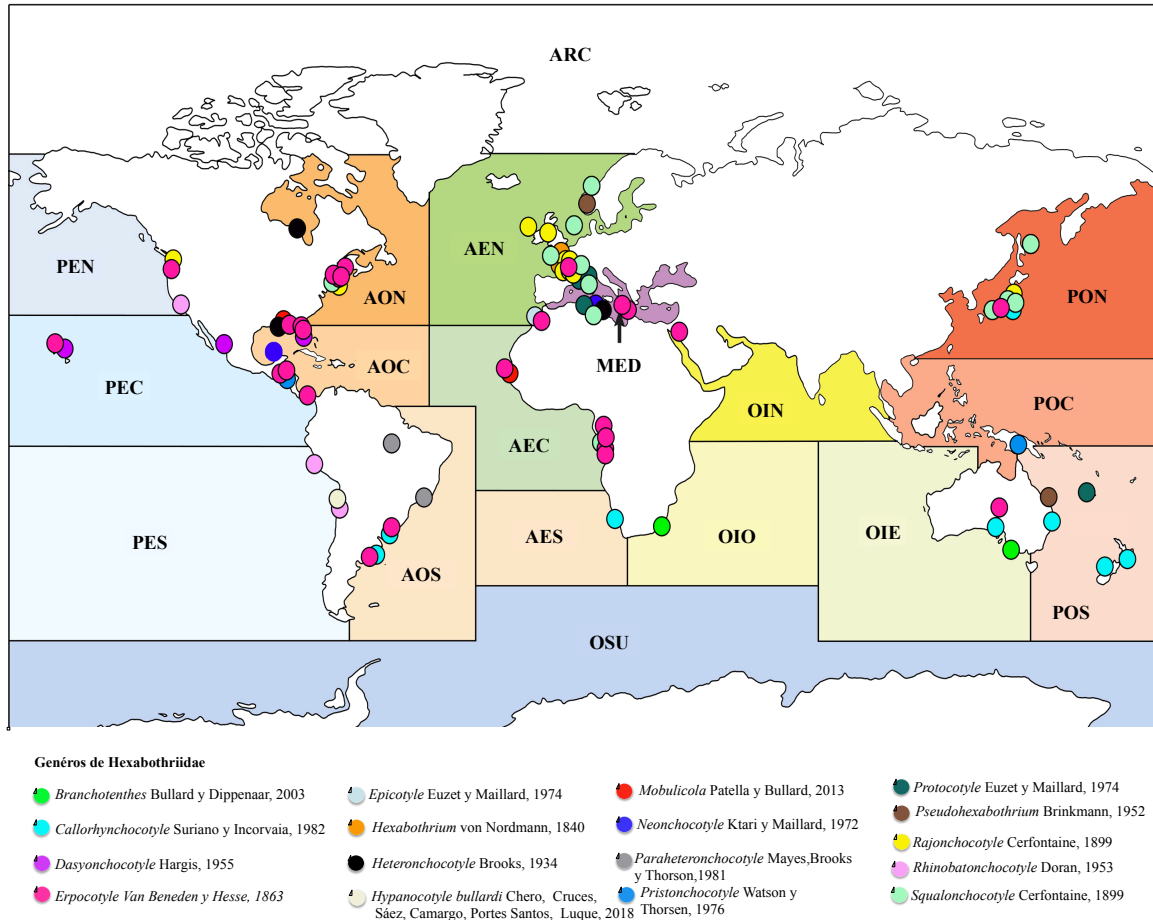


Fig. 1. Distribución de las especies de monogéneos de Hexabothriidae en las diferentes zonas biogeográficas.

Por su parte, la diversidad de especies de hospederos de elasmobranquios para monogéneos de Hexabothriidae está compuesta por 34 géneros y 63 especies. Los géneros *Mustelus* y *Sphyrna* son en los que se han registrado 5 especies de Hexabothriidae para cada uno; *Raja* y *Squalus* con 4 especies; *Callorhynchus*, *Carcharhinus*, *Hypanus*, *Pseudobatos* y *Potamotrygon*, con 3 especies cada uno; *Dipturus*, *Mobula*, *Pristis*, y *Scyliorhinus*, *Hexanchus*, con 2 especies cada uno; *Bathyraja*, *Chimaera*, *Dasyatis*, *Dalatias*, *Etmopterus*, *Galeorhinus*, *Ginglystoma*,

Gymnura, *Heptranchias*, *Hydrolagus*, *Leucoraja*, *Negaprion*, *Okameji*, *Rajella*, *Rhina*, *Somniosis*, *Taeniura*, *Torpedo*, *Triakys*, *Trygorrhina*, con una especie cada uno (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de especies de Elasmobranquios, hospederos de la familia Hexabothriidae

Especies de hospederos		
<i>Bathyraja</i>		
<i>Bathyraja parmifera</i> (Bean, 1881) (= <i>Raia rosispinis</i> Gill & Townsend, 1897)		
<i>Callorhynchus</i>		
<i>Callorhynchus callorhynchus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Callorhynchus milii</i> Bory de Saint-Vincent, 1823	<i>Callorhynchus capensis</i> Duméril, 1865
<i>Carcharhinus</i>		
<i>Carcharhinus leucas</i> (Müller & Henle, 1839) (= <i>Carcharhinus leucas</i> (Müller y Henle, 1841))	<i>Carcharhinus limbatus</i> (Müller & Henle, 1839)	<i>Carcharhinus plumbeus</i> (Nardo, 1827) (= <i>Carcharias milberti</i> Müller & Henle, 1839)
<i>Chimaera</i>		
<i>Chimaera phantasma</i> Jordan & Snyder, 1900		
<i>Dasyatis</i>		
<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)		
<i>Dalatias</i>		
<i>Dalatias licha</i> (Bonnaterre, 1788)		
<i>Dipturus</i>		
<i>Dipturus batis</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Raja batis</i> Linnaeus, 1758)	<i>Dipturus laevis</i> (Mitchill, 1818) (= <i>Raja laevis</i>)	
<i>Etmopterus</i>		
<i>Etmopterus Rafinesque, 1810</i> (= <i>Spinax</i> sp. Cuvier, 1816)		
<i>Galeorhynchus</i>		
<i>Galeorhynchus galeus</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Galeus canis</i>)		
<i>Ginglystoma</i>		
<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)		
<i>Gymnura</i>		
<i>Gymnura altavela</i> (Linnaeus, 1758)		

Hexanchus

Hexanchus nakamurai Teng, 1962
Hexanchus griseus (Bonnaterre, 1788)

Heptranchias

Heptranchias perlo (Bonnaterre, 1788)(=*Squalus cinereus* Gmelin, 1789)

Hydrolagus

Hydrolagus ogilbyi (Waite, 1898)

Hypanus

Hypanus sabinus (Lesueur, 1824) (= *Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824))
Hypanus dipterurus (Jordan y Gilbert, 1880) (= *Dasyatis sp.* posiblemente = *Dasyatis hawaiiensis?* Jenkins, 1903)
Hypanus longus (Garman, 1880) (= *Dasyatis longa* (Garman, 1880))

Leucoraja

Leucoraja naevus (Müller & Henle, 1841) (= *Raja naevus* Müller & Henle, 1841)

Mobula

Mobula hypostoma (Bancroft, 1831)
Mobula rochebrunei (Vaillant, 1879)

Mustelus

Mustelus canis (Mitchill, 1815)
Mustelus antarcticus Günther, 1870
Mustelus mustelus (Linnaeus, 1758) (= *Mustelus laevis* Linck, 1790, *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1819)
Mustelus schmitti Springer, 1939
Mustelus manazo Bleeker, 1855

Negaprion

Negaprion brevirostris (Poey, 1868) (= *Hypoprion brevirostris* Poey, 1868)

Okameji

Okameji kenojei (Müller y Henle, 1841) (= *Raja kenojei*)

Potamotrygon

Potamotrygon motoro (Müller y Henle, 1841) (= *Potamotrygon circularis* Garman, 1913)
Potamotrygon constellata (Vaillant, 1880) (= *Potamotrygon circularis* Garman, 1913)
Potamotrygon orbigny (Castelnau, 1855)

Pristis

Pristis perotteti Müller & Henle, 1841
Pristis microdon Latham, 1794

Pseudobatos

Pseudobatos planiceps (Garman, 1880)(=*Rhinobatos planiceps* Garman, 1880)

Pseudobatos lentiginosus (Garman, 1880)

Pseudobatos productus (Ayes, 1854)(=*Rhinobatos productus* Ayres, 1854)

Raja

Raja brachyura Lafont, 1871

Raja clavata Linnaeus, 1758

Raja binoculata Girard, 1855

Raja stellulata Jordan & Gilbert, 1880

Rajella

Rajella fyllae (Lütken, 1887)(=*Raja fyllae* Lütken, 1887)

Rhina

Rhina ancylostoma Bloch & Schneider, 1801

Scyliorhynchus

Scyliorhinus stellaris (Linnaeus, 1758)(=*Scyllium catulus* Müller y Henle, 1838)

Scyliorhinus canicula (Linnaeus, 1758)

Sphyrna

Sphyrna zygaena (Linnaeus, 1758)

Sphyrna mokarran (Rüppell, 1837)

Sphyrna lewini (Griffith & Smith, 1834)

Sphyrna tiburo (Linnaeus, 1758)

Sphyrna tudes (Valenciennes, 1822)(=*Cestracion tudes*)

Squalus

Squalus acanthias Linnaeus, 1758(=*Acanthias vulgaris* Risso, 1827)

Squalus suckleyi (Girard, 1855)(=*Squalus sucklii* (Girard, 1855))

Squalus mitsukurii Jordan & Snyder, 1903

Squalus blainville Risso, 1827(=*Squalus blainvillei* Risso, 1827)

Somniosus

Somniosus microcephalus (Bloch & Schneider, 1801)(=*Scymnus borealis*)

Taeniurae

Taeniura lymma (Forsskål, 1775)

Torpedo

Torpedo marmorata Risso, 1810

Triakys

Triakis scyllium Müller & Henle, 1839(=*Triakis scyllia*)

Trygonrhina

Trygonorrhina fasciata Müller & Henle, 1841

Con respecto a las regiones biogeográficas propuesta por Last et al. (2016) la región del Atlántico Este Norte (AEN) con 15 localidades es en la que se ha registrado la mayor riqueza de especies de Hexabothriidae, registrándose 15 especies de monogéneos, una por cada localidad (Tabla 1).

Mientras que en las regiones del Océano Índico Este (OIO), Atlántico Este Sur (AES) y Océano Índico Norte (OIN) solo cuentan con un registro. Para la región OIO se registró *Branchotenthes robinoverstreeti* Bullard & Dippenaar, 2003 parásito de *Rhina ancylostoma* Bloch & Schneider, 1801 en KwaZulu-Natal, Sur de Africa (Bullard y Dippenaar 2003); para la región de (AES) se registró *Callorhynchocotyle callorhynchi* (Manter, 1955) Kritsky & Pereira 1989 parásito de *Callorhinchus capensis* Duméril, 1865 en Ciudad del Cabo, Walvis Bay, Namibia, África (Manter, 1955; Beverley-Burton y Chisholm, 1990; Vaughan y Christison, 2012); y para la región OIN se registró *Squalonchocotyle squali* MacCallum, 1931 parásito de *Sphyrna mokarran* (Rüppell, 1837) en Nueva Guinea, Wasit (MacCallum, 1931) (ver Tabla 1).

De las 18 regiones biogeográficas mencionadas, en las regiones del Pacífico Oeste Central (POC), Ártico (ART), y Océano del Sur (OSU) no se han registrado especies de Hexabothriidae (Tabla. 1).

De la riqueza de especies de Hexabothriidae reconocidas en la actualidad, siete especies no fueron incluidas en alguna de las zonas biogeográficas mencionadas, porque las localidades de recolecta corresponden a afluentes de aguas continentales, o en su caso los registros no incluyen la localidad precisa. Siendo estas: *Erpocotyle carcharhini* Watson & Thorson, 1976 en Nicaragua (Río San Juan); *Erpocotyle caribbensis* Watson & Thorson, 1976 en Nicaragua (Río Tipitapa); *Pristionchocotyle intermedia* Watson & Thorson, 1976 en Nicaragua (Río Tipitapa, Los cocos, Río San Juan, Río San Carlos); *Erpocotyle antarctica* Hughes, 1928 en Australia; *Erpocotyle microstoma* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963 en Canal de Panamá; *Erpocotyle eugalei* Price, 1942 en Marruecos (Yamaguti, 1963; Euzet y Maillard, 1974); *Rajonchocotyle ovata* Guberlet, 1937 en el Norte de América (Costa del Pacífico) (Yamaguti, 1963) (Figura 1).

Listado de especies de Hexabothriidae, sus hospederos y localidades

Phylum: Platyhelminthes Rudolphi, 1808

Clase: Monogenea van Beneden, 1858

Orden: Dicybothriidae Price, 1936

Familia: Hexabothriidae Price, 1942

Género: *Branchotenthes* Bullard & Dippenaar, 2003

Branchotenthes robinoverstreeti Bullard & Dippenaar, 2003

Hospedero: *Rhina ancylostoma* Bloch y Schneider, 1801

Distribución geográfica: KwaZulu-Natal, Sur de Africa, África (Bullard y Dippenaar, 2003).

Branchotenthes octohamatus Glennon, Chisholm & Whittington, 2005

Hospedero: *Trygonorrhina fasciata* Müller & Henle, 1841

Distribución geográfica: Adelaide, Australia (Glennon et al., 2005).

Callorhynchocotyle Suriano & Incorvaia, 1982

Callorhynchocotyle marplatensis Suriano & Incorvaia, 1982

Hospedero: *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Costas de Uruguay, Sur de América, Región costa Mar de Plata Argentina, sur de América (Boeger y Kristky 1989; Vaughan y Kristison, 2012).

Nota: Recientemente Vaughan y Kristison (2012) proporcionaron información de nuevos datos sobre la redescrición taxonómica complementaria y extensión de los intervalos de distribución de la recolección de especímenes adicionales.

Callorhynchocotyle amato Boeger, Kritsky & Pereira, 1989

Hospedero: *Callorhynchus milii* Bory de Saint-Vincent, 1823

Distribución geográfica: Costa de Nueva Zelanda*, Queenscliff, Victoria, Australia (Boeger et al., 1989; Vaughan y Kristison, 2012).

Nota: Recientemente Vaughan y Kristison (2012) proporcionaron información de nuevos datos sobre la redescrición taxonómica complementaria y extensión de los intervalos de distribución de la recolección de especímenes adicionales.

Callorhynchocotyle sagamiensis Kitamura, Ogawa, Taniuchi & Hirose, 2006

Hospedero: *Chimaera phantasma* Jordan y Snyder, 1900

Distribución geográfica: Odawara, Bahía Sagami, Kanagawa, Japón (Kitamura et al., 2006; Vaughan y Kristison, 2012).

Callorhynchocotyle callorhynchi (Manter, 1955) Boeger, Kritsky & Pereira 1989

Hospederos: *Callorhynchus capensis* Duméril, 1865, *Callorhynchus milii* Bory de Saint-Vincent, 1823

Distribución geográfica: Ciudad del Cabo, Bahía Walvis Bay, Namibia, África; Wellington, Nueva Zelanda (Manter, 1955; Beverley-Burton y Chisholm, 1990; Vaughan y Christison, 2012).

Nota: Recientemente Vaughan y Kristison (2012) proporcionaron información de nuevos datos sobre la redescrición taxonómica complementaria y extensión de rangos los intervalos de distribución de la recolección de especímenes adicionales.

Callorhynchocotyle hidrolagy Beverley, Burton & Chisholm, 1990

Hospedero: *Hydrolagus ogilbyi* (Waite, 1898)

Distribución geográfica: Offshore waters, Coffs Harbour, Nueva Gales del Sur, Australia (Beverley-Burton y Chisholm, 1990).

Dasyonchocotyle Hargis, 1955

Dasyonchocotyle spiniphallus Hargis, 1955

Hospedero: *Hypanus sabinus* (Lesueur, 1824) (= *Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824))

Distribución geográfica: Florida, Estados Unidos (Hargis, 1955a).

Dasyonchocotyle dasyatis (Yamaguti, 1968) Boeger & Kritsky, 1989

Hospederos: *Hypanus dipterurus* (Jordan & Gilbert, 1880) (= *Dasyatis* sp. posiblemente = *Dasyatis hawaiiensis* Jenkins, 1903) *Dasyatis longa* (Garman, 1880)

Distribución geográfica: Hawaii*, Sinaloa, México.

(Yamaguti, 1968; Boeger y Kritsky, 1989 Escorcía-Ignacio et al., 2015)

Nota: *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger & Kritsky, 1989

(= *Hexabothrium dasyatis* Yamaguti, 1968). Yamaguti (1968) lo registró en *Dasyatis* sp. Indicando que era posible que la especie de hospedero es *Dasyatis hawaiiensis* Jenkins, 1903. Además, *Dasyatis dasyatis* fue reportado en Mazatán, Sinaloa, México por Escorcía-Ignacio et al. (2015).

Erpocotyle Van Beneden & Hesse, 1863

Erpocotyle laevis Van Beneden & Hesse, 1863

Hospederos: *Mustelus* sp. Linck, 1790, *Mustelus canis* (Mitchill, 1815)

Distribución geográfica: Mediterráneo, Gambia, Senegal (Van Beneden y Hesse, 1863; Yamaguti, 1963; Boeger y Kritsky, 1989; Euzet y Maillard, 1967).

Nota: La descripción original de Van Beneden y Hesse (1863) es imprecisa y con la figura que presenta, no fue posible identificar en el dibujo, pero se considera una especie válida. El reporte del hospedero es *Mustelus laevis* Linck, 1790 (= *Mustelus mustelus* (Linnaeus, 1758)) de acuerdo con la base de datos de FishBase).

Erpocotyle antarctica (Hughes, 1928) Price, 1942

Hospedero: *Mustelus antarcticus* Günther, 1870

Distribución geográfica: Australia* (Yamaguti, 1963)

Nota: Yamaguti (1963) no indica la localidad exacta para la especie.

Erpocotyle canis (Cerfontaine, 1899) Price, 1942

Hospedero: *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (= *Galeus canis*)

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Cerfontaine, 1899).

Nota: *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (designado como = *Galeus canis*, Bonaparte, 1834 considerado sinónimo actualmente).

Erpocotyle carcharhini Watson & Thorson, 1976

Hospedero: *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) (= *Carcharhinus leucas* (Müller y Henle, 1841))

Distribución geográfica: Río San Juan, Nicaragua (Mayes et al., 1981).

Nota: *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) (= *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1841)) marca error ortográfico en el año de la descripción, de acuerdo con la base de datos de FishBase).

Erpocotyle caribbensis Watson & Thorson, 1976

Hospedero: *Pristis perotteti* Müller & Henle, 1841

Distribución geográfica: Río Tipitapa, Nicaragua (Mayes et al., 1981).

Erpocotyle catenulata (Guberlet, 1933) Yamaguti, 1963

Hospederos: *Mustelus mustelus* (Linnaeus, 1758) (= *Mustelus laevis* Linck, 1790, *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1819), *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Distribución geográfica: Mediterráneo* (Yamaguti, 1963).

Nota: *Mustelus mustelus* (Linnaeus, 1758) (= *Mustelus laevis* Linck, 1790, *Mustelus vulgaris* Cloquet, 1819, estas dos especies reportadas por Yamaguti (1963), son consideradas sinónimo actualmente).

Erpocotyle eugalei Price, 1942

Hospedero: *Eugaleus canis*?

Distribución geográfica: Marruecos* (Yamaguti, 1963; Euzet y Maillard, 1974)

Erpocotyle francai Teindeiro & Valdez, 1955

Hospedero: *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) (= *Squalus cinereus* Gmelin, 1789)

Distribución geográfica: Angola, Africa (Teindeiro y Valdez 1955).

Nota: *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) (= *Squalus cinereus* Gmelin, 1789) es considerada sinónimo de acuerdo con la base de datos de FishBase).

Erpocotyle ginglymostomae (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963

Hospedero: *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788)

Distribución geográfica: Florida, Estados Unidos (Brooks, 1934).

Erpocotyle maccallumi (Price, 1942) Yamaguti, 1963

Hospedero: *Carcharhinus limbatus* (Müller & Henle, 1839)

Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América (Price, 1942; Yamaguti, 1963).

Erpocotyle macrohystera Price, 1942

Hospedero: *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827) (= *Carcharias milberti* Müller & Henle, 1839)

Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América (Price, 1942).

Erpocotyle microstoma (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963
Hospederos: *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758), *Sphyrna mokarran* (Rüppell, 1837)
Distribución geográfica: Beaufort, Carolina del Norte, Estados Unidos de América; Canal de Panamá * (Brooks, 1934; Yamaguti, 1963).

Erpocotyle modana Iwata, 1991
Hospedero: *Triakis scyllium* Müller & Henle, 1839 (= *Triakis scyllia*)
Distribución geográfica: Fukuoka, Japón (Iwata, 1991).

Erpocotyle pricei Teindeiro & Valdez, 1955
Hospedero: *Heptanchias perlo* (Bonnaterre, 1788) (= *Squalus cinereus* Gmelin, 1789)
Distribución geográfica: Bahía de los Tigres, Angola África (Teindeiro y Valdez, 1955).

Erpocotyle pseudoacanthi Teindeiro & Valdez, 1955
Hospedero: *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (= *Acanthias vulgaris* Risso, 1827)
Distribución geográfica: Porto Alexandre, Angola, África (Teindeiro y Valdez, 1955).

Erpocotyle schmitti Suriano & Labriola, 1998
Hospedero: *Mustelus schmitti* Springer, 1939
Distribución geográfica: Mar de la Plata, Argentina (Suriano y Labriola, 1998).

Erpocotyle sphyrnae (MacCallum, 1931) Yamaguti, 1963
Hospederos: *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758), *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), *Sphyrna mokarran* (Rüppell, 1837)
Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América; Golfo de Aqaba Nueva, Wasit, Hawái (MacCallum, 1931; Price, 1942; Yamaguti, 1968; Maillard y Paperna, 1978).

Erpocotyle striata (Miller, 1927) Price, 1942
Hospedero: *Squalus suckleyi* (Girard, 1855) (= *Squalus sucklii* (Girard, 1855))
Distribución geográfica: Friday harbor, Estados Unidos de América (Yamaguti, 1963).

Erpocotyle tiburonis (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963
Hospedero: *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758).
Distribución geográfica: Florida, Estados Unidos de América (Brooks, 1934; Yamaguti, 1963).

Erpocotyle tudes (Cordero, 1944) Yamaguti, 1963
Hospedero: *Sphyrna tudes* (Valenciennes, 1822) (= *Cestracion tudes*)
Distribución geográfica: Puerto Paloma, Uruguay (Cordero, 1944).

Epicotyle Euzet & Maillard, 1974
Epicotyle torpedinis (Price, 1942) Euzet & Maillard, 1974
Hospedero: *Torpedo marmorata* Risso, 1810
Distribución geográfica: Marruecos* (Euzet y Maillard, 1974).

Nota: *Epicotyle* fue erigido por Euzet y Maillard, 1974 para incluir a la especie tipo *Epicotyle torpedinis* (Price, 1942) (= *Erpocotyle torpedinis* Price, 1942 considerada sinónimo) de *Torpedo marmorata* Risso, 1810 es el único reporte.

Hexabothrium von Nordmann, 1840

Hexabothrium appendiculatum (Kuhn, 1829) von Nordmann, 1840

Hospedero: *Scyliorhinus stellaris* (Linnaeus, 1758) (= *Scyllium catulus* Müller & Henle, 1838).

Distribución geográfica: Francia* (Yamaguti, 1963).

Hexabothrium canicula (Cerfontaine, 1899) Price, 1942

Hospedero: *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Francia* (Cerfontaine, 1899; Yamaguti, 1963)

Hexabothrium monteiroi (Teindeiro y Valdez, 1955)

Hospedero: *Squalus blainvillei* (Risso, 1827)

Distribución geográfica: Algarve, Portugal (Teindeiro y Valdez, 1955)

Heteronchocotyle Brooks, 1934

Heteronchocotyle hypoprioni Brooks, 1934

Hospedero: *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868) (= *Hypoprion brevirostris* Poey, 1868)

Distribución geográfica: Florida, Estados Unidos de América (Brooks, 1934; Yamaguti, 1963).

Heteronchocotyle gymnurae Neifar, Euzet & Ben Hassine, 2001

Hospedero: *Gymnura altavela* (Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Golfo de Gabes, Túnez, África (Neifar et al., 2001).

Heteronchocotyle leucas Hargis, 1955

Hospedero: *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839)

Distribución geográfica: Lake Pontchartrain y Jefferson Parish, Louisiana, Estados Unidos de América (Hargis, 1955a).

Hypanocotyle Chero, Cruces Sáez, Camargo, Portes-Santos & Luque, 2018

Hypanocotyle bullardi Chero, Cruces Sáez, Camargo, Portes-Santos & Luque, 2018

Hospedero: *Hypanus dipterurus* (Jordan & Gilbert, 1880)

Distribución geográfica: Callo, Lima, Peru (Chero et al., 2018).

Mobulicola Patella & Bullard, 2013

Mobulicola enantiomorphica Patella & Bullard, 2013

Hospedero: *Mobula hypostoma* (Bancroft, 1831).

Distribución geográfica: Isla Dauphin, Alabama, Estados Unidos de América (Patella y Bullard, 2013).

Mobulicola dubium (Euzet & Maillard, 1967) Patella & Bullard, 2013

Hospedero: *Mobula rochebrunei* (Vaillant, 1879).

Distribución geográfica: Isla de Gorée, Senegal, África (Patella et al., 2013)
Nota: *Mobulicola dubium* Patella & Bullard, 2013 (= *Erpocotyle dubium* (Euzet & Maillard, 1967) (Patella y Bullard, 2013)).

Neonchocotyle Ktari & Maillard, 1972

Neonchocotyle pastinacae Ktari & Maillard, 1972

Hospedero: *Neonchocotyle pastinacae* Ktari & Maillard, 1972.

Distribución geográfica: Golfo de Túnez (Ktari y Maillard, 1972).

Neochococotyle violantei Quiterio-Rendon, Monks & Pulido-Flores, 2018

Hospedero: *Pseudobatos lentiginosus* (Garman, 1880) (= *Rhinobatos lentiginosus* Garman, 1880).

Distribución geográfica: Celestún, Yucatán, México (Quiterio-Rendón et al., 2018).

Paraheteronchocotyle Mayes, Brooks & Thorson, 1981

Paraheteronchocotyle amazonensis Mayes, Brooks & Thorson, 1981

Hospederos: *Potamotrygon motoro* (Müller & Henle, 1841) (= *Potamotrygon circularis* Garman, 1913), *Potamotrygon constellata* (Vaillant, 1880) (= *Potamotrygon circularis* Garman, 1913), *Potamotrygon orbignyi* (Castelnau, 1855).

Distribución geográfica: Río Itacua y Río Negro, Brasil (Mayes et al., 1981; Domínguez et al., 2007).

Pristonchocotyle Watson & Thorson, 1976

Pristonchocotyle intermedia Watson y Thorson, 1976

Hospedero: *Pristis perotteti* Müller y Henle, 1841

Distribución geográfica: Río Tipitapa, Los Cocos, Río San Juan, Río San Carlos, Nicaragua (Watson y Thorson, 1976).

Pristonchocotyle papuensis Ogawa, 1991

Hospedero: *Pristis microdon* Latham, 1794.

Distribución geográfica: Lago Murray, Papúa Nueva Guinea (Ogawa, 1991).

Protocotyle Euzet & Maillard, 1974

Protocotyle grisea (Cerfontaine, 1899) Euzet & Maillard, 1974

Hospederos: *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (= *Galeus canis* Bonaparte, 1834), *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788).

Distribución geográfica: Banyuls-sur-mer, Seté, Francia; Mar mediterráneo, Algeria, África (Cerfontaine, 1899; Maillard y Oliver, 1966; Euzet y Maillard, 1974; Justine, 2011; Kheddam et al., 2016).

Protocotyle euzetmaillardi Justine, 2011

Hospedero: *Hexanchus nakamurai* Teng, 1962.

Distribución geográfica: Dumbéa, Nueva Caledonia (Justine, 2011).

Protocotyle taschenbergi Maillard & Oliver, 1966

Hospedero: *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788).

Distribución geográfica: Banyuls-sur-mer, Seté, Francia (Maillard y Oliver, 1966; Euzet y Maillard; 1974; Justine, 2011).

Pseudohexabothrium Brinkmann, 1952

Pseudohexabothrium rajae Brinkmann, 1952

Hospedero: *Rajella fyllae* (Lütken, 1887) (= *Raja fyllae* Lütken, 1887).

Distribución geográfica: Noruega* (Brinkmann, 1952).

Pseudohexabothrium taeniurae Agrawal, Chisholm & Whittington, 1996

Hospedero: *Taeniura lymma* (Forsskål, 1775).

Distribución geográfica: Isla Heron, Queensland, Australia (Agrawal et al., 1996).

Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899

Rajonchocotyle batis Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Dipturus batis* (Linnaeus, 1758) (= *Raja batis* Linnaeus, 1758)

Distribución geográfica: Francia (Cerfontaine, 1899).

Rajonchocotyle alba Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Rostroraja alba* (Lacepède, 1803) (= *Raja alba* Lacepède, 1803)

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Cerfontaine, 1899; Yamaguti, 1963).

Rajonchocotyle blandae Sproston, 1946

Hospedero: *Raja brachyura* Lafont, 1871

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Sproston, 1946).

Rajonchocotyle clavata Bracey in Sproston, 1946

Hospedero: *Raja clavata* Linnaeus, 1758

Distribución geográfica: Mar de Irlandés (Sproston, 1946; Yamaguti, 1963)

Nota: Descripción original no documentada.

Rajonchocotyle emarginata (Olsson, 1876) Sproston, 1946

Hospedero: *Raja clavata* Linnaeus, 1758

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Yamaguti, 1963).

Rajonchocotyle kenojei Yamaguti, 1938

Hospedero: *Okamejei kenojei* (Müller & Henle, 1841) (= *Raja kenojei* Müller & Henle, 1841).

Distribución geográfica: Japón (Yamaguti, 1963).

Rajonchocotyle laevis Price, 1942

Hospedero: *Dipturus laevis* (Mitchill, 1818) (= *Raja laevis* Mitchill, 1818)

Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América (Price, 1942).

Rajonchocotyle ovata Guberlet, 1937

Hospedero: *Raja binoculata* Girard, 1855.

Distribución geográfica: Costa del Pacífico*, Norte de América (Yamaguti, 1963).

Rajonchocotyle prenanti (Saint Remy, 1890) Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Dipturus oxyrinchus* (Linnaeus, 1758) (= *Raja oxyrhynchus* Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Yamaguti, 1963).

Rajonchocotyle wehri Price, 1942

Hospedero: *Raja stellulata* Jordan & Gilbert, 1880.

Distribución geográfica: Friday Harbor, Washintong, Estados Unidos de América (Price, 1942).

Rhinobatonchocotyle Doran, 1953

Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus Doran, 1953

Hospedero: *Pseudobatos productus* (Ayres, 1854) (= *Rhinobatos pruductus*), *Pseudobatos planiceps* (Garman, 1880) (= *Rhinobatos planiceps* Garman, 1880).

Distribución geográfica: Los Ángeles, California, Estados Unidos de América, Costa de Lima, Perú (Doran, 1953; Tantalean et al., 1998).

Rhinobatonchocotyle pacifica Oliva & Luque, 1995

Hospedero: *Pseudobatos planiceps* (Garman, 1880) (= *Rhinobatos planiceps* Garman, 1880).

Distribución geográfica: Antofagasta, Chile; Lima, Peru (Oliva y Luque, 1995; Chero et al., 2018).

Squalonchocotyle Cerfontaine, 1899

Squalonchocotyle borealis (Van Beneden, 1853) Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Somniosus microcephalus* (Bloch & Schneider, 1801) (= *Scymnus borealis*)

Distribución geográfica: Mar del Norte, Bélgica (Cerfontaine, 1899; Kheddiam et al., 2016).

Squalonchocotyle abbreviata (Olsson, 1876) Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (= *Acanthias vulgaris* Risso, 1827)

Distribución geográfica: Roscoff, Francia (Cerfontaine, 1899).

Squalonchocotyle centrophori Maillard, 1970

Hospedero: *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider, 1801).

Distribución geográfica: Sète, Francia (Maillard, 1970).

Squalonchocotyle euzeti Kheddмам, Justine y Tazeureti, 2016

Hospedero: *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788).

Distribución geográfica: Dellys, Bou Haroun, Cherchell, Algeria (Kheddmam et al., 2016).

Squalonchocotyle laymani Yamaguti, 1958

Hospedero: *Mustelus manazo* Bleeker, 1855.

Distribución geográfica: Mar interior, Japón (Yamaguti, 1958).

Squalonchocotyle mitsukurii Kitamura, Ogawa, Taniuchi & Hirose, 2006

Hospedero: *Squalus mitsukurii* Jordan y Snyder, 1903.

Distribución geográfica: Odawara, Manazuru y Okinose, Bahía de Sagami, Japón (Kitamura et al., 2006).

Squalonchocotyle rajae Brinkmann, 1971

Hospedero: *Bathyraja parmifera* (Bean, 1881) (= *Raja rosispinis* Gill & Townsend, 1897), *Bathyraja smirnovi*, Soldatov & Pavlenko, 1915 (= *Raja smirnovi* Soldatov & Pavlenko, 1915), *Bathyraja isotrachys* (Günther, 1877) (= *Breviraja isotrachys*, Günther, 1877)

Distribución geográfica: Isla de sakhalin, Mar de Okhotsk, Rusia (Brinkmann, 1971).

Squalonchocotyle spinaci (Goto, 1894) Cerfontaine, 1899

Hospedero: *Spinax* sp., *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Japón*; Herdla y Trondheim, Noruega (Brinkmann, 1952; Yamaguti, 1963).

Squalonchocotyle squali MacCallum, 1931

Hospedero: *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (= *Squalus lebrunei* (Vaillant, 1888))

Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América (MacCallum, 1931; Price, 1942; Hargis y Dillon, 1968; Kheddмам et al., 2016).

Squalonchocotyle tropai (Teindeiro & Valdez, 1955) Euzet & Maillard, 1974

Hospedero: *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (= *Squalus fernandinus* Molina, 1782)

Distribución geográfica: Luanda, Angola, África (Tendeiro y Valdez, 1955).

Squalonchocotyle cerfontaini Maillard, 1970

Hospedero: *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788).

Distribución geográfica: Banyuls, Francia (Maillard, 1970).

Especies *incertae sedis* mencionadas por Boeger y Kritsky (1989)

Erpocotyle mavori (Linton, 1940) Yamaguti, 1963

Hospedero: *Morone americana* (Gmelin, 1789).

Distribución geográfica: Tashmoo Pond, Martha's Vineyard, Massachusetts, Estados Unidos de América (Linton, 1940; Yamaguti, 1963; Boeger y Kritsky, 1989).

Nota: *Erpocotyle mavori* (Linton, 1940) Yamaguti, 1963 (= *Onchocotyle mavori* Linton, 1940, considerada sinonimo) del hospedero *Morone americana* (Gmelin, 1789) es una especie de pez, mencionada por Price (1942) como inusual en infección de parásitos de esta familia, aunque existe la duda de que el hospedero sea *Morone americana* (Gmelin, 1789) ya que, en su mayoría, los hexabothriidos se han registrado solo en los selachians. Sin embargo, Yamaguti (1963) reexaminó el material y dibujos de Price (1942) y mencionó que estas especies son parásitas de *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758). Aunque, Boeger y Kritsky (1989) dejaron al hospedero para esta especie como desconocido.

Erpocotyle pontica Pogoreltseva, 1964

Hospedero: información no documentada.

Distribución geográfica: información no documentada.

Erpocotyle septistoma Maillard & Paperna, 1978

Hospedero: *Sphyrna mokarran* (Rüppell, 1837).

Distribución geográfica: Costa norte del Golfo de Akaba, África (Maillard y Paperna, 1978; Boeger y Kritsky, 1989).

Erpocotyle marplantesis Mañe-Garzón & Holcman-Spector, 1968

Hospedero: *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Punta del Este, Uruguay (Mañe-Garzón y Holcman-Spector, 1968; Boeger y kriksky, 1989).

Hexabothrium akaroensis Hargis & Dillon, 1968

Hospedero: *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (= *Galeorhinus australis* (MacLeay, 1881)).

Distribución geográfica: Información no documentada.

Hexabothrium musteli (MacCallum, 1931) Price 1942

Hospedero: *Mustelus canis* (Mitchill, 1815).

Distribución geográfica: Woods Hole, Massachusetts, Estados Unidos de América (Yamaguti, 1963; Price, 1942; Boeger y Kritsky, 1989).

Rajonchocotyle pristuri Maillard, 1970

Hospedero: *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810 (= *Pristiurus melanostomus* Lowe, 1843).

Distribución geográfica: Sete, Francia (Maillard, 1970; Boeger y Kritsky, 1989).

Squalonchocotyle impristi Hargis, 1955

Hospedero: *Pristis* sp. Linck, 1790

Distribución geográfica: Alligator Harbor, Franklin Co., Florida, Estados Unidos de América (Hargis, 1955b; Boeger y Kristky, 1989).

Especies consideradas *nomen nudum*

Rajonchocotyle ambigone No documentada

Hospedero: *Dipturus batis* (Linnaeus, 1758) (= *Raja batis* Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Francia (Cerfontaine, 1899).

Rajonchocotyle clavata Bracey in Sproston, 1946

Hospedero: *Raja clavata* Linnaeus, 1758.

Distribución geográfica: Mar de irlandés (Sproston, 1946, Yamaguti, 1963)

Rajonchocotyle miraletus Rees & Llewellyn, 1941

Hospedero: *Leucoraja naevus* (Müller & Henle, 1841) (= *Raja naevus* Müller & Henle, 1841)

Distribución geográfica: Porcupine Bank, Irlanda (Rees y Llewellyn, 1941)

Squalonchocotyle licha Rees & Llewellyn, 1941

Hospedero: *Dalatias licha* Bonnaterre, 1788 (= *Scymnorhinus licha* Bonnaterre, 1788), *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758).

Distribución geográfica: Porcupine Bank, Herdla y Trondheim Irlanda, Noruega (Rees y Llewellyn, 1941, Sproston, 1946).

Discusión

Actualmente, la riqueza de especies de Hexabothriidae asciende a 17 géneros, con 74 especies a nivel mundial. Sin embargo, este valor es mayor debido a que existen 8 especies *incerta sedis*: *Erpocotyle mavori*, *Erpocotyle pontica*, *Erpocotyle septistoma*, *Erpocotyle marplantesi*, *Hexabothrium akaroensis*, *Hexabothrium musteli*, *Rajonchocotyle pristuri*, *Squalonchocotyle impristi* de las cuales se requiere mayor estudio para ubicar su posición taxonómica e inclusive se recomienda coleccionar material fresco.

Así mismo, con base en el código de nomenclatura zoológica, y The World Register of Marine Species (2017) existen tres especies *nomen nudum*: *Rajonchocotyle clavata* Bracey (In Sproston, 1946, 1941 (ver pag.321)); *Erpocotyle licha* Rees & Llewellyn, 1941; y *Rajonchocotyle miraletus* Rees & Llewellyn, 1941 (Rees y Llewellyn, 1941 ver pag. 392 y 393) ya que no existe descripción formal de las mismas, y/o no existen ejemplares depositados en alguna colección (Sproston, 1946; Yamaguti, 1963).

Por su parte, la validez de la especie *Rajonchocotyle ambigone* es incierta, dado que en la base de Mono db (2009) el estatus es no valido, aunque en The World Register of Marine Species (2017) es reconocida. Es importante destacar que a pesar de contar con el número de depósito en The United States Parasite Collection (USPNC 7381), no se cuenta una descripción formal en la literatura por tanto es *nomen nudum*. De igual forma no se cuenta con información válida para *Rajonchocotyle clavata* Bracey (In Sproston, 1946). Esta especie fue enlistada por Sproston (1946), con una pequeña caracterización taxonómica, e indicando que la información fue recuperada de la tesis de Bracey, sin embargo, se desconoce el origen y depósito de los ejemplares.

Los géneros de Hexabothriidae con mayor riqueza de especies son: *Erpocotyle* con 20 especies, seguido de *Rajonchocotyle* con 11, y *Squalonchocotyle* con 11. A lo largo de la historia algunas de las especies de estos géneros han cambiado de posición taxonómica ubicándose en algunos de estos géneros por lo que se han considerado sinónimos (Cerfontaine, 1899; Price, 1932; Yamaguti, 1963, Euzet y Maillard, 1974).

Por otra parte, el género *Erpocotyle* actualmente es considerado polifilético (Boeger y Kritsky 1989); como se mencionó anteriormente, muchas de sus especies fueron registradas en otros géneros. Por ejemplo, recientemente Chero et al. (2018) cambiaron de posición taxonómica a *Erpocotyle dubium* Euzet & Maillard, 1967, considerada actualmente como *Mobulicola dubium* (Euzet & Maillard, 1967) Patella & Bullard, 2013.

Mientras que para el género *Rajonchocotyle* actualmente se consideran como válidas a 11 especies, mismas que fueron enlistadas por (Sproston, 1946). Sin embargo, *R. pristiuri* fue considerada *inserta sedis* por (Boeger y Kritsky, 1989) quienes argumentaron que el órgano copulador masculino es similar a la del género *Protocotyle*. Es posible, que los ejemplares de *Rajonchocotyle pristiuri* parásitos de *Galeus melastomus* de Sete, Francia represente un género y especie aún no descritos. Por lo que es recomendable contar con material fresco para su análisis.

El género *Squalonchocotyle* actualmente incluye 11 especies válidas (ver listado). Adicionalmente a estas especies: *Squalonchocotyle impristi* y *Squalonchocotyle licha* son consideradas *incerta sedis* y *nomen nudum* respectivamente. Por lo que es recomendable reanalizar el material, y a su vez recolectar material fresco para ubicar su posición taxonómica.

Para el género *Hexabothrium* solo se consideran como validas las especies *Hexabothrium appendiculatum* y *H. canicula*. A pesar que se han incluido otras especies en *Hexabothrium*, su posición taxonómica es incierta por no presentar un órgano copulador armado. Por ejemplo, el material disponible de *Hexabothrium akaroensis* carece de espinas en el órgano copulador, y no se ha corroborado la presencia de las mismas; mientras que *H. musteli* fue descrito por MacCallum (1931) con un órgano copulador armado con 60 espinas. Sin embargo, la posición terminal de las vaginas es esclerizada, carácter no considerado como sinapomorfía para las especies de *Hexabothrium* (Boeger y Kritsky, 1989). Así mismo, no se pudo confirmar la validez de *Hexabothrium monteiroi* Tendeiro 1955 parásito de *Squalus blainvillei* (Risso, 1827) de Algarve, Portugal, por no tener acceso a los ejemplares los cuales están depositados en la Colección del Centro de Zoología de la junta de Investigadores de Ultramar con el número de depósito 188 holotipo (Valdez y Tendeiro, 1955, páginas: 106-109).

La especie *Paraheteronchocotyle amazonensis* Mayes, Brooks & Thorson 1981, fue redescrita por Dominguez et al. (2007) quienes la nombran como *P. amazonense* Mayes, Brooks & Thorson, 1981, siendo este un error tipográfico. Por que *Paraheteronchocotyle amazonense* es un sinonimo inválido de *Paraheteronchocotyle amazonensis* (Vaughan y Kristison, 2012). La contribución de Domigues et al. (2007) para la redescipción de *P. amazonensis* es más detallada y mencionan la presencia de un par de hamuli, los cuales no fueron originalmente descritos por Mayes et al. (1981). Particularmente, como parte de este trabajo se observó y analizó el ejemplar de *P. amazonensis* con el número de HWML 31195 no observándose los hamuli, hecho que también fue mencionado por Boeger y Kritsky (1989). Sin embargo, la ausencia de los

hamuli puede ser una pérdida secundaria reportado para varias especies de monogéneos (Dominguez et al., 2007); o en su caso los ejemplares de *Paraheteronchocotyle amazonense* colectados por Domingues y colaboradores en 2007 pueden ser una nueva especie. Por lo tanto, es recomendable coleccionar material fresco y tomar fotografías de microscopía de electrónica de barrido para esclarecer si se trata de una o dos especies del género *Paraheteronchocotyle*.

Es importante destacar los helmintos con más de dos registros por zonas biogeográficas, son; *Erpocotyle laevis* Van Beneden y Hesse, 1863 parásito de *Mustelus* sp. Linck, 1790 registradas en la zona del mediterráneo (MED) por Van Beneden y Hesse, 1863 Yamaguti, 1968; Boeger y Kristky, 1989, y *Mustelus canis* (Mitchill, 1815) para la zona Atlántico Este Central (AEC) Euzet y Maillard (1967), *Erpocotyle sphyrynae* (MacCallum, 1931), cuenta con dos registros de diferentes hospederos y zonas; para Atlántico Oeste Norte (AON) Wood Hole, Massachusetts en el hospedero *Sphyrna zibana* MacCallum, 1931; Sproston, 1956, y *Shyria mokarran* en la zona Océano Índico Norte (OIN) del Golfo de Akaba. *Squalonchocotyle squali* MacCallum, 1931, de la zona Atlántico Oeste Norte (AON), Dillon y Hargis (1968) lo reportaron para la zona Pacífico Oeste Sur (POS) Nueva Zelanda tres localidades, y para la zona Atlántico Oeste Sur (AOS) Argentina Martorelli et al., 2008 registrados para el mismo hospedero *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (= *Squalus lebrunei* (Vaillant, 1888); *Callorhynchocotyle callorhynchi* (Manter, 1955) Boeger, Kritsky & Pereira 1989 (= *Squalonchocotyle callorhynchi* Manter, 1955; *Erpocotyle callorhynchi* Dillon y Hargis, 1968), en la redescrpción de Vaughan y Kristison, 2012 proporcionan la adición de nuevos datos de localidades, del hospedero *Callorhynchus capensis* Duméril, 1865, el mismo hospedero para Manter, 1955 y que también parásita *Callorhynchus milii* Bory de Saint-Vincent, 1823 reportado por Hargis y Dillon, 1968 en Nueva Zelanda Pacífico Oeste Sur (POS). *Squalonchocotyle spinaci* (Goto, 1894), parásito de *Spinax* sp. Pacífico Oeste Norte (PON) y en *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758) en Atlántico Este Norte (AEN).

Con base en Del Moral-Flores y Pérez-Ponce de León (2013) quienes reportaron que la diversidad de Elasmobranchios a nivel mundial asciende a 1182 especies

aproximadamente, mientras que el número de especies de Hexabothriidae es de 74 especies, lo que equivale a un 6% de especies conocidas para Hexabothriidae. La diferencia de la riqueza de especies de Hexabothriidae entre las 18 regiones biogeográficas no son el reflejo de las relaciones parásito-hospedero, ni el resultado de eventos de vicarianza y/o dispersión entre las diferentes regiones biogeográficas. Por el contrario, son el resultado de eventos artificiales como: el esfuerzo de muestreo entre las diferentes zonas biogeográficas, errores de muestreo, escaso trabajo taxonómico en la identificación de especies de monogéneos, etc.

Para México la diversidad de elasmobranquios es de 211 especies aproximadamente, de las cuales únicamente se han registrado dos especies de Hexabothriidae: *Neonchocotyle violantei* Quiterio-Rendon, Monks & Pulido-Flores, 2018 parásito de *Pseudobatos lentiginosus* (Garman, 1880) en Celestún, Yucatán, México y *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger & Kritsky, 1989 parásito de *Dasyatis longa* (Garman, 1880) en Mazatlán, Sinaloa; lo que representa el uno por ciento de las especies de elasmobranquios reportadas por (Del Moral-Flores y Pérez Ponce de León, 2013).

La familia Hexabothriidae son parásitos con una elevada especificidad hospedatoria por los elasmobranquios, por lo que se esperaría que por cada especie de elasmobranquio exista al menos una especie de Hexabothriidae.

Con este capítulo se contribuye al conocimiento de la relación de monogéneos de Hexabothriidae y sus hospederos a nivel mundial, incluyendo su distribución geográfica.

Conclusiones

En registro global de la biodiversidad de parásitos de elasmobranquios asciende a 74 especies de monogéneos. Además, existen 8 especies consideradas *incerta sedis*, y 4 especies *nomen nudum* de monogéneos de la familia Hexabothriidae Price, 1942.

La riqueza de monogéneos fue mayor para la region del Atlántico Este Norte con

15 registros, con el menor reporte para el Océano Indico Este, Atlántico Este Sur, y Océano Indico Norte solo uno para cada región.

La diversidad de especies de hospederos está compuesta por 63 especies de elasmobranquios incluidas en 34 géneros. El mayor número de registros de hospederos es representado por los géneros *Mustelus* y *Sphyrna* en los que se registraron 5 especies de Hexabothriidae y en *Bathyraja*, *Chimaera*, *Dasyatis*, *Dalatias*, *Etmopterus*, *Galeorhynchus*, *Ginglystoma*, *Gymnura*, *Heptranchias*, *Hydrolagus*, *Leucoraja*, *Negaprion*, *Okameji*, *Rajella*, *Rhina*, *Somniosis*, *Taeniura*, *Torpedo*, *Triakys*, *Trygorrhina*, con una especie cada uno.

El trabajo aporta nuevos datos de la posición taxonómica de las especies, incluidos todos los géneros validos hasta el momento, así como el registro de distribución de sus hospederos.

Literatura citada

- Agrawal, M., Chisholm, L.A., & Whittington, I.D. 1996. *Pseudoxehabothrium taniurae* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gills of *Taeniura lymma* (Dasyatidae) from the Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Parasitology*, 82, 131–136.
- Beverley-Burton, M., & Chisholm, L.A. 1990. *Callorhynchocotyle hydrolagi* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from *Hydrolagus ogilbyi* (Chimaeriformes: Chimaeridae) in the South Pacific. *Systematic Parasitology*, 16, 241–246.
- Boeger, W. A. & Kritsky, D. C. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky 1937 (Platyhelminthes). *Systematic Parasitology* 26, 1–32.
- Boeger, W.A. & Kristky, D. C. 1989. Phylogeny, coevolution, and revision of the Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea). *International Journal for Parasitology*, 19, 425–440.
- Boeger, W.A., Kritsky, D.C., & Pereira J. Jr. 1989. Neotropical Monogenea. 14. Revision of *Callorhynchocotyle* Suriano and Incorvaia, 1982 (Hexabothriidae) with the

- description of *C. amatoi*. Proceedings of the Biological Society of Washington, 102, 264–271.
- Brinkmann, A. 1952. Fish trematodes from Norwegian waters. University of Bergen Aarbok (1952). Naturv. Rekke Nr. 1, 134.
- Brinkmann, A. J. 1971. Hexabothriids (Monogenoidea) from Far-Eastern Skates. Parazitologiya, 5, 532–538.
- Brooks, G.L. 1934. Some new ectoparasitic trematodes (Onchocotylineae) from the gills of American sharks. Parasitology, 26, 259–267.
- Bullard, S.A., & Dippenaar, S.M. 2003. *Branchotenthes robinoverstreeti* n. gen. and n. sp. (monogenea: Hexabothriidae) from gill filaments of the Bowmouth guitarfish, *Rhina ancylostoma* (Rhynchobatidae), in the Indian Ocean. Journal of Parasitology, 89, 595–601.
- Cerfontaine, P. 1899. Contribution à l'étude des Octocotylidés. V. Onchocotylineae (Planches XVIII a XXI). Archives de Biologie, Grand, 16, 345–478.
- Chero, J. D., Cruces, C. L., Sáez, G., Camargo, A. C. A., Santos, C. P., & Luque, J. L. 2018. *Hypanocotyle bullardi* n. gen. n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from gill of the diamond stingray *Hypanus dipterurus* (Jordan et Gilbert) (Myliobatiformes: Dasyatidae) in the Southeastern Pacific Ocean off Peru. Parasitology international, 67(4), 425-430.
- Chero, J. D., Cruces, C. L., Sáez, G., Camargo, A. C., Santos, C. P., & Luque, J. L. 2018. Redescription and First Nucleotide Sequences of *Rhinobatonchocotyle pacifica* Oliva y Luque, 1995 (Monogenea: Hexabothriidae), a Parasite of *Pseudobatos planiceps* (Garman, 1880) (Rhinopristiformes: Rhinobatidae) from Perú. Acta parasitológica, 64 (4), 797-806.
- Cordero, E. H. 1944. Dos nuevas especies de trematodes monogénéticos de los plagiostomos de la costa uruguaya: *Calicotyle macrocotyle* y *Neoerpocotyle tudes*. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, 1, 1-15.
- Del Moral-Flores. L. F. & Pérez Ponce de León, G. 2013. Tiburones rayas y quimeras de México. Biodiversitas 111.

- Domínguez, M.V., Pancera, N.C, & Marques, F.P. 2007. Monogenoidean parasites of freshwater stingrays (Rajiformes: Potamotrygonidae) from the Negro River, Amazon, Brazil: species of *Potamotrygonocotyle* (Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle* (Hexabothriidae). *Folia Parasitologica*, 54, 177–190.
- Doran, D.J. 1953. New monogenetic trematodes from the Shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres). *Journal of Parasitology*, 39, 145–151. [dx.doi.org/10.1515/helmin-2016-0034](https://doi.org/10.1515/helmin-2016-0034).
- Escorcía-Ignacio, R., Pulido-Flores, G. & Monks, S. 2015. Distribution extension of *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger y Kritsky, 1989 (Monogenea: Hexabothriidae) in *Dasyatis longa* (Garman, 1880) (Myliobatiformes: Dasyatidae) from Sinaloa, México, Check List (11) disponible en: doi: <http://dx.doi.org/10.15560/11.1.1528>
- Euzet, L., & Maillard, C. 1967. Parasites de Poissons de mer oues-tafricains, récoltés par J. Cadenat. VI Monogènes de Sélaciens. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire*, 29,1435–1493.
- Euzet, L., & Maillard, C. 1974. Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942. Historique, systématique, phylogénèse. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3^e série, 206, Zoologie, 136, 113–141.
- Froese, R., & D. Pauly, 2018. World Wide Web electronic publication, www.fishbase.org.
- Guberlet, J. E. 1933. Notes on some Onchocotylineae from Naples with a description of a new species. *Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli.*, 12(3), 323–336.
- Glennon, V., Chisholm, L.A., & Whittington, I.D. 2005. *Branchotenthes octohamatus* sp. n. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gills of the Southern Fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Rhinobatidae) in South Australia: description of adult and larva. *Folia Parasitologica*, 52, 223–230.
- Hargis, W. J., Jr. 1955a. Monogenetic trematodes of Gulf of Mexico fishes. Part VII The superfamily Diclidophoroidea Price, 1936. *Quart. Journ. Fla. Acad. Sci.* 18:113–119.
- Hargis, W. J. 1955b. Monogenetic trematodes of Gulf of Mexico fishes. Part VI. The superfamilies Polystomatoidea Price, 1936 and Diclidophoroidea Price, 1936." *Transactions of the American Microscopical Society* 74(4): 361–376.

- Hargis, W. J., Jr. & Dillon, W. A. 1968. Helminth parasites of Antarctic vertebrates. Part IV. Monogenetic trematodes from Antarctic fishes: the superfamily Capsaloidea
- Hughes, K. 1928. Trematode parasitic on the gills of Victorian fishes. Proc. Roy. Soc. Vict.n.s. 4, 45–51.
- Iwata, K. 1991. Ectoparasitic trematodes from marine fishes of Kyusyu, Japan II. The family Hexabothriidae and Diclidophoridae (Monogenea). Medical Bulletin of Fukuoka University 18, 107–115.
- Justine, J.-L. 2011. *Protocotyle euzetmaillardi* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from the bigeye sixgill shark *Hexanchus nakamurai* Teng (Elasmobranchii, Hexanchidae) off New Caledonia. Syst. Parasitol., 78, 41–55. DOI: 10.1007/s11230-010-9275-6
- Kheddam H., Justine J.L. & Tazerouti, F. 2016. Hexabothriid monogeneans from the gills of deep-sea shark off Algeria, with the description of *Squalonchocotyle euzeti* n. sp. (Hexabothriidae) from the kitefin shark *Dalatias licha* (Euselachii, Dalatiidae). Helminthologia 2016; 53(4): 354–362.
- Kitamura, A., Ogawa, A., Taniuchi, T., & Hirose, H. 2006. Two new species of hexabothriid monogeneans from the *ginzame* *Chimaera phantasma* and shortspine spurdog *Squalus mistukurii*. Systematic Parasitology, 65, 151–159.
- Ktari, M. H., & Maillard, C. 1972. *Neonchocotyle pastinacae* ng-n. sp. (Monogenea-Hexabothriidae) parasite de *Dasyatis pastinaca* dans le golfe de Tunis:- Description de l'adulte et de la larve. Annales de parasitologie humaine et comparée, 47(2), 181–191
- Last, P. R., White, W. T., de Carvalho, M. R., Séret, B., Stehman, M. F. W., Naylor, G. J. P., McEachran. J. D. 2016. Rays of the World. Vol. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press; Clayton South VIC, Australia: CSIRO Publishing, Ithaca, New York, 790 p.
- Linton E. 1940. Trematodes from fishes mainly from the Woods Hole region, Massachusetts. Proceedings of the United States National Museum 88: 1–172.
- MacCallum, G. A. 1931. Four new species of trematode worms of the subfamily Onchocotylineae. Proceedings of the United States National Museum, Washington, 79 (2892), 1–8.

- Maillard, C. & Oliver G. 1966. Monogenea, Hexabothriidae. *Vie et Milieu*, 17 (3), 1201–1216.
- Maillard, C., & Paperna, I. 1978. Hexabothriidae (Monogenea) from Selachii (*Sphyrna mokarran*) in the Red Sea. Description of a new species *Erpocotyle septistoma* (author's transl). *Annales de parasitologie humaine et comparee*, 53(5), 487–494.
- Maillard, C. 1970. Trois nouvelles espèces d'Hexabothriidae (Monogenea) parasites de Sélaciens du Golfe du Lion. [Three new species of Hexabothriidae (Monogenea) parasites of Selacians in the Gulf of Lion]. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 45 (5): 563–576 (In French).
- Manter, H.W. 1955. Two new monogenetic trematodes from elephant fishes (*Callorhynchus*) from South Africa and New Zealand. *Essays in the natural sciences in honor of Captain Allan Hancock*. 211–220. University of Southern California Press, Los Angeles.
- Mañé-Garzón, F. & Holcman-Spector, B. 1968. Monogenea de peces Marinos del Uruguay, I. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 9: 1-9.
- Martorelli, S.R., Marcotegui, P.S, & Suriano, D.M. 2008. *Squalonchocotyle squali* MacCallum (Monogenoidea, Hexabothriidae) on *Squalus acanthias* Linnaeus (Elasmobranchii, Squalidae) from the Atlantic coast of Argentina. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3, 14–17.
- Mayes M.A., Brooks D.R. & Thorson T.B. 1981. *Potamotrygonocotyle tsalickisi*, new genus and species (Monogenea: Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle amazonensis*, new genus and species (Monogenea: Hexabothriidae) from *Potamotrygon circularis* Garman (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in northwestern Brazil. *Proceedings of Biological Society of Washington*. 94:1205–1210.
- MonoDb 2009. A web-host for the Monogenea. Available <http://www.monodb.org/biology.php> . Revisada en 2017-10-15.
- Neifar, L., Euzet, L., & Hassine, O.K.B. 2001. *Heteronchocotyle gymnurae* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae), a gill parasite of *Gymnura altavera*

- (Elasmobranchii: Gymnuridae) from the Mediterranean Sea. *Comparative Parasitology*, 68, 91–96.
- Ogawa, K. 1991. Ectoparasites of sawfish, *Pristis microdon*, caught in freshwaters of Australia and Papua New Guinea. University Museum, University of Tokyo, *Nature and Culture*, 3, 91–101.
- Oliva, M.E., & Luque, J.L. 1995. *Rhinobatonchocotyle pacifica* n. sp. (Cercomeromorphae: Monogenea: Hexabothriidae) parasite of *Rhinobatos planiceps* (Rhinobatidae) from Northern Chile. *Revista de Biología Marina*, 30, 1–5.
- Patella, R., & Bullard, S. A. 2013. Hexabothriids of devil rays (Mobulidae): new genus and species from gill of *Mobula hypostoma* in the Northern Gulf of Mexico and redescription of a congener from *Mobula rochebrunei* in the eastern Atlantic Ocean. *Journal of Parasitology* 99(5): 856 – 867. DOI: 10.1645/12-153.1
- Price, E.W. 1942. North American monogenetic trematodes V. The family Hexabothriidae, n. n. (Polystomatoidea). *Proceedings of the Helminth Society of Washington*, 9, 39–56.
- Quiterio-Rendon, G., S. Monks, & G. Pulido-Flores. 2018. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) of Yucatán, Gulf of Mexico. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 27:33–41.
- Rees, G., & Llewellyn, J. 1941. A record of the trematode and cestode parasites of fishes from the Porcupine Bank, Irish Atlantic Slope and Irish Sea. *Parasitology*, 33(4), 390–396.
- Sproston, N.G. 1946. A synopsis of the monogenetic trematodes. *Transcripts of the Zoological Society of London*, 25, 185–600.
- Suriano, D.M. & Labriola, J.B. 1998. *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Hexabothriidae), parasite of carcharhiniform fishes from the Southwestern Atlantic Ocean, with the description of *E. schmitti* sp. n. *Acta Parasitologica*, 43 (1): 4–10.
- Suriano, D.M., & Incorvaia, I.S. 1982. Sistemática y biología de *Callorhynchocotyle marplatensis* gen. et sp. nov. (Monogenea: Polyopisthocotylea) Parasita de las

- branquias de *Callorhynchus callorhynchus* (Linne, 1758) Garman, 1904 (Pisces: Holocephali) de la región costera de Mar del Plata. Comunicaciones del Museu Argentino de ciencias naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. *Parasitologia*, 2, 19–32.
- Tantalean, M., Morales, E., & Escalante, H. 1998. Una nueva especie y un nuevo registro de monogéneos parásitos en peces marinos del Perú. *Parasitología al día*, 22(1–2), 41–44.
- Tendeiro J. & Valdez V. 1955 Helminthologia ictiologica. Helminthes de alguns peixes da Costa Oeste-Africana. *Boletim Cultural da Guine Portuguesa* (37) 10: 129–163.
- Van Beneden, P. J., & Hesse, C. E. 1863. Recherches sur les bdellodes ou hirduinees et les trematodes marines. *Mem Acad Sci. Belgique* 34, 1–142.
- Vaughan, D. & Christison, K. 2012. Towards addressing the current state of confusion within the Hexabothriidae Price, 1942 (1908): *Callorhynchocotyle* Suriano y Incorvaia, 1982 (Monogenea: Hexabothriidae) re-visited, with the preliminary evaluation of novel parameters for measuring haptor armature of hexabothriids. *Zootaxa* 3229: 1–34.
- Watson, D. E. & Thorson. T. B. 1976. Helminths from elasmobranchs in Central America fresh waters. *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes* 52: 629–640.
- Worms Editorial Board. 2017. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Consultada el 2017-11-20
- Yamaguti, S. 1958. Studies on the Helminths Fauna of Japan- part 53. Trematodes of Fishes, XII. Publication of the Seto Marine Biological Laboratory, 7(1): 85–87
- Yamaguti, S. 1963. *Systema Helminthum: Monogenea and Aspidocotylea* IV. Interscience Publishers, 699.
- Yamaguti, S. 1968. Monogenetic trematodes of Hawaiian fishes. University of Hawaii, Honolulu, 287.

Capítulo II: *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) de *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de Yucatán, Golfo de México

En el presente capítulo se da a conocer una nueva especie del género *Neonchocotyle*. La descripción de esta especie se publicó en una revista especializada por lo que se presenta el sobretiro. A continuación se menciona título y resumen en español del artículo:

Quiterio-Rendon, G., Monks, S., & Pulido-Flores, G. 2018. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) parásito de *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de Yucatán, Golfo de México. Revista Brasileira de Parasitología Veterinaria 27(1), 33.

RESUMEN: *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) se encontró en las branquias, y es parásito de *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de las aguas litorales de Celestún, Yucatán, México. Se asignó en el género de *Neonchocotyle* por presentar las siguientes características: un háptor asimétrico, un receptáculo seminal, un oótipo liso y un huevo con dos filamentos alargados. Puede diferenciarse de *Neonchocotyle pastinacae*, por presentar un cuerpo pequeño (821 de largo por 315 de ancho; largo 2.6 y 1 de ancho), dos pares de micro ganchos entre las ventosas del apéndice haptoral, poros vaginales extracecales (submarginales) y 5 - 9 testículos. Este es el primer registro de una especie de *Neonchocotyle* en el Golfo de México, el primer monogéneo reportado para *P. lentiginosus* en México, y la segunda especie de Hexabothriidae reportada para México.

Neonchocotyle violantei n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) of Yucatán, Gulf of Mexico

Neonchocotyle violantei n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) do *Pseudobatos lentiginosus*
(Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de Yucatán, Golfo do México

Guadalupe Quiterio-Rendon¹; Scott Monks^{1,2}; Griselda Pulido-Flores^{1,2*}

¹ Laboratorio de Morfología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México

² Research Fellow, Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, Nebraska, United States

Received September 5, 2017

Accepted November 21, 2017

Abstract

Neonchocotyle violantei n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) infects the gill of the Atlantic guitarfish, *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) from littoral waters of Celestún, Yucatán, Mexico. It is assigned to *Neonchocotyle* because it has, among other features, an asymmetrical haptor, a seminal receptacle, a smooth oötype, and an egg with two elongate filaments. It differs from *Neonchocotyle pastinacae*, the only congener, by having a small body (821 long by 315 wide, length to width = 2.6:1), two pairs of microhooks between the haptoral appendix suckers, extracaecal (submarginal) vaginal pores, and 5-9 testes. This is the first record of a species of *Neonchocotyle* in the Gulf of Mexico, the first monogenean reported from *P. lentiginosus* in Mexico and the second species of Hexabothriidae reported from Mexico.

Keywords: *Neonchocotyle* sp. n., *Pseudobatos lentiginosus*, helminth, key.

Resumo

Neonchocotyle violantei n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) infecta brânquia de *Pseudobatos lentiginosus*, (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) de águas litorâneas ao largo da costa de Celestún, Yucatán, México. É atribuído a *Neonchocotyle* porque tem, entre outras características, um haptor assimétrico, um receptáculo seminal, um tipo oótipo liso e um ovo com dois filamentos alongados. Difere de *Neonchocotyle pastinacae*, o único congênera, por ter um corpo pequeno (821 de comprimento por 315 de largura, comprimento a largura = 2,6: 1), dois pares de microganchos entre as ventosas do apêndice haptoral, poros vaginais extracaecais (submarginal) e 5-9 testículos. Este é o primeiro registro de uma espécie de *Neonchocotyle* no Golfo do México, o primeiro monogenético registrado em *P. lentiginosus* no México e a segunda espécie de Hexabothriidae relatada no México.

Paravras-chave: *Neonchocotyle* sp. n., *Pseudobatos lentiginosus*, helminto, chave.

Introduction

Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea) includes 16 genera and approximately 77 species, although recent authors do not agree on those numbers (BOEGER & KRITSKY, 1989, 13 genera; PATELLA & BULLARD, 2013; KHEDDAM et al., 2016, 15), often not including *Pristionchocotyle* Watson & Thorson, 1976. Members of the family infect the gills of Chondrichthyes (BOEGER & KRITSKY, 1989). As part of a collaborative study

of helminths of marine fishes of the Gulf of Mexico, specimens of a monogenean similar to the only known species of *Neonchocotyle* Ktari & Maillard, 1972, *N. pastinacae* Ktari & Maillard, 1972 (Hexabothriidae) were collected from an Atlantic guitarfish, *Pseudobatos lentiginosus* (Garman, 1880) (Rhinopristiformes, Rhinobatidae). However, *N. pastinacae* was described from *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) (Dasyatidae), Gulf of Tunis.

An individual of *Pseudobatos lentiginosus* (= Atlantic guitarfish) was collected by a local fisherman in littoral waters of Celestún, Yucatán, Mexico, adjacent to the Reserva de la Biósfera Ría Celestún Ramsar site no. 1333. The region around Ría Celestún supports diverse habitats that have been minimally disturbed. The infected

*Corresponding author: Griselda Pulido-Flores. Laboratorio de Morfología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Apartado Postal 1-10, C.P. 42001 Pachuca, Hidalgo, México. e-mail: gpflores6@hotmail.com



guitarfish was collected from the shallow marine platform nearby the mouth of the river and the costal lagoons (Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar, Reserva de la Biosfera Ría Celestún. Given the magnitude of biodiversity of this region (CIUDAD DE MÉXICO, 2000), the discovery of a new species of Hexabothriidae is unsurprising; this species is described herein and the genus amended to include previously undocumented characters.

Materials and Methods

One Atlantic guitarfish was collected by a local fisherman using a long line in littoral waters of Celestún, Yucatán (20°51'33"N; 90°24'00"W), Gulf of Mexico, in February 1999. The external body surface of the guitarfish was examined using a magnifying glass. Each gill arch was excised, placed in a Petri dish with seawater, and examined using a stereomicroscope. Monogeneans, dead at the time of collection, were removed from gill lamellae and transferred temporarily to dishes containing seawater. When all worms had been collected, they were fixed with Alcohol-Formalin-Acetic Acid (AFA) at room temperature for at least 12 h, and transferred for storage to 70% ethyl alcohol following Pulido-Flores & Monks (2005). Specimens were stained with Gomori's trichrome, Mayer's carmalum, or Delafield's hematoxylin, dehydrated in an ethanol series, cleared in methyl salicylate, and mounted individually on slides in Canada balsam. Specimens were examined using a compound optical microscope equipped with differential interference contrast (DIC or Nomarski) optics, and drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements were made using an ocular micrometer; all measurements are given in micrometers as the mean followed in parentheses by the range and the number of structures measured. The numeration of the sucker complexes is according to Boeger & Kritsky (1989) and measurements of sclerites follow Vaughan & Christison (2012); only shaft length (from points h-i) and shaft width (from e-f) are reported herein (see VAUGHAN & CHRISTISON, 2012; figures 1C, 1B, respectively). Measurements of some structures of *N. pastinacae* were estimated from the figures of Ktari & Maillard (1972) because type materials (MNHN-Paris 52166) from the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris could no be located by the Museum. Names for standard shapes of structures are taken from Clopton (2004). Statistical analysis of variance (ANOVA) was used to assess differences in the sizes of suckers and sclerites, respectively, of the new species. Helminths were identified using existing taxonomic keys and published literature (PRICE, 1942; YAMAGUTI, 1963; KTARI & MAILLARD, 1972; EUZET & MAILLARD, 1974; BOEGER & KRITSKY, 1989; BULLARD & DIPPENAAR, 2003). Specimens were deposited in the Colección Nacional de Helminths, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico city, Mexico (CNHE) and the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska State Museum, Lincoln, Nebraska (HWML).

Results

Family Hexabothriidae Price, 1942 (sensu BOEGER & KRITSKY, 1989)

Genus *Neonchocotyle* Ktari & Maillard, 1972

Type species *Neonchocotyle pastinacae* Ktari & Maillard, 1972 ex. *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) (Myliobatiformes, Dasyatidae).

Emended diagnosis. With characters of Hexabothriidae (sensu BOEGER & KRITSKY, 1989). Body elongate narrowly elliptoid to narrowly deltoid; tegument lacking papillae. Haptor asymmetrical, wider than body (Figures 1A), with 3 paired sucker-sclerite complexes; longitudinal haptor axis forming an angle of approximately 45° from midline of body; see correct orientation in Figure 1A). Sucker-sclerite complexes similar in form; each sclerite comprising a C-shaped shaft embedded in sucker wall with distal end having pointed tip. Dorsal haptor appendix armed with 2 suckers; hamuli present or absent; microhooks present or absent. Two anterior glands present or absent; if present one on each side, having ducts continuing to pores at anterior margin of body. Ceca bifurcate, extending posteriorly from anterior end of body; lateral branches having diverticula extending lateral; ceca becoming confluent posterior to testes, extending posterior to form single blind-ending branch extending into haptor. Number of testes 8 to approximately 30, slightly longer than wide, intercecal, oval to spherical, seminal vesicle present. Male copulatory organ enveloped by a pouch, with terminal end sclerotized or not; divided into proximal and distal portions. Proximal region of copulatory organ muscular; distal region narrow, surrounded by pars prostatica. Two vaginae present, parallel, having proximal and distal portions; proximal region connecting to vitelline reservoir, glandular and muscular distal region connecting to vaginal pore. Vaginal pores ventral, associated with encircling muscle, lateral to proximal portion of male copulatory organ, posterior to cecal bifurcation. Ovary tubular, deeply lobed, with ascending and descending branches; ascending branch dextral, sinuous, reaching to region of oviduct, descending branch coiled, connected posteriorly to oötype. Oötype, dorsal to ovary, ventral to vas deferens, leading to uterus. Seminal receptacle present. Transverse vitelline ducts dorsal, forming Y-shaped reservoir; proximal region of vaginae connected to anterior branches of reservoir and posterior region of reservoir join to oviduct (see KTARI & MAILLARD, 1972, Figure 12). Eggs with two elongate filaments.

Type species. *Neonchocotyle pastinacae* Ktari & Maillard, 1972
Neonchocotyle violantei n. sp.

(Figures 1-4).

Type material. Holotype CNHE-10552; paratypes CNHE-10553, HWML-139359.

Other material examined. *Callorhynchocotyle marplatensis* Suriano & Incorvaia, 1982 (HWML-20705); *Dasyonchocotyle* sp. (HWML-17206); *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger & Kritsky, 1989 (CNHE-9361, HWML-75115); *Erpocotyle microstoma* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963 (HWML-1437); *Erpocotyle tiburonis* (Brooks, 1934) (HWML-1366); *Heteronchocotyle leucas* Hargis, 1955 (HWML-1443); *Hexabothrium canicula* (Cerfontaine, 1899) (HWML-1408); *Paraheteronchocotyle amazonensis* Mayes, Brooks & Thorson 1981 (HWML-21391); *Rajonchocotyle wehri* Price, 1942 (HWML-1447); *Rhinobatochocotyle ciclovaginatus* Doran, 1953 (HWML-31195); *Squalonchocotyle microstoma* Brooks, 1934 (= *Erpocotyle microstoma* [Brooks, 1934] YAMAGUTI, 1963) (CNHE-318); *S. tiburonis* (= *Erpocotyle tiburonis* [Brooks, 1934] YAMAGUTI, 1963) (HWML-1366).

Type-host. *Pseudobatos lentiginosus* (Garman, 1880) (=Atlantic guitarfish) (Rhinopristiformes, Rhinobatidae).

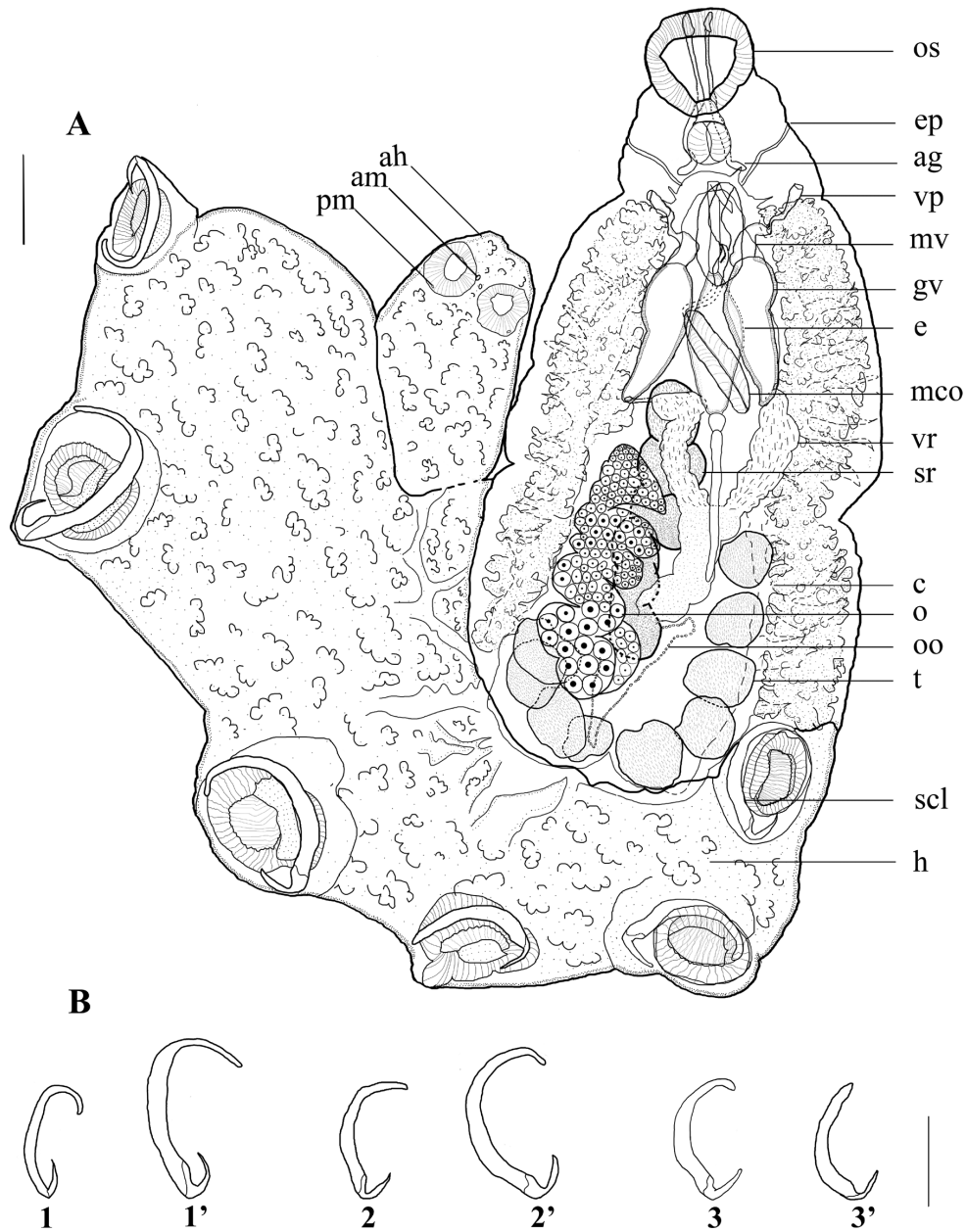


Figure 1. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (A) holotype, ventral view; (B) detail of the sclerites of the haptor sucker. Small numbers identify respective sclerites; sclerites pares are indicated by numbers 1 to 3, and 1' (1-prime) to 3' (3-prime) (see BOEGER & KRITSKY, 1989). Scale bars: A, B = 75 µm. Abbreviations: ag, anterior glands; ah, dorsal haptor appendix; am, anterior microhook; c, ceca; ep, excretor pore; gv, glandular portion of vagina; h, haptor; mco, male copulatory organ; mv, muscular portion of vagina; o, ovary; oo, oötype; os, oral sucker; pm, posterior microhook; scl, sclerite; sr, seminal receptacle; t, testis; vp, vaginal pore; e, egg; vr, viteline reservoir.

Type-locality. Celestún, Yucatán, Mexico (20°51'33"N; 90°24'00"W).

Site of infection. Gill.

Prevalence and intensity. One fish was infected with 12 worms.

Zoobank registration. FAEBD7B9-2CBD-4353-961A-FAEC2814640A (ZOOBANK, 2017).

Etymology. The specific epithet honors Dr. Juan Violante-González, Unidad Académica de Ecología Marina, Universidad Autónoma

de Guerrero, Acapulco, Mexico, for advancing our knowledge of marine ichthyoparasitology and ecology.

Description. Measurements based on 12 adult specimens as whole-mounts. Body (excluding haptor) 821 (660-950, n = 11) long, longer than wide (L:W = 2.6:1) with maximum body width 315 (250-390, n = 11) at level of middle of ovary (Figure 1). Haptor 205 (190-230, n = 11) to from the union of body with haptor to midpoint between sucker-sclerite complexes 3 and 3';

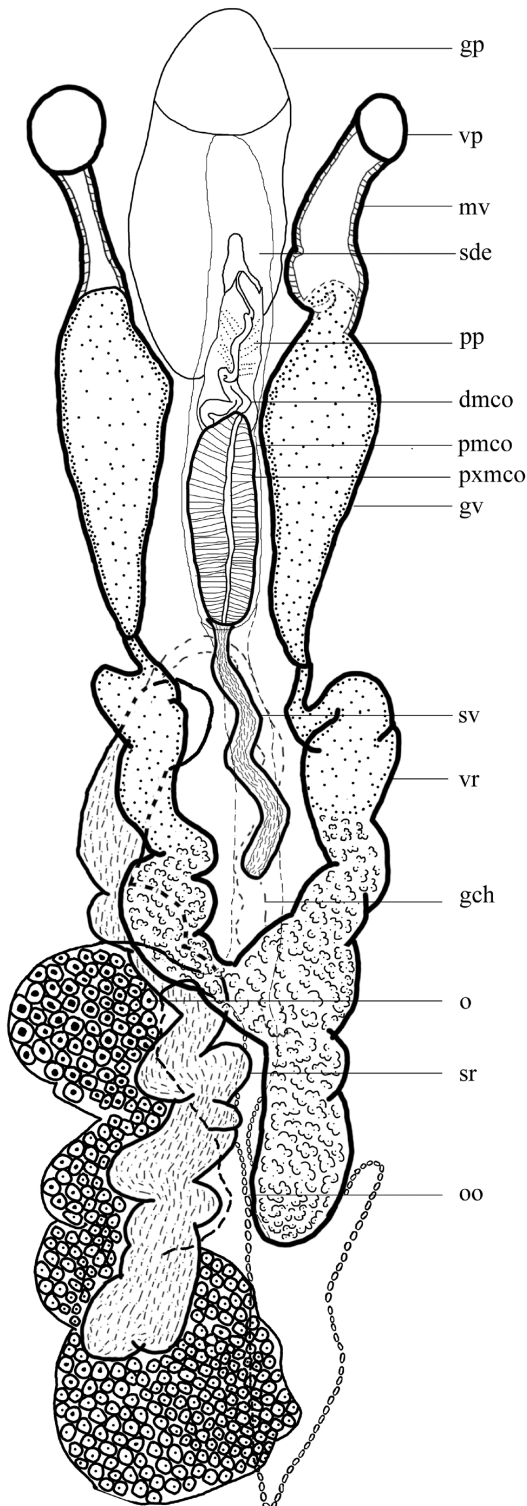


Figure 2. *Neonchocotyle violantei* n. sp.; detail of the reproductive organs. Scale bar = 75 μ m. Abbreviations: dmco, distal portion of the male copulatory organ; gch, genital canal; gp, genital pore; gv, glandular region of the vagina; mv, muscular region of the vagina; o, ovary; oo, oötype; pmco, pouch of male copulatory organ; pp, pars prostactica; pxmco, proximal portion of the male copulatory organ; sde, sclerotized distal end; sr, seminal receptacle; sv, seminal vesicle; vp, vaginal pore; vr, viteline reservoir.

754 (560-930, n = 9) from anterior edge of sucker-sclerite complex 1 and anterior edge of sucker-sclerite complex 3. Sucker-sclerite complexes extensively papillate; papillae distributing in concentric rings on rim of each sucker (Figures 1A, 3B). Sucker-sclerite complex pair 1 sinistral, immediately posterior to body, in anterior portion of haptor (Figures 1A, 5B). Array of non-sclerotized ridges on ventral surface of each sucker-sclerite complex, running perpendicular to shaft of sclerite (Figure 3A). Sucker complexes not significantly different in length (ANOVA: $F = 2.25$; $< F [5, 47, 0.05] = 2.41$) but the widths are significantly different (ANOVA: $F = 3.67$; $> F [5, 47, 0.05] = 2.42$). Sucker one (Figures 1A, 5B) 94 (75-105, n = 8) long, 75 (55-98, n = 8) wide; sucker one-prime 104 (75-120, n = 10) long, 80 (63-100, n = 10) wide; sucker two 110 (100-120, n = 8) long, 102 (75-130, n = 8) wide; sucker two-prime 98 (78-110, n = 9) long, 86 (68-100, n = 9) wide; sucker three 103 (85-115, n = 8) long, 92 (65-113, n = 8) wide; sucker three-prime 99 (70-113, n = 11) long, 94 (70-113, n = 10) wide. Sclerites tip (sclerite hook sensu VAUGHAN & CHRISTISON, 2012) pointing horizontally inward. Sclerites not significantly different in size (ANOVA: $F = 0.80$; $< F [5, 52, 0.05] = 2.40$ and $F = 0.51$; $< F [5, 52, 0.05] = 2.4$ [length and width, respectively]). Shaft of sclerite one (Figures 1A, 1B) 28 (24-31, n = 8) long, 3 (2-4, n = 8) wide; shaft one-prime 27 (23-29, n = 9) long, 3 (2-5, n = 9) wide; shaft two 28 (23-31, n = 10) long, 3 (2-4, n = 10) wide; shaft two-prime 28 (24-30, n = 9) long, 3 (3-4, n = 9) wide; shaft three 29 (26-32, n = 11) long, 3 (2-4, n = 11) wide; shaft three-prime 27 (24-31, 11) long, 3 (2-4, 11) wide. Sclerite hook one (Figure 1B) 32 (25-38, n = 6) long, 10 (8-13, n = 7) wide; sclerite hook one-prime 32 (25-43, n = 9) long, 10 (8-13, n = 9) wide; sclerite hook two 32 (23-43, n = 8) long, 8 (5-13, n = 9) wide; sclerite hook two-prime 32 (25-35, n = 7) long, 9 (8-10, n = 7) wide; sclerite hook three 31 (25-43, n = 8) long, 8 (5-13, n = 8) wide; sclerite hook three-prime 36 (30-43, n = 7) long, 9 (8-13, n = 8) wide. Dorsal haptor appendix without hamuli 353 (158-518, n = 9) long, 87 (50-118, n = 10) wide, having two pairs of microhooks (Figure 4). Dextral sucker of the haptor appendix 54 (35-63, n = 9) long, 41 (28-55, n = 9) wide; sinistral sucker of the appendix 58 (48-65, n = 9) long, 39 (25-48, n = 9) wide. Anterior pair of microhooks present between the suckers of the appendix; dextral microhook 6 (5-8, n = 9) long, 3 (2-4, n = 9) wide; sinistral microhook 6 (5-7, n = 8) long, 3 (2-4, n = 9) wide. Posterior pair of microhooks at posterior margin of suckers, one microhook associated with each sucker; dextral microhook 7 (6-8, n = 8) long, 2 (2-3, n = 8) wide; sinistral microhook 7 (5-8, n = 8) long, 2 (2-3, n = 7) wide. Microhooks narrowly fusiform in ventral view, shallowly crescentic in lateral view. Two anterior glands present, one on each side of anterior body end, lateral to pharynx; ascending ducts continue to openings on anterior margin of body. Contents of glands not observed. Antero-median gland not observed. Mouth 61 (35-80, n = 10) long, 69 (31-90, n = 10) wide; oral sucker with many sessile papillae. Pharynx broadly elliptoid, immediately posterior to oral sucker, 37 (26-53, n = 10) long, 38 (25-80, n = 10) wide. Bifurcation of ceca 115 (85-135, n = 9) from anterior end of body. Distal portion of excretory system comprising thin, paired ducts and associated pores; pores marginal, sinistral pore

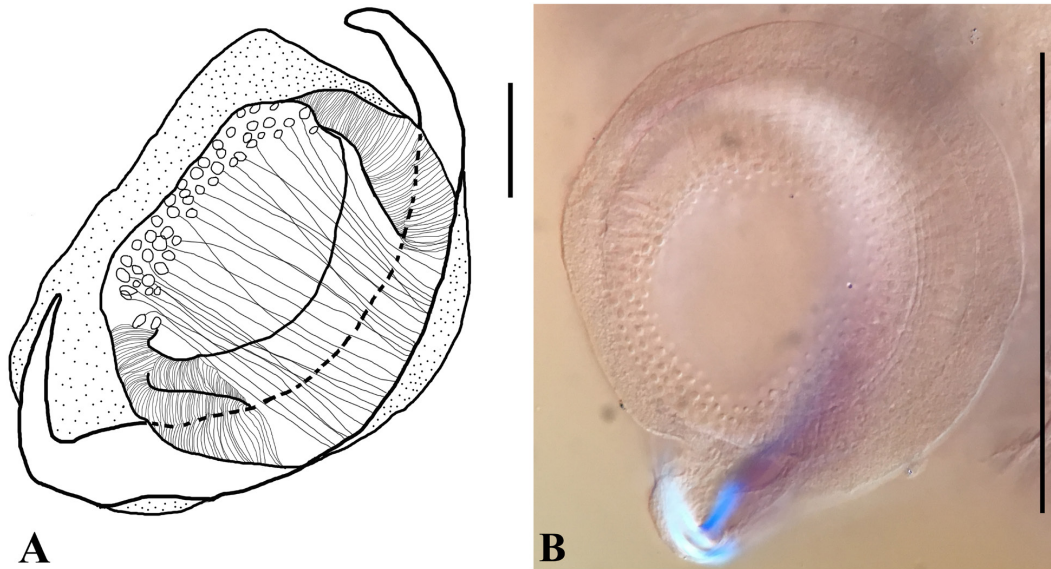


Figure 3. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (A) Sucker-sclerite complex 3, specimen number YUC-99-038-01-1; (B) Papillae rings on sucker-sclerite complex 3. Scale bars: A = 20 μ m, B = 104 μ m.

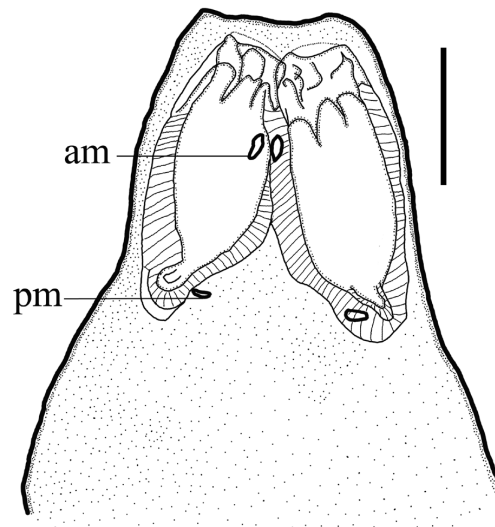


Figure 4. *Neonchocotyle violantei* n. sp. Haptoral appendix. Abbreviations: am, anterior microhook; pm, posterior microhook. Scale bars: 40 μ m.

103 (66-128, n = 10) from anterior body end; dextral pore 95 (57-120, n = 9) from anterior body end. Testes 8 (5-9, n = 7), 58 (40-75, n = 26) long, 55 (33-90, n = 26) wide, distributed in a U-shaped pattern. Vasa efferentia and vas deferens not observed. Seminal vesicle elongate, 113 (80-138, n = 6) long, 12 (10-13, n = 6) wide, extending anterior to proximal male copulatory organ. Pouch of male copulatory organ longer than copulatory organ 181 (153-203, n = 9) long, 33 (25-40, n = 9) wide. Male copulatory organ divided in muscular proximal region 72 (63-78, n = 9) long, 22 (13-25, n = 9) wide; distal region 44 (28-63, n = 9) long, 3 (3-3, n = 9) wide; distal end sclerotized, cone-shaped, 23 (15-38, n = 9) long, 15 (10-28, n = 9) wide at base (Figure 2). Genital pore 200 (128-238, n = 9) from anterior end of

body. Ovary 302 (225-403, n = 7) long, 60 (65-75, n = 7) wide. Seminal receptacle 327 (213-393, n = 8) long, 44 (40-48, n = 8) wide. Vaginal pores extracecal, (Figures 1A, 6B) Glandular portion of dextral vagina 113 (68-140, n = 6) long, 28 (13-45, n = 6) wide; muscular portion of dextral vagina 89 (68-115, n = 6) long, 10 (5-18, n = 6) wide. Glandular portion of sinistral vagina 113 (70-163, n = 6) long, 29 (13-45, n = 6) wide; muscular portion of sinistral vagina 75 (48-103, n = 6) long, 8 (5-13, n = 6) wide (Figure 2). Vitellarium follicular, filling extracaecal space from vaginal pores to posterior body end, entering haptor and haptoral appendix. Uterine eggs having two filaments; egg including filaments 334 (283-408, 4) long, egg excluding filaments 113 (75-125, n = 6) long, 50 (45-58, n = 5) wide (Figure 1A).

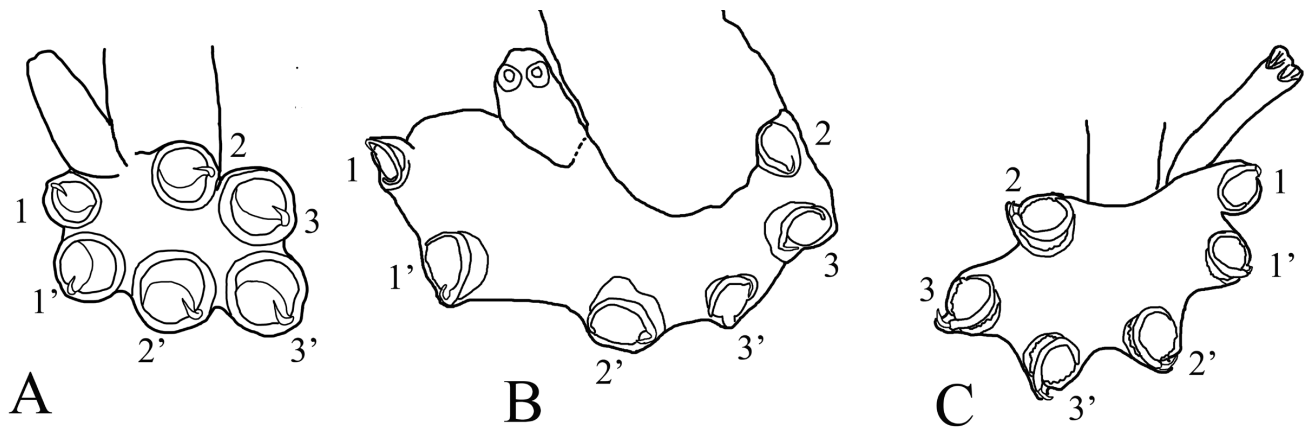


Figure 5. (A) *Neonchocotyle pastinacae*, ventral view of haptor (modified from KTARI & MAILLARD, 1972); (B) *Neonchocotyle violantei* n. sp., ventral view of haptor; (C) *Callorhynchocotyle marplatensis*, ventral view of haptor (redrawn from VAUGHAN & CHRISTISON, 2012). Small numbers identify respective sucker-sclerite complexes; complex pares are indicated by numbers 1 to 3, and 1' (1-prime) to 3' (3-prime) (see BOEGER & KRITSKY, 1989). Haptors not drawn to scale.

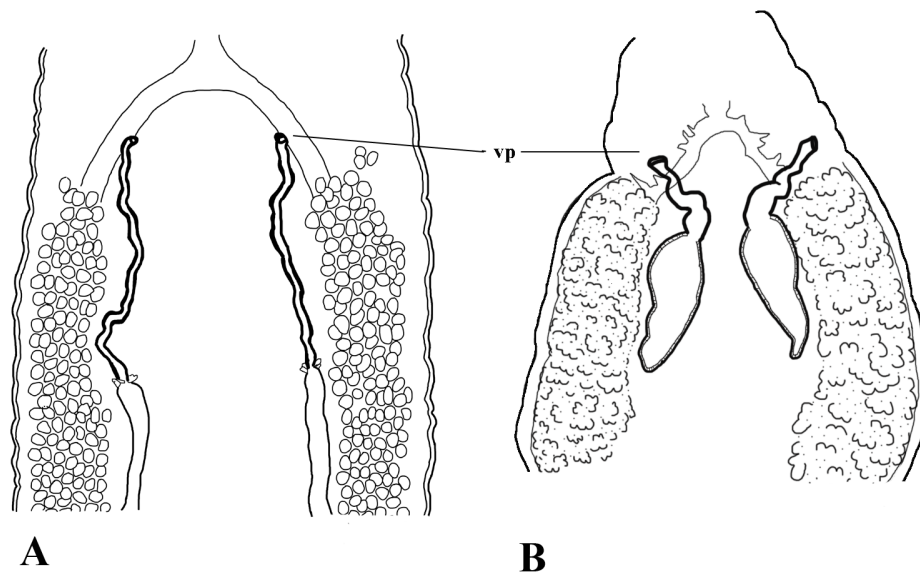


Figure 6. (A) *Neonchocotyle pastinacae*; position of the vaginal pores, ventral view (redrawn from KTARI & MAILLARD, 1972); (B) *Neonchocotyle violantei* n. sp., position of the vaginal pores, ventral view (holotype). Abbreviations: vp, vaginal pore. Scale bars: A = 200 μ m, B = 75 μ m.

Remarks and Discussion

Neonchocotyle was proposed by Ktari & Maillard (1972) for *Neonchocotyle pastinacae* that infects gill of common stingray, *Dasyatis pastinaca*, from the Gulf of Tunis. Bullard & Dippenaar (2003), building upon information summarized by Boeger & Kritsky (1989), furnished a key that distinguished *Neonchocotyle* from all other hexabothriids by the presence of an asymmetrical haptor, appendix originating from dorsal surface of haptor, sclerites not equally sized, and prostatic region present. These characters, except for the inequality in the size of the sclerites, are present in the specimens that we collected in Mexico, so we have assigned the new species to this genus. However, several features present on the new species had not been described for the genus, although

some are present in the description and figures of Ktari & Maillard (1972). Thus, an emendation of the genus was required.

Boeger & Kritsky (1989), who were only able to study of paratype from the personal collection of Claude Maillard, remarked that they could not confirm the origin of the haptoral appendix in the specimen of *N. pastinacae*. Specimens of that species were not available to us for study; however, the haptoral appendix of the new species originates from the dorsal haptoral surface, as seen in *Callorhynchocotyle* Suriano & Incorvaia, 1982 and *Epicotyle* Euzet & Maillard, 1974 (SURIANO & INCORVAIA, 1982; EUZET & MAILLARD, 1974; VAUGHAN & CHRISTISON, 2012).

Ktari & Maillard (1972) mention that the vas deferens formed a loop before it joined the male copulatory organ. Boeger & Kritsky (1989) also mention this in their diagnosis of the genus, but neither they nor the author of the original description depicted

this feature in their figures. We could not differentiate a looped section of the vas deferens in our specimens, so we did not mention it in our diagnosis and it was not illustrated.

Despite the increase in the number of studies of the phylogenetic relationships of monogeneans using morphological features (BOEGER & KRITSKY, 1989, 1993; CHISHOLM et al., 1995; WHITTINGTON, 2004), there still exist confusion between characters (morphological features) and the states (derived forms) of those characters. All of the states of a particular character are homologous. Thus, all of the states should be referred to by the same name regardless of differences in appearance (derived condition). An example is the use of vasa efferentia to refer to ducts that carry sperm from the testis. The structure that carries sperm from testis in every species of monogenean (the vas efferens) is homologous a should be referred to by the same name even though its derived form is a dilated, glandular-wall (BULLARD & DIPPENAAR, 2003) or it is a thin non-glandular wall (GLENNON et al., 2005). These are forms (thing walled, glandular, or looped) of the same homologous structure, so they should be referred to by the same name (vas efferens). It is confusing to change the name of the structure depending on its derived condition.

Neonchocotyle violantei n. sp. is the second species of the genus. One remarkable difference between *N. violantei* and *N. pastinacae* is body size. The body of *N. violantei* n. sp. is smaller than that of *N. pastinacae* (821 long x 315 wide vs. 6580 x 1041, respectively). Furthermore, the new species can be distinguish from *N. pastinacae* by having two anterior glands on each side of the body, submarginal (extracaecal) vaginal pores (Figure 6B) (intra-caecal in *N. pastinacae* (Figure 6A)), and the number of testes. Two pairs of microhooks, similar to those depicted for *Squalonchocotyle* sp. by Bychowsky (1957) are present in the new species (not described for *N. pastinacae*). The microhooks of the new species are narrowly fusiform in ventral view, shallowly crescentic in lateral view; this form was described as “buttonhole” by Bychowsky (1957; see their figure 290); all microhooks could be distinguished as sclerotized structures. Hamuli were not found in the new species but are present in *N. pastinacae*. We could not discern any holes in the area where the hamuli are located in any of our specimens which might indicate that they had been lost and it is unlikely that they would have been lost in all 12 specimens.

Not direct comparisons can be made between the sizes of the haptors of the two species because Ktari & Maillard (1972) did not mention at which point they measured the haptor. However, the haptor of the new species is smaller than the measurements given for *N. pastinacae* (205 x 754 vs. 874 x 1,466 wide). Other differences in sizes included the pharynx (37 x 38 vs. 110 x 75), the pouch of the male copulatory organ (181 long vs. 536), the ovary (302 vs. 582), and the eggs (113 vs. 135).

The number of testes is different in each species. Ktari & Maillard (1972) did not give the number of testes for *N. pastinacae*, but in their figure (KTARI & MAILLARD, 1972; their figure 1) the number of the testes appears to be more than 30; the mean number of testes of the new species, *N. violantei*, is between 8 and 9. The terminal end of the male copulatory organ of the new species is sclerotized; sclerotization was not mentioned by Ktari & Maillard (1972) for *N. pastinacae*, and its presence or absence in that species could not be confirmed.

Ktari & Maillard (1972; their figures 1, 12) described and depicted that the proximal portion of the vaginae are connected to the anterior branches of the vitelline reservoir, and that the transverse vitelline ducts connect to the Y-shaped vitelline reservoir. The posterior region of the reservoir joins to the oviduct. The transverse ducts are dorsal and were obscured in our specimens.

Neonchocotyle violantei n. sp. is the third helminth reported from *Pseudobatos lentiginosus* in the Gulf of Mexico. Rodríguez-Ibarra et al. (2011) reported Paramonilicaecum-type metacercariae (Digenea) from Laguna de Tampamacho on the northern Gulf coast of Veracruz, Mexico, and Vardo-Zalik & Campbell (2011) described *Acanthobothrium lentiginosum* Vardo-Zalik & Campbell, 2011 from the south Texas coast, Gulf of Mexico. The present report is from the opposite (eastern) side of the Gulf of Mexico, suggesting that much remains to be learned about the helminths of *P. lentiginosus*.

Key to the genera of Hexabothriidae Price, 1942

All currently publish keys to the Hexabothriidae are incomplete because they do not include all currently known taxa for many reasons. Of the must often uses keys, that of Yamaguti (1963) is outdated because it does not include the taxa described since that time and his systematic arrangement differs from current hypotheses. The more recent key of Bullard & Dippenaar (2003) is consistent with current hypotheses but lack taxa because there was insufficient morphological information or because they were described more recently. The key of Yamaguti (1963) lacks eight more recently described genera and the other two keys lacked two genera, one for lack of information and one because it was described more recently than those publications (BOEGER & KRITSKY, 1989; BULLARD & DIPPENAAR, 2003). Two genera that often are excluded from studies, *Pseudohexabothrium* Brinkmann, 1952 and *Pristonchocotyle*, are included in our key. The key presented herein is not base on a phylogenetic hypothesis for the family, but it includes all genera known to date.

Pristonchocotyle was excluded in the systematic treatments of Boeger & Kritsky (1989) and Bullard & Dippenaar (2003), perhaps because the description of its type species *P. intermedia* Watson & Thorson, 1976 was incomplete. For example, in the figures of that paper (WATSON & THORSON, 1976) it is not clear whether the haptor is symmetrical or asymmetrical and we were not able to study the slides and review this character. Watson & Thorson (1976, p. 633) mention that the, “Anterior hook measures 154 to 224 (189) long by 29 to 46 (39) wide, remaining hooks appear in a row [...]”, but the drawing of the holotype shows only three sucker-sclerite complexes and they are not labeled, so the normal position of each cannot be determined. The haptoral appendix is shown on the upper margin of the drawing of the haptor (WATSON & THORSON, 1976; their figure 17) although it was not specified in the description. It is not clear in their drawings whether it arises laterally or dorsolateral. Ogawa’s (1991) description of *Pristonchocotyle papuensis* Ogawa, 1991 reported that the haptoral appendix originates dorsally and clearly depicted the arrangement of the haptoral sucker-sclerite complexes. This and other information in the description allowed the genus to be included in the key. The only other genus having vaginae that join medially (X-shaped) is *Rhinobatonchocotyle* but it differs from *Pristonchocotyle* by lacking a seminal receptacle.

Key

- 1a. Haptor symmetrical. **2**
 b. Haptor asymmetrical. **10**
 2a. Male copulatory organ armed with spines. **3**
 b. Male copulatory organ unarmed. **4**
 3a. Haptor symmetrical, with sucker-sclerite complexes arranged in a lineal pattern. *Hexabothrium Nordmann, 1840*
 b. Haptor symmetrical, with sucker-sclerite complexes arranged in a triangular pattern. *Dasyonchocotyle Hargis, 1955*
 4a. Egg with two polar filaments. **5**
 b. Egg with one polar filament. *Pseudohexabothrium Brinkmann, 1952*
 5a. Vaginae not differentiated into two types of tissue. **6**
 b. Vaginae differentiated into two types of tissue. **7**
 6a. Male copulatory organ with elongate distal portion well demarcated from proximal portion. *Protocotyle Euzet & Maillard, 1974*
 b. Male copulatory organ not demarcated into distinct proximal and distal portions. *Rajonchocotyle Cerfontaine, 1899*
 7a. Distal portion of male copulatory organ ovate. *Erpocotyle van Beneden & Hesse, 1863*
 b. Distal portion of male copulatory organ elongate. **8**
 8a. Dilated vasa efferentia with glandular wall absent. *Squalonchocotyle Cerfontaine, 1899*
 b. Dilated vasa efferentia with glandular wall present. **9**
 9a. Vasa efferentia dilated distally and narrow for rest of length. *Branchotenthes Bullard & Dippenaar, 2003*
 b. Vasa efferentia narrow for entire length (not dilated distally). *Mobulicola Patella & Bullard, 2013*
 10a. Haptoral appendix originating from margin of haptor. **11**
 b. Haptoral appendix originating from dorsal surface of haptor. **14**
 11a. Haptoral appendix without hamuli *Paraheteronchocotyle Mayes, Brooks, & Thorson, 1981*
 b. Haptoral appendix armed with hamuli. **12**
 12a. Vaginae run parallel until joining vitelline commissure. *Heteronchocotyle Brooks, 1934*
 b. Vaginae fuse at midline of body but separate before joining vitelline commissure (form X-shaped structure) (BOEGER & KRITSKY, 1989; their figure 18). **13**
 13a. Seminal receptacle absent. *Rhinobatonchocotyle Doran, 1953*
 b. Seminal receptacle present. *Pristonchocotyle Watson & Thorson, 1976*
 14a. Distal portion of cirrus ovate. *Callorhynchocotyle Suriano & Incorvaia, 1982*
 b. Distal portion of cirrus elongate. **15**
 15a. Haptoral appendix originates between sucker-sclerite complexes 1' and 2.' *Epicotyle Euzet & Maillard, 1974*
 b. Haptoral appendix originates between sucker-sclerite complexes 1 and 2. *Neonchocotyle Ktari & Maillard, 1972. 16*

Acknowledgements

We acknowledge Luis García-Prieto and Scott L. Gardner (CNHE and HWML, respectively) for the loan of specimens and providing literature. We also thank Kazuo Ogawa, Director of the Meguro Parasitological Museum, Meguro, Tokyo, for providing a copy of the description of *Pristonchocotyle papuensis* for the library of the HWML, which then forwarded a copy to us.

References

- Boeger WA, Kritsky DC. Phylogeny and a revised classification of the Monogonoidea Bychowsky 1937, (Platyhelminthes). *Syst Parasitol* 1993; 26(1): 1-32. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00009644>.
- Boeger WA, Kritsky DC. Phylogeny, coevolution, and revision of the Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea). *Int J Parasitol* 1989; 19(4): 425-440. [http://dx.doi.org/10.1016/0020-7519\(89\)90099-4](http://dx.doi.org/10.1016/0020-7519(89)90099-4).
- Bullard SA, Dippenaar SM. *Branchotenthes robinoverstreeti* n. gen. and n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gill filaments of the bowmouth guitarfish, *Rhina ancylostoma* (Rhynchobatidae), in the Indian Ocean. *J Parasitol* 2003; 89(3): 595-601. PMID:12880262. [http://dx.doi.org/10.1645/0022-3395\(2003\)089\[0595:BRNGAN\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1645/0022-3395(2003)089[0595:BRNGAN]2.0.CO;2).
- Bychowsky BE, editor. *Monogenetic trematodes: their systematics and phylogeny*. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo Akademiyi Nauk SSSR; 1957. Translation.
- Chisholm LA, Wheeler TA, Beverley-Burton M. A phylogenetic analysis and revised classification of the Monocotylidae Taschenberg, 1879 (Monogenea). *Syst Parasitol* 1995; 32(3): 159-191. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00008827>.
- Ciudad de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales – SEMARNAT. *Programa de manejo: Reserva de la Biosfera Ria Celestun* [online]. Ciudad de México: SEMARNAT; 2000 [cited 2004 Jan 19]. Available from: http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR_RAMRSAR/Yucatan/RB_Ria_Celestun/Reserva%20de%20la%20Biosfera%20R%20C3%ADa%20Celestun.pdf
- Clopton RE. Standard nomenclature and metrics of plane shapes for use in gregarine taxonomy. *Comp Parasitol* 2004; 71(2): 130-140. <http://dx.doi.org/10.1654/4151>.
- Euzet L, Maillard C. Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942: historique, systématique, phylogénèse. *Bull Mus Natl Hist Nat* 1974; 206: 113-141.
- Glennon V, Chisholm LA, Whittington ID. *Branchotenthes octohamatus* sp. n. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gills of the southern fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Rhinochordata) in South Australia: description of adult and larva. *Folia Parasitol* 2005; 52(3): 223-230. PMID:16270803. <http://dx.doi.org/10.14411/fp.2005.030>.
- Kheddam H, Justine JL, Tazerouti F. Hexabothriid monogeneans from the gills of deep-sea shark off Algeria, with the description of *Squalonchocotyle euzeti* n. sp. (Hexabothriidae) from the kitefin shark *Dalatias licha* (Euselachii, Dalatiidae). *Helminthologia* 2016; 53(4): 354-362. <http://dx.doi.org/10.1515/helmin-2016-0034>.
- Ktari MH, Maillard C. *Neonchocotyle pastinacae* n.g.- n.sp. (Monogenea-Hexabothriidae) parasite de *Dasyatis pastinaca* dans le golfe de Tunis: description de l'adulte et de la larve. *Ann Parasitol Hum Comp* 1972; 47(2): 181-191. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/1972472181>.

- Ogawa K. Ectoparasites of sawfish, *Pristis microdon*, caught in freshwaters of Australia and Papua New Guinea. In: Shimizu M, Taniuchi T, editors. *Studies on Elasmobranchs Collected from Seven River Systems in Northern Australia and Papua New Guinea*. Tokyo: University of Tokyo; 1991. p. 91-102. (Nature Culture; vol. 3).
- Patella R, Bullard SA. Hexabothriids of devil rays (Mobulidae): new genus and species from gills of *Mobula hypostoma* in the Northern Gulf of Mexico and redescription of a congener from *Mobula rochebrunei* in the Eastern Atlantic Ocean. *J Parasitol* 2013; 99(5): 856-867. PMID:23641805. <http://dx.doi.org/10.1645/12-153.1>.
- Price EW. North American monogenetic trematodes. V. The family Hexabothriidae, n. n. (Polystomatoidea). *Proc Helminthol Soc Wash* 1942; 9(2): 39-56.
- Pulido-Flores G, Monks S. Monogenean parasites of some elasmobranchs (Chondrichthyes) from the Yucatán Peninsula, México. *Comp Parasitol* 2005; 72(1): 69-74. <http://dx.doi.org/10.1654/4049>.
- Rodríguez-Ibarra AE, Monks S, Pulido-Flores G. Metacercarias del tipo Paramonilicaecum (Digenea: Didymozoidae), parásitos accidentales de elasmobranchios (Elasmobranchii) del golfo de México e identificación de metacercarias (Didymozoidae) de la Colección Nacional de Helminthos. *Rev Mex Biodivers* 2011; 82(2): 705-708.
- Suriano DM, Incorvaia IS. Sistemática y biología de *Callorhynchocotyle marplatensis* gen. et sp. n. (Monogenea: Polyopisthocotylea) parásita de las branquias de *Caliorhynchus cailorhynchus* (Linné, 1758) Garman, 1904 (Pisces, Holocephali) de la región costera de Mar del Plata. *Comun. Mus. Argent. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia"* 1982; 2: 19-32.
- The Official Registry of Zoological Nomenclature International – ZOOBANK. *Neonchocotyle violantei Quiterio-Rendon Guadalupe, Monks Scott & Pulido-Flores Griselda, 2018* [online]. Commission on Zoological Nomenclature; 2017 [cited 2017 Sept 14]. Available from: <http://zoobank.org/E4CE2F06-00FD-4EA8-9DDA-9D15293B982A>
- Vardo-Zalik AM, Campbell RA. Five new species of *Acanthobothrium* van Beneden, 1849 (Cestoda: Tetrathyllidea) in elasmobranchs from the northwest Atlantic and Gulf of Mexico with the first records from smooth-hound sharks and guitarfish. *Zootaxa* 2011; 2838: 41-64.
- Vaughan D, Christison K. Towards addressing the current state of confusion within the Hexabothriidae Price, 1942 (1908): *Callorhynchocotyle* Suriano & Incorvaia, 1982 (Monogenea: Hexabothriidae) re-visited, with the preliminary evaluation of novel parameters for measuring haptor armature of hexabothriids. *Zootaxa* 2012; 3229: 1-34.
- Watson DE, Thorson TB. Helminths from elasmobranchs in central American fresh waters. In: Thorson TB, editor. *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. Lincoln: School of Life Sciences, University of Nebraska-Lincoln; 1976. p. 629-640.
- Whittington ID. The Capsalidae (Monogenea: Monopisthocotylea): a review of diversity, classification and phylogeny with a note about species complexes. *Folia Parasitol* 2004; 51(2-3): 109-122. PMID:15357390. <http://dx.doi.org/10.14411/fp.2004.016>.
- Yamaguti S. *Systema Helminthum: Monogenea and Aspidocotylea*. New York: Wiley Interscience Publications; 1963.

Capítulo III: Análisis de componentes principales de la familia Hexabothriidae

Resumen

El Análisis de Componentes Principales constituye una herramienta estadística no paramétrica que ha sido poco utilizada en estructuras morfológicas esclerosadas del haptor de Monogenea. En esta investigación se reevaluaron las medidas de 27 especies de monogéneos, de 13 géneros de la familia Hexabothriidae parásitos de elasmobranquios. Con el objetivo de analizar el protocolo de medidas propuesto por Vaughan y Christison (2012), para unificar el tipo de medidas en los miembros de la familia Hexabothriidae. Para ello se generó una base de datos morfológicos de 27 unidades taxonómicas operativas, con 72 caracteres, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) el cual explicó el 86.15 % de la variación acumulada en los tres componentes. El componente principal 1 (CP1) explicó el 79,68%; el CP2 con el 6.47%; y el CP3 fue de 2.66 %.

Algo importante de destacar, es que una de las especies del género *Mobulicola* analizadas se incluye en el grupo de los demás miembros de la familia Hexabothriidae. Las variables que aportaron información para diferenciar a la *Mobulicola dibium* fueron la apertura de ángulo de la esclerita 2 (f-j), total del diámetro 2 prima (c-d), largo total 2 prima (a-b) en el Componente 1.

Palabras clave: Monogenea, Hexabothriidae, morfometría, análisis de componentes principales.

Introducción

La clase Monogenea es una de las clases más grandes del phylum Platyhelminthes, principalmente son ectoparásitos de peces y anfibios, presentan una estructura corporal suave y flexible, con estructuras de adhesión en las regiones anterior y posterior del cuerpo. En la región anterior presentan el prohaptor, y en la posterior el haptor. Estas estructuras son utilizadas para el asentamiento, la alimentación, locomoción y transferencia de un hospedero a hospedero (Bychowsky, 1957; Yamaguti, 1963; Boeger y Kritsky, 1989; Wong y Gorb, 2013). A menudo algunas de las estructuras; como el

órgano copulador y escleritas en el haptor, son de importancia taxonómica y son utilizadas para distinguir las especies.

Por lo tanto, la evolución morfológica de los órganos de fijación es de amplio interés en un contexto evolutivo, ya que puede influir en la especificidad y la especialización (Vignon y Sasal, 2010). Su forma y la variación se correlaciona fuertemente con la filogenia, lo que subraya su valor en la sistemática, y en los estudios de biología evolutiva de los monogéneos (Khang et al., 2016; Mendoza-Garfias y Pérez-Ponce de León, 1998). Sin embargo, esta información es importante no solo para una mejor comprensión de la biología de los monogéneos (Wong y Gorb, 2013). También para el desarrollo de nuevos métodos para la discriminación entre especies, aunque aún falta un consenso sobre cómo se debe realizar esto, la falta de consenso refleja la confusión en la literatura (Beverley-Burton y Chisholm, 1990).

Por lo anterior Vaughan y Christison (2012) propusieron un protocolo de medidas para los ganchos y escleritas del haptor de 5 especies de Hexabothriidae, con el objetivo de unificar el tipo de medidas en los géneros *Callorhynchocotyle* y *Rajonchocotyle*. Para ello realizaron un análisis de componentes principales con las especies: *Callorhynchocotyle amato*i, *C sagamiensis*, *C. marplatensis*, *C. callorhynchi* y *Rajonchocotyle* sp.; obteniendo como resultado la agrupación de las cuatro especies de *Callorhynchocotyle* analizadas, lo que sugiere que las especies analizadas son muy similares entre sí.

Objetivo general

Reanalizar el protocolo de medidas propuesto por Vaughan y Christison (2012) para unificar el tipo de medidas de los ganchos y escleritas en los miembros de la familia Hexabothriidae.

Material y Métodos

Revisión de material de colección

Para el presente trabajo analizó ejemplares de la Colección de Harold W. Manter laboratory, de la Universidad de Nebraska: *Callorhynchocotyle marplatensis* Suriano y Incorvaia, 1982 (HWML-20705); *Dasyonchocotyle* sp. (HWML-17206); *Erpocotyle*

microstoma (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963 (HWML-1437); *Erpocotyle tiburonis* (Brooks, 1934) (HWML-1366); *Heteronchocotyle leucas* Hargis, 1955 (HWML-1443); *Hexabothrium canicula* (Cerfontaine, 1899) (HWML-1408); *Paraheteronchocotyle amazonensis* Mayes, Brooks & Thorson 1981 (HWML-21391); *Rajonchocotyle wehri* Price, 1942 (HWML-1447); *Rhinobatochoncotyle ciclovaginatus* Doran, 1953 (HWML-31195-96); *Squalonchocotyle tiburonis* (= *Erpocotyle tuburonis* [Brooks, 1934] Yamaguti, 1963) (HWML-1366); *Neonchocotyle violantei* Quiterio-Rendon, Monks & Pulido-Flores, 2018 (HWML-139359); *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger y Kritsky, 1989 (HWML-75115), de la Colección Nacional de Helminths, de la Universidad Nacional Autónoma de México; *Squalonchocotyle microstoma* Brooks, 1934 (= *Erpocotyle microstoma* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963 (CNHE-318); *Dasyonchocotyle dasyatis* (CNHE-9361); *Neonchocotyle violantei* (CNHE-10552; CNHE-10553), y de la Colección de Helminths de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo *Dasyonchocotyle dasyatis*, *Neonchocotyle violantei* (CHE-UAEH).

Así mismo, se realizaron dibujos a escala de las escleritas de cada uno de los ejemplares analizados, los dibujos se hicieron con ayuda del microscopio óptico equipado con cámara clara, Marca Leica DM LB2. Se tomó la escala del microscopio expresadas en milimicras, para posteriormente medirlas e incluirlas en la base de datos para el Análisis de Componentes Principales.

En el caso de no contar con los ejemplares disponibles en Colecciones, la base de datos se completó con el análisis de las descripciones y redesccripciones de monogéneos publicadas en la literatura, como fue el caso de: *Pristionchocotyle intermedia* Watson & Thorson, 1976; *Pristionchocotyle papuensis* Ogawa, 1991; *Protocotyle euzetmaillardi* Justine, 2011; *Protocotyle taschenbergi* Maillard & Oliver, 1966 (tomado de Justine, 2011); *Branchotenthes robinoverstreeti* Bullard & Dippenaar, 2003; *Mobulicola enantiomorphica* Patella & Bullard, 2013; *Mobulicola dubium* (Euzet & Maillard, 1967) Patella y Bullard, 2013.

Variables analizadas

Para el presente trabajo, sólo se consideró los caracteres de los complejos de cada esclerita del haptor (tres pares), no se consideraron las medidas de los hamuli porque algunos ejemplares no los presentan, y/o en la literatura no fueron incluidas las medidas correspondientes. De cada esclerita se tomaron 12 medidas, en total se evaluaron 72 caracteres. A continuación se describe la forma en que se obtuvieron las 12 medidas de las 6 escleritas de las especies analizadas (Ver Figura 1).

La orientación de las escleritas se realizó con ayuda de un cuadrante definido por los puntos más largos y más anchos de cada esclerita, incluyendo el gancho y el mango de la misma sobre la base horizontal del rectángulo.

1. Esclerita 1 largo de la circunferencia (Fig. 1A): la distancia de la circunferencia externa entre la punta del gancho y el extremo del mango de la esclerita (Cir).
2. Longitud total de la esclerita (Fig. 1A): la distancia más lejana entre los extremos de la esclerita, medida paralela a los horizontes del rectángulo (a-b).
3. Diámetro total (Fig. 1A): la distancia entre los extremos de la esclerita de la ventosa, medida en paralelo con la vertical paredes de la cuadrícula rectangular (c-d).
4. Ancho de la esclerita (Fig. 1B): se trazó una línea horizontal (gui), paralela a los horizontes del rectángulo, que alcanzaron el punto de la curvatura más interior del mango de la esclerita (e-f).
5. Interior del diámetro (Fig. 1B): la distancia perpendicular tomada desde el punto de la curvatura más interna del mango y la base horizontal de la cuadrícula rectangular. Una línea de guía horizontal paralela al horizonte de la cuadrícula rectangular es utilizada para determinar con precisión el punto de intersección (gui).
6. La distancia máxima entre este punto y el punto opuesto (Fig.1B): definido por el horizonte del rectángulo que cumplía con la curvatura más externa del mango de esclerita (f-g).
7. Longitud del mango (Fig. 1C): la distancia en línea recta entre los extremos del mango, definida por el rectángulo. Obsérvese que en algunas escleritas los puntos de esta distancia se encuentran con las paredes verticales del rectángulo, y en otros sólo un punto se encuentra con una de las paredes verticales (h-i).

8. Apertura del ángulo de la esclerita (Fig. 1D): el ángulo definido por el punto de la mayoría de la curvatura del mango interno, la punta del gancho y la base del mango (x). También se toman las medidas desde el vértice (f) por las rayas que finalizan hasta la punta de la esclerita (f-j) y desde el vértice hasta la parte final de la esclerita (f-k).
9. Longitud de la curva del lado del gancho (Fig. 1E): la distancia perpendicular máxima entre las rayas definida por el ángulo de apertura y la curva más interna opuesta formada por el mango esclerita (l-m).
10. Longitud de la curva del lado del mango (Fig. 1E): la distancia perpendicular máxima entre las rayas definida por el ángulo de apertura y la curva más interna opuesta formada por el mango esclerita (n-o).
11. Apertura (Fig. 1F): la distancia horizontal medida entre la punta del gancho de la esclerita y el mango de la esclerita base (j-k).

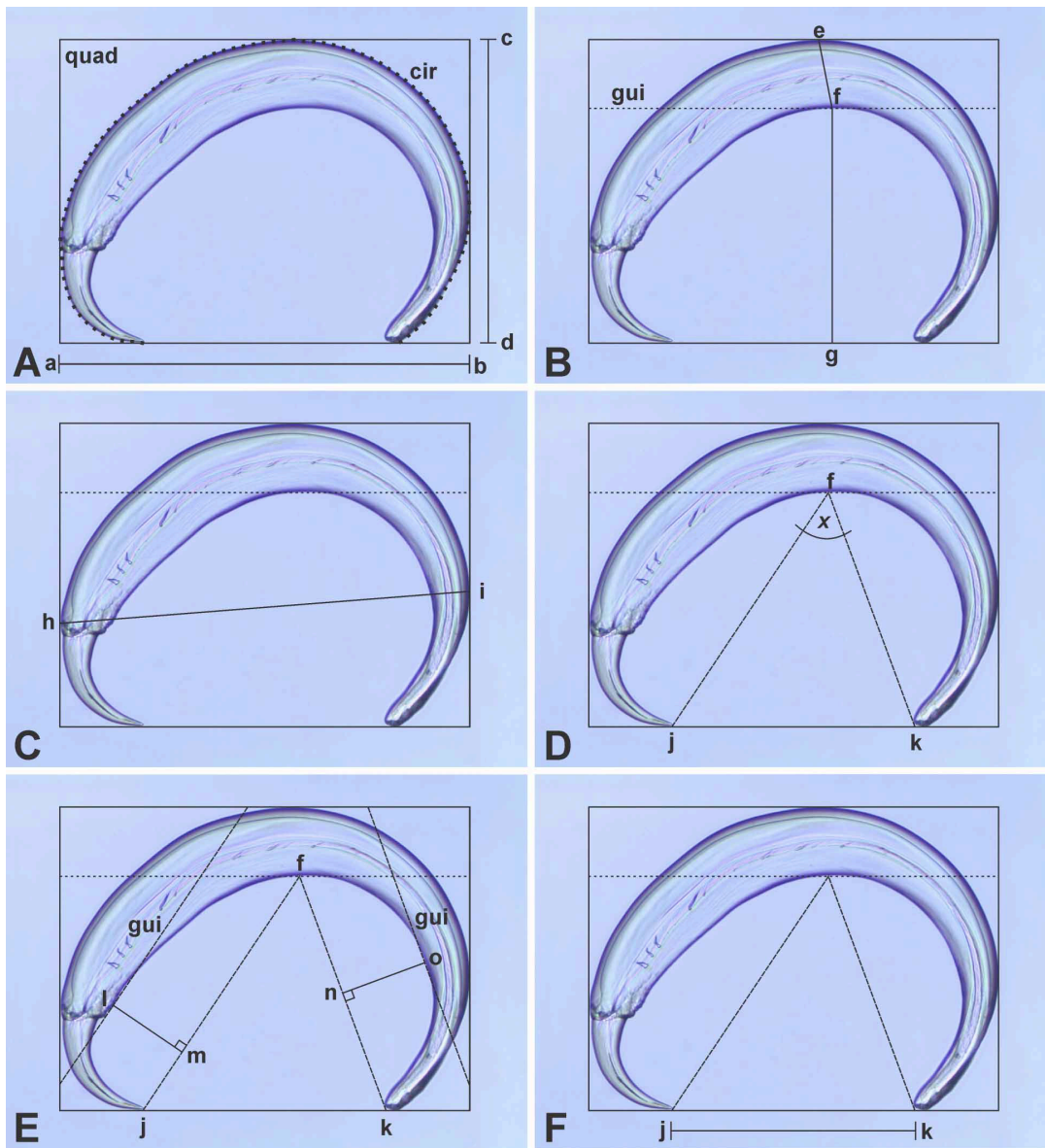


Figura 1. Tomado de Vaughan y Kristison (2012). Medidas morfológicas de las escleritas de Hexabothriidae. A. Rectangular (quad); circunferencia de largo (cir); Largo total; línea a-b diámetro total; línea c-d. B. Eje del ancho; línea e-f, interior de diámetro; total largo; línea a-b, total del diámetro; línea f-g. C. Eje de largo; línea h-i. D. Apertura del Ángulo (x) vértice (f) por rayas f-j; f-k. E. Gancho-lado largo de la curva; línea l-m; lado largo de la curva; línea n-o. F. Apertura; line j-k. Otras abreviaciones: gui, línea guía.

Análisis estadísticos de los datos

Uno de los estudios más utilizados en los trabajos de variabilidad morfológica de los organismos es el análisis de componentes principales (ACP) (Johnson, 1998). Este es un análisis multivariable que se utiliza para reducir información, contenida en una serie de variables originales, en otra serie más pequeña de variables sintéticas (componentes) con una mínima pérdida de información (Hair et al., 2001; (Alemán-Muñoz, 2011; Alemán-Muñoz et al., 2013). Los componentes principales son tantos como variables originales existan y acumulan una parte de la varianza total de la muestra analizada. Entre mayor sea su valor propio más varianza total explica, siendo denotado como primer componente aquel componente con mayor varianza, seguido del componente con la subsecuente varianza como segundo componente, y así de forma continua (Johnson, 1998). A partir de los CP se puede realizar proyecciones de las unidades taxonómicas (OTUS), lo que permite representar cada una de éstas en un espacio bi o tridimensional, explicando su distribución con mínima pérdida de información (Alemán-Muñoz, 2011; Alemán-Muñoz et al., 2013).

En este estudio se reanalizó el conjunto de mediciones utilizadas en el análisis morfométrico y se resalta las restricciones del método convencional. Para hacer esto, se utilizó los análisis de componentes principales con el programa NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System versión 2.02i, con los siguientes pasos: 1) estandarización de la BDM, por caracteres con la opción YBAR; 2) obtención de una matriz de correlación entre caracteres; 3) cálculo de eigenvectores y eigenvalores; y 4) proyección de las OTUS en el espacio delimitados por los factores o componentes.

Resultados

Análisis de Componentes

A partir de la matriz de datos de las 72 variables del conjunto de medidas de las escleritas del haptor, de 27 especies de Hexabothriidae el análisis se utilizó el análisis componentes principales para determinar si hubo diferencias significativas entre especies en todas las variables de carácter en su forma cruda e identificar cualquier variable específica con el potencial para discriminar o diferenciar entre todas las especies analizadas para ello se

utilizaron datos sin procesar para el análisis (Anexo 1).

El análisis de componentes principales aplicado para la base de datos completa arrojó el 86.15% de la variación acumulada en los tres primeros componentes; el CP1 explicó un 79.68%, el CP2 6.47% y el CP3 2.66% (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de variación acumulada en los tres primeros componentes (CP) con valores significativos para la separación de especies

	Eigenvalores	Porcentaje	Acumulado
PC1	57.37	79.68	79.68
PC2	4.66	6.47	86.15
PC3	1.91	2.66	88.82

Para la interpretación de los resultados se seleccionaron dos componentes principales debido a que en conjunto sintetizaron el 86.15% de la variación de los datos. Por separado, el componente 1 explicó el 79,69% y el componente 2 el 6,47 %. Se puede observar que el tercer componente muestra una correlación con los caracteres inferior a la existente con los dos primeros, donde se encuentran mayor representados. Por lo que la representación gráfica de las poblaciones sólo se realizó sobre estos dos primeros componentes.

Las variables con mayor correlaciones para el Componente 1 fueron: la apertura de ángulo de la esclerita 2 (f-j); total del diámetro 2 prima (c-d); largo total 2 prima (a-b); por ello la mayoría de las interpretaciones se realizaron en relación a éste. En el componente 2 las variables fueron: longitud de mango de la esclerita 3 prima (h-i); apertura del ángulo de la esclerita 2 prima (x); apertura del ángulo de la esclerita 1 prima (x) (Tabla 2).

Tabla 2. Correlación de las variables y los componentes principales de los valores significativos para cada taxa

	Variables	Componentes		
		1	2	3
1	Esclerita 1 largo de la circunferencia	0.9937	0.0061	0.0160
2	Esclerita 1 largo total a-b	0.9903	0.0379	0.0028
3	Esclerita 1 diámetro total c-d	0.9814	0.0079	0.0197
4	Esclerita 1 ancho del mango e-f	0.9837	0.0028	0.0962
5	Esclerita 1 longitud del mango h-i	0.9908	0.0515	0.0090
6	Esclerita 1 diámetro interno f-g	0.9892	0.0241	0.0394
7	Esclerita 1 apertura del ángulo j-k	0.9894	0.0980	0.0095
8	Esclerita 1 apertura del ángulo x	0.9878	0.0090	0.0230
9	Esclerita 1 apertura del ángulo f-j	0.9908	0.0013	0.0338
10	Esclerita 1 apertura del ángulo f-k	0.9878	0.0090	0.0230
11	Esclerita 1 longitud de la curvatura del ga	0.9595	0.1019	0.0111
12	Esclerita 1 longitud de la curvatura del ma	0.9328	0.0069	0.0642
13	Esclerita 2 largo de la circunferencia	0.9658	0.0232	0.1512
14	Esclerita 2 largo total a-b	0.9890	0.0276	0.0119
15	Esclerita 2 diámetro total c-d	0.9920	0.0376	0.0387
16	Esclerita 2 ancho del mango e-f	0.9468	0.0105	0.0784
17	Esclerita 2 longitud del mango h-i	0.9890	0.0386	0.0143
18	Esclerita 2 diámetro interno f-g	0.9918	0.0390	0.0211
19	Esclerita 2 apertura del ángulo x	0.0977	0.7968	0.1484
20	Esclerita 2 apertura del ángulo f-j	0.9911	0.0483	0.0649
21	Esclerita 2 apertura del ángulo f-k	0.9867	0.0163	0.0016
22	Esclerita 2 apertura del ángulo j-k	0.9783	0.0971	0.0011
23	Esclerita 2 longitud de la curvatura del ga	0.0026	0.0642	0.0438
24	Esclerita 2 longitud de la curvatura del ma	0.9537	0.1228	0.0517
25	Esclerita 3 largo de la circunferencia	0.9922	0.0250	0.0019
26	Esclerita 3 largo total a-b	0.0123	0.5206	0.7371
27	Esclerita 3 diámetro total c-d	0.9840	0.0476	0.0294
28	Esclerita 3 ancho del mango e-f	0.9443	0.0102	0.0052
29	Esclerita 3 longitud del mango h-i	0.9890	0.0273	0.0217
30	Esclerita 3 diámetro interno f-g	0.9853	0.0625	0.0347
31	Esclerita 3 apertura del ángulo x	0.0851	0.7700	0.2295
32	Esclerita 3 apertura del ángulo f-j	0.9871	0.0262	0.0376
33	Esclerita 3 apertura del ángulo f-k	0.9828	0.0303	0.0074
34	Esclerita 3 apertura del ángulo j-k	0.9787	0.0871	0.0208
35	Esclerita 3 longitud de la curvatura del ga	0.3752	0.0968	0.5740
36	Esclerita 3 longitud de la curvatura del ma	0.8331	0.0018	0.2730
37	Esclerita 1 prima largo de la circunferencia	0.9745	0.0090	0.0761
38	Esclerita 1 prima largo total a-b	0.9744	0.0478	0.0318
39	Esclerita 1 prima diámetro total c-d	0.9907	0.0121	0.0494
40	Esclerita 1 prima ancho del mango e-f	0.9501	0.0049	0.1262
41	Esclerita 1 prima longitud del mango h-i	0.9862	0.0516	0.0025
42	Esclerita 1 prima diámetro interno f-g	0.9685	0.0252	0.0768
43	Esclerita 1 prima apertura del ángulo j-k	0.9820	0.1330	0.0014
44	Esclerita 1 prima apertura del ángulo x	0.1640	0.8289	0.0665
45	Esclerita 1 prima apertura del ángulo f-j	0.9932	0.0146	0.0224
46	Esclerita 1 prima apertura del ángulo f-k	0.9902	0.0232	0.0348
47	Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	0.9089	0.1290	0.0146
48	Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	0.2254	0.0660	0.2301
49	Esclerita 2 prima largo de la circunferencia	0.9074	0.1520	0.0672
50	Esclerita 2 prima largo total a-b	0.9940	0.0707	0.0232
51	Esclerita 2 prima diámetro total c-d	0.9944	0.0050	0.0192
52	Esclerita 2 prima ancho del mango e-f	0.9565	0.0481	0.0720
53	Esclerita 2 prima longitud del mango h-i	0.9889	0.0815	0.0230
54	Esclerita 2 prima diámetro interno f-g	0.9903	0.0016	0.0017
55	Esclerita 2 prima apertura del ángulo x	0.0474	0.8347	0.1439
56	Esclerita 2 prima apertura del ángulo f-j	0.9974	0.0231	0.0179
57	Esclerita 2 prima apertura del ángulo f-k	0.9933	0.0320	0.0039
58	Esclerita 2 prima apertura del ángulo j-k	0.9819	0.1336	0.0013
59	Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	0.9540	0.0622	0.0132
60	Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	0.9528	0.0537	0.0419
61	Esclerita 3 prima largo de la circunferencia	0.9939	0.0171	0.1630
62	Esclerita 3 prima largo total a-b	0.0164	0.5248	0.7340
63	Esclerita 3 prima diámetro total c-d	0.9827	0.0171	0.0163
64	Esclerita 3 prima ancho del mango e-f	0.9561	0.0218	0.0272
65	Esclerita 3 prima longitud del mango h-i	0.9892	0.0682	0.0497
66	Esclerita 3 prima diámetro interno f-g	0.9889	0.0177	0.0162
67	Esclerita 3 prima apertura del ángulo x	0.0119	0.8696	0.1959
68	Esclerita 3 prima apertura del ángulo f-j	0.9993	0.0205	0.1439
69	Esclerita 3 prima apertura del ángulo f-k	0.9835	0.0284	0.0088
70	Esclerita 3 prima apertura del ángulo j-k	0.4126	0.2440	0.0866
71	Esclerita 3 prima longitud de la curvatura	0.9475	0.1115	0.2280
72	Esclerita 3 prima longitud de la curvatura	0.9120	0.0253	0.1146

Las variables o valores marcados con símbolos correspondiente a cada género en la representación gráfica (Fig. 2) englobado en un polígono color rosa, agrupan a especies similares del mismo género, esto nos indica que hay una correlación, o similitud entre ellos. También se observa que las especies del género *Mobulicola*, no forman un grupo y se pueden diferenciar del resto de las especies por la apertura de ángulo de la esclerita 2 (f-j); total del diámetro 2 prima (c-d); largo total 2 prima (a-b) Componente 1.

Por su parte las especies del género *Erpocotyle* en los Componentes uno y dos, no forman un grupo, y se pueden diferenciar por los caracteres la apertura de ángulo de la esclerita 2 (f-j); total del diámetro 2 prima (c-d); largo total 2 prima (a-b) para el Componente 1. Los caracteres que los separan son: la longitud del mango de la esclerita 3 prima (h-i); apertura del ángulo esclerita 2 prima (x); apertura del ángulo esclerita 1 prima (x) para el Componente 2 (Figura 2).

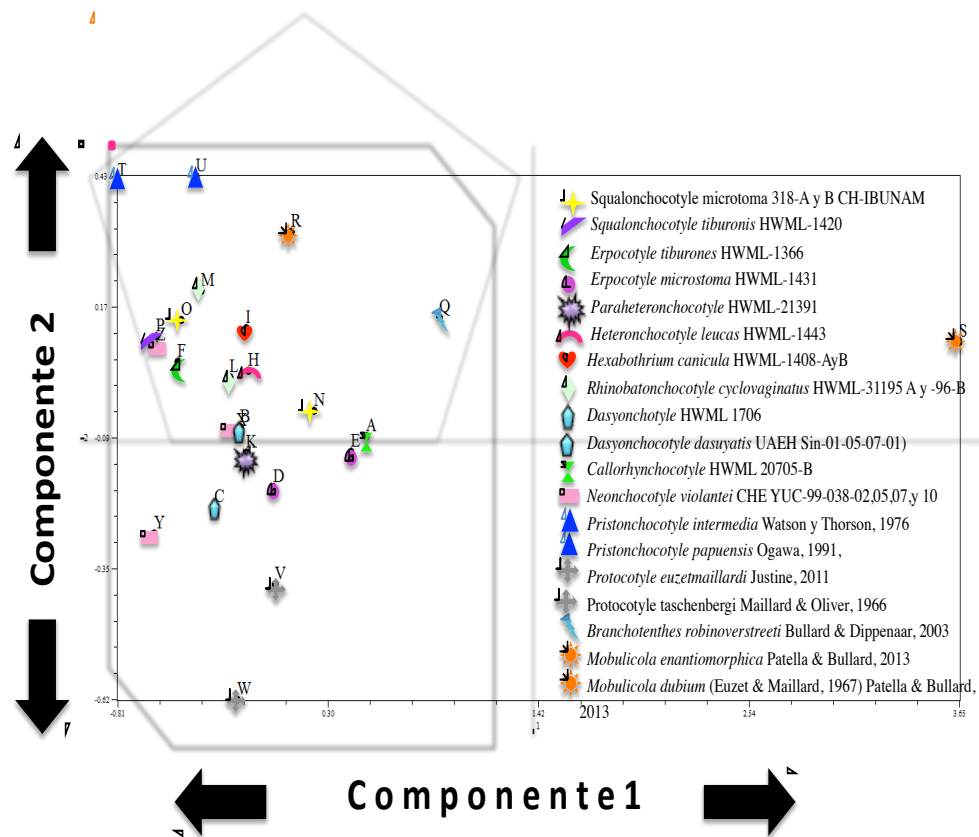


Figura 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) Variables de los caracteres de la especies de los complejos de ganchos del haptor en algunas especies de Hexabothriidae.

Discusión

Los monogéneos a diferencia de otros platelmintos poseen un órgano de adhesión posterior compuesto por ventosas, armado con estructuras esclerosadas, como escleritas, ganchos marginales, hamulis, microganchos, o una combinación de estas estructuras, que en conjunto se denominan haptor; y que son el resultado de una gran adaptación que permite a estos gusanos fijarse a su sitio específico en el hospedero (Bychowky, 1957; Yamaguti, 1963; Marcotegui, 2011; Vaughan y Christison, 2012).

La morfología general del haptor y las estructuras que lo componen, junto con la morfología del órgano copulador masculino, son las características más importantes en la taxonomía de Monogenea (Marcotegui, 2011). Por ejemplo Boeger y Kritsky (1989) consideraron caracteres morfológicos de las escleritas y/o hamuli para clasificar los géneros por tipo de haptor en Hexabothriidae.

Generalmente las investigaciones sobre Hexabothriidae han sido realizadas con caracteres morfológicos, destacan varios trabajos como Price (1942), Sproston (1946), Yamaguti (1963), Euzet y Maillard (1974), Boeger y Kritsky (1989) a pesar de que abordan las medidas de las escleritas, existen muchas inconsistencias proporcionadas por la literatura de las especies que conforman Hexabothriidae.

Por lo anterior, es de importancia la medidas de las estructuras en monogéneos y los análisis morfométricos, que ayuden a identificar la posibilidad de avanzar o, al menos, promover un debate abierto para mejorar la situación de Hexabothriidae con un modelo estándar (Vaughan y Christison, 2012).

Por ello, Vaughan y Christison (2012) proponen con base al protocolo de mediciones para la armadura de haptor, fue explorado y evaluado preliminarmente utilizando parámetros existentes y novedosos, calificados por los análisis estadísticos, así mismo realizaron un análisis de componentes principales con cinco especies de la familia Hexabothriidae, para ello analizaron ejemplares de *Callorhynchocotyle amatoï*,

C. sagamiensis, *C. marplatensis*, *C. callorhynchi* y *Rajonchocotyle* sp. Obteniendo como resultado la agrupación de las cuatro especies de *Callorhynchocotyle* analizadas, lo que sugiere que el género es un grupo monofilético.

Khang et al. (2016), realizaron un estudio de análisis morfométrico de los hamuli de 13 individuos de *Ligophorus* colectados de dos especies marinas de Mugilidae de la especie *Moolgarda buchanani* (Bleeker) y *Liza subviridis* (Valenciennes) en Malasia en el cual determinaron mediante el método morfo-geométrico los patrones de su forma, tamaño y variación, aunado a los métodos moleculares (28s rRNA) discriminaron especies con los métodos de análisis de componentes principales y análisis Cluster. En su estudio, determinaron diferencias significativas del tamaño y lo robusto de los hamuli en los monogéneos de las diferentes especies de hospederos, siendo los monogéneos de la especie *Moolgarda buchanani* más largos y robustos, en comparación con los de la especie *Liza subviridis* que fueron más pequeños y delgados.

En nuestro estudio, desafortunadamente los hamuli no pudieron ser evaluados, ni las puntas de los ganchos, debido a que el material analizado no está en las mejores condiciones, y no se pudieron observar con detalle. Sin embargo, si se realizó un análisis detallado de los 3 pares de escleritas en general.

En este estudio se analizó 13 géneros de Hexabothriidae, tomando en cuenta las mismas variables de medidas de la armadura del haptor, se realizó el análisis de componente principales, el cual se muestra en la Fig 2. La mayoría de los integrantes de Hexabothriidae se encuentran agrupados, de tal forma que el análisis sugiere que las especies son similares, y pueden estar relacionadas. Los caracteres de la apertura del ángulo de la esclerita 2 prima apertura del ángulo f-j; esclerita 2 prima diámetro total c-d; y esclerita 2 prima largo total a-b son los que permiten agrupar a las especies analizadas.

Sin embargo, la especie *Mobulicola dibium* no se incluye dentro del grupo de Hexabothriidae. Originalmente esta especie fue descrita como *Erpocotyle dibium* por Euzet y Maillard (1967), y posteriormente fue resdescrita por Patella y Bullard (2013) como *M. dibium*. El análisis de componentes principales sugiere que *Mobulicola dibium*

pertenece a otro género diferente de *Mobulicola*. Sin embargo, es necesario contar con mayor cantidad de ejemplares, particularmente formas adultas con el objetivo de poder analizar con detalle las estructuras del órgano copulador y la morfometría de las escleritas.

Con respecto a las especies del género *Erpocotyle* analizadas estas no forman un grupo. Los ejemplares de *Squalonchocotyle microstoma* CH-IBUNAM 318-B, son similares a los ejemplares de *Erpocotyle microstoma* HWML 1431-A y *Erpocotyle microstoma* HWML 1431-B. Lo que sugiere que *S. microstoma* CH-IBUNAM 318-B fueron mal identificados y corresponde a la especie de *Erpocotyle microstoma*.

Si bien para análisis estadísticos es importante el tamaño de muestra para obtener resultados significativos, en los análisis morfométricos es de importancia contar con tamaños de muestras grandes que incluyan ejemplares en diferentes etapas de desarrollo. Es de vital importancia contar con ejemplares adultos en los que se pueda observar con detalle las estructuras reproductoras, así como las estructuras del haptor.

Desafortunadamente con frecuencia no se cuenta con material suficiente que permita realizar mejores análisis para obtener una mayor resolución. Adicionalmente, es de importancia que las descripciones taxonómicas originales cuenten con la mayor cantidad de datos, y dibujos completos de los ejemplares para incluir esta información en análisis morfométricos.

CONCLUSIONES

Las variables con mayor correlación en los taxa fueron la apertura de ángulo de la esclerita 2 (f-j); total del diámetro 2 prima (c-d); largo total 2 prima (a-b).

Se sugiere que la especie *Mobulicola dibium* representa un nuevo género y/o especie, aún no descrita para la ciencia. Por lo que es recomendable contar con material fresco para su análisis más completo, que contenga mayor información con medidas morfológicas y numéricas.

Las especies del género *Erpocotyle* no forman un grupo, y los ejemplares de *Squalonchocotyle microstoma* CH-IBUNAM 318-B, son similares a los ejemplares de *Erpocotyle microstoma* HWML 1431-A y *Erpocotyle microstoma* HWML 1431-B. Lo que sugiere que *S. microstoma* CH-IBUNAM 318-B fueron mal identificados y corresponde a la especie de *Erpocotyle microstoma*.

Para una mejor resolución en análisis morfométrico se requiere de un mayor número de ejemplares en diferentes etapas de desarrollo que permitan observarse con detalle las estructuras morfológicas de los especímenes, particularmente de ejemplares adultos.

La construcción de una base de datos con un mayor número de ejemplares, que contenga representantes de todos los géneros, así como material más reciente y de mejor calidad en tinciones, permitirá realizar mejores análisis para resolver parte de la problemática de la clasificación de Hexabothriidae.

La propuesta de Vaughan y Christison (2012) resulta de importancia para estudios en taxonomía y sistemática, ya que es un modelo estándar de medidas para los ganchos de monogéneos. A pesar de esto, en nuestro análisis no se obtuvo mayor resolución por la falta de ejemplares, además de la calidad y condición de los mismos. Como consecuencia la cantidad de valores perdidos o indeterminados fue elevada.

Como parte de la propuesta de este proyecto se sugiere contar con tamaños de muestra grandes, y utilizar un mayor número de especies por cada género considerado, además de incluir medidas de los microganchos.

Literatura

Alemán-Muñoz, F. J. 2012. Análisis morfométrico de algunas especies de *Glypthelmins* (Stanfford, 1990) Stanfford, 1905 (Digenea: Macroderoididae) parásitos de anfibios. Tesis de Doctorado Universidad autónoma del estado de Hidalgo. 4 p.

- Alemán-Muñoz, F., Pulido-Flores, G., Monks, S., & Falcón-Ordaz, J. 2013. Análisis morfológico de *Glypthelmins quieta* (Stafford, 1900) Stafford, 1905 (Digenea: Macroderoididae) en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas*. Lincoln, Nebraska, Zea Books. II: 41-58
- Beverley-Burton, M. & Chisholm, L.A. 1990. *Callorhynchocotyle hydrolagi* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from *Hydrolagus ogilbyi* (Chimaeriformes: Chimaeridae) in the South Pacific. *Systematic Parasitology*, 16: 241–246.
- Boeger, W. A. & Kritsky, D. C. 1989. Phylogeny, coevolution, and revision of the Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea). *International Journal for Parasitology*, 19(4), 425-440.
- Brooks, G. L. 1934. Some new ectoparasitic trematodes (Onchocotylineae) from the gills of American sharks. *Parasitology* 26: 259-267.
- Bullard, S.A. & Dippenaar, S.M. 2003. *Branchotenthes robinoverstreeti* n. gen. and n. sp. (monogenea: Hexabothriidae) from gill filaments of the Bowmouth guitarfish, *Rhina ancylostoma* (Rhynchobatidae), in the Indian Ocean. *The Journal of Parasitology*, 89 (3): 595–601.
- Bychowsky, B. E. 1957. Monogenetic trematodes, their systematics and phylogeny. Washington, D. C., American Institute of Biological Sciences.
- Doran, D. J. 1953. New monogenetic trematodes from the Shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres). *Journal of Parasitology*, 39, 145–151. dx.doi.org/10.1515/helmin-2016-0034.
- Escorcía-Ignacio, R., Pulido-Flores, G. & Monks, S. 2015. Distribution extension of *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger y Kritsky, 1989 (Monogenea: Hexabothriidae) in *Dasyatis longa* (Garman, 1880) (Myliobatiformes: Dasyatidae) from Sinaloa, México, Check List (11) disponible en: [doi: http://dx.doi.org/10.15560/11.1.1528](http://dx.doi.org/10.15560/11.1.1528)
- Euzet, L. & Maillard, C. 1974. Les Monogenes Hexabothriidae Price, 1942. Historique, systematique, phylogenese, *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 206,113-141.

- Euzet, L., & Maillard, C. 1967. Parasites de Poissons de mer ouestafricains, récoltés par J. Cadenat. VI Monogénes de sélaciens. Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire 29 (Série A):1435–1493.
- Hair, J.F.J., R.E. Anderson, T. R.L. & Black.W.C. 2001. Análisis Multivariante 5ª ed. Madrid, España, Prentice Hall Iberia. 832 p.
- Hargis, W. J., Jr. 1955. Monogenetic trematodes of the Gulf of Mexico. Part VI. The superfamilies Polystomatoidea Price, 1936 and Diclidophoroidea Price 1936, Transactions of the American Microscopical Society 74(4): 361–376.
- Johnson, D. E. 1998. Métodos multivariados aplicados al análisis de los datos. México, Internacional Thomson. 557. P.
- Justine, J. L. 2011. *Protocotyle euzetmaillardi* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from the bigeye sixgill shark *Hexanchus nakamurai* Teng (Elasmobranchii, Hexanchidae) off New Caledonia. Syst. Parasitol., 78: 41 – 55. DOI: 10.1007/s11230-010-9275-6
- Khang, T. F., Soo, O. M., Tan, W. B., & Lim, L. H. S., 2016. Monogenean anchor morphometry: systematic value, phylogenetic signal, and evolution. PeerJ, 4, e1668.
- Maillard, C. & Oliver G. 1966. Monogenea, Hexabothriidae. Vie et Milieu 22: 1197-1233.
- Marcotegui, P. S. 2011. Estudios taxonómicos y ecológicos de monogenea y otros parásitos branquiales en peces de un ambiente estuarial (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo).
- Mayes M.A., Brooks D.R. & Thorson T.B. 1981. *Potamotrygonocotyle tsalickisi*, new genus and species (Monogenea: Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle amazonensis*, new genus and species (Monogenea: Hexabothriidae) from *Potamotrygon circularis* Garman (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in northwestern Brazil. Proceedings of Biological Society of Washington. 94:1205–1210.
- Mendoza-Garfias, M. B. & Pérez-Ponce de León, G. 1998. Relaciones filogenéticas entre las especies del género *Cynoscionicola* (Monogenea: Microcotylidae). Revista de biología tropical, 46(2), 355-368.
- Ogawa, K. 1991. Ectoparasites of sawfish, *Pristis microdon*, caught in freshwaters of Australia and Papua New Guinea. In: Shimizu, M. and Taniuchi, T. (eds.). Studies

- on Elasmobranchs Collected from Seven River Systems in Northern Australia and Papua New Guinea. University Museum, University of Tokyo. *Nature Culture*, 3: 91–102
- Patella, R. & Bullard, S.A. 2013. Hexabothriids of devil rays (Mobulidae): New genus and species from gill of *Mobula hypostoma* in the Gulf of Mexico and redescription of a congener from *Mobula rochebrunei* in the Eastern atlantic ocean. *Journal of Parasitology*, 99 (5): 856–867.
- Price, E.W. 1942. North American monogenetic trematodes V. The family Hexabothriidae, n. n. (Polystomatoidea). *Proceedings of the Helminth Society of Washington*, 9, 39–56.
- Quiterio-Rendon, G., Monks S. & Pulido-Flores, G. 2018. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) of Yucatán, Gulf of Mexico. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 27:33-41.
- Sproston, N. G. 1946. A synopsis of the monogenetic trematodes. *Transactions of the Zoological Society of London.*, 25(4), 185-600.
- Suriano, D. M. & Incorvaia, I.S. 1982. Sistemática y biología de *Callorhynchocotyle marplatensis* gen. et sp. nov. (Monogenea: Polyopisthocotylea) Parasita de las branquias de *Callorhynchus callorhynchus* (Linne, 1758) Garman, 1904 (Pisces: Holocephali) de la región costera de Mar del Plata. *Comunicaciones del Museu Argentino de ciencias naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales. Parasitologia*, 2, 19–32.
- Vaughan, D. & Christison, K. C 2012. Towards addressing the current state of confusion within the Hexabothriidae Price, 1942 (1908): *Callorhynchocotyle* Suriano y Incorvaia, 1982 (Monogenea: Hexabothriidae) re-visited, with the preliminary evaluation of novel parameters for measuring haptor armature of hexabothriids. *Zootaxa* 3229: 1–34.
- Vignon, M. & Sasal, P. 2010. The use of geometric morphometrics in understanding shape variability of sclerotized haptor structures of monogeneans (Platyhelminthes) with insights into biogeographic variability. *Parasitology International* 59:183-191.

- Watson, D. E. & Thorson. T. B. 1976. Helminths from elasmobranchs in central America fresh waters. Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes 52: 629–640.
- Wong, W.L. & Gorb, S.N. 2013. Attachment ability of a clamp-bearing fish parasite, *Diplozoon paradoxum* (Monogenea) on gills of the common bream *Abramis brama*. Journal of Experimental Biology 216:3008-3014.
- Yamaguti, S. 1968. Monogenetic trematodes of Hawaiian fishes. University of Hawaii, Honolulu, 287 p.
- Yamaguti, S. 1963. Systema Helminthum: Monogenea and Aspidocotylea IV. Interscience Publishers, 699 p.

Capítulo IV: Reevaluación de las relaciones filogenéticas de Hexabothriidae Price, 1942

Resumen

Se realizaron 4 análisis filogenéticos para 36 especies incluidas en 16 géneros de la familia Hexabothriidae. El Análisis 1 consistió en el re análisis de los datos de Boeger y Kritsky (1989) propuesto para Hexabothriidae considerándose los 42 caracteres; el Análisis 2 se consideraron 45 caracteres discretos y 36 taxa; para el Análisis 3, se consideraron 72 caracteres continuos y 36 taxa; y para el Análisis 4, se consideraron los caracteres continuos de los ganchos, con un total de 117 caracteres y 36 taxa. En el Análisis 4 se obtuvo mayor resolución para la reconstrucción filogenética de Hexabothriidae, en es análisis se obtuvieron ocho árboles igualmente parsimoniosos, y un árbol de consenso con la máxima parsimonia, con un índice de consistencia (IC) de 0.564 e Índice de retención (IR) de 0.732. Para obtener mayor resolución en los cladogramas, se recomienda incluir más de una especie para cada género con el objetivo de evaluar la monofilia de los géneros; así mismo, se recomienda dar un menor peso a los caracteres que son homoplesias con el fin de conocer si se obtiene un mayor resolución en los cladogramas.

Palabras clave: Filogenia, reconstrucción filogenética, sistemática, Hexabothriidae.

Introducción

La taxonomía y sistemática de los miembros de la familia Hexabothriidae Price, 1942 ha sido objeto de estudio por diversos autores; Price (1942) incluye dentro de Hexabothriidae tres subfamilias y siete géneros, este arreglo fue propuesto con base en las características de las vaginas y los huevos (Fig. 1).

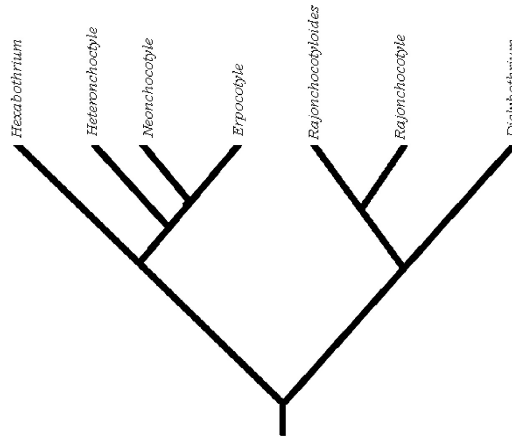


Figura 1. Taxonomía y relaciones de Hexabothriidae según Price (1942), con dos subfamilias: Dicybothriinae y Hexabothriidae; la subfamilia Hexabothriidae incluyó a cuatro géneros: *Hexabothrium*, *Squalonchocotyle*, *Heteronchocotyle*, y *Rajonchocotyle*.

Por su parte, Sproston (1946) considero a Hexabothriidae como un grupo monofilético cuyos miembros comparten la presencia de un apéndice haptoral fuertemente muscular portando un par de hamuli, y un par de ventosas terminales, así como la presencia de un prohaptor generalmente formando una ventosa oral (Fig. 2).

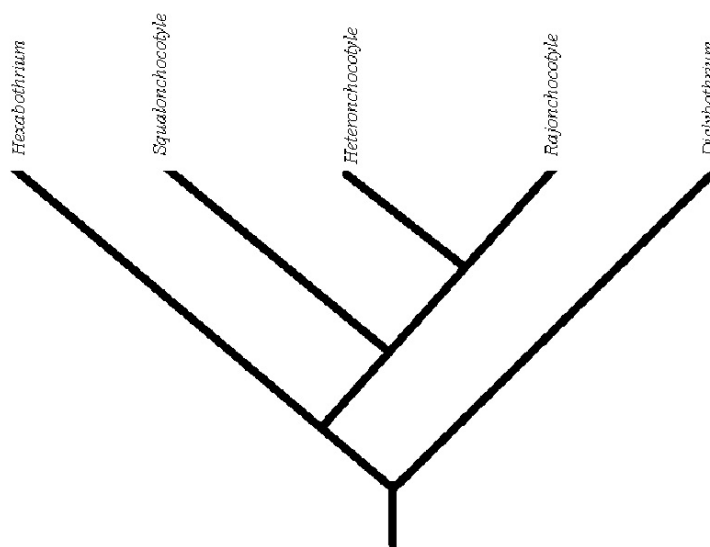


Figura 2. Taxonomía y relaciones de Hexabothriidae según Sproston (1946).

Yamatugi (1963) solo consideró la subfamilia Hexabothriidae compuesta por siete géneros *Hexabothrium*, *Dasyonchocotyle*, *Erpocotyle*, *Heteronchocotyle*, *Pseudohexabothrium*, *Rajonchocotyle*, y *Rhinobatonchocotyle* (Fig. 3). Esto géneros los agrupó por presentar un cirro no armado como estado plesiomórfico, presencia de un receptáculo seminal en forma de saco, y un oviducto dilatado.

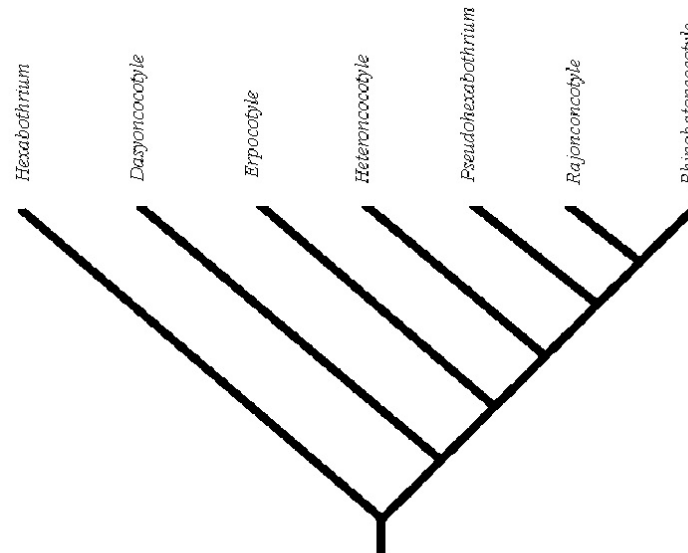


Figura 3. Taxonomía y relaciones de Hexabothriidae según Yamaguti (1963).

Posteriormente, Euzet y Maillard (1974) incluyeron en la familia Hexabothriidae 11 géneros: *Erpocotyle*, *Epicotyle*, *Neonchocotyle*, *Hexabothrium*, *Heteronchocotyle*, *Protocotyle*, *Squalonchocotyle*, *Rhinobatonchocotyle*, *Rajonchocotyle*, *Pseudohexabothrium* y *Dasyonchocotyle* (Fig. 4).

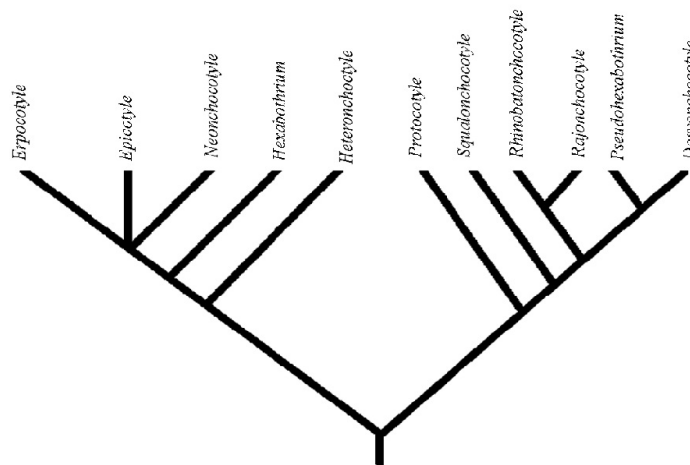


Figura 4. Taxonomía y relaciones de Hexabothriidae según Euzet y Maillard (1974).

Subsiguientemente, Boeger y Kritsky (1989) realizaron un análisis de las relaciones filogenéticas de los miembros de Hexabothriidae desde el punto de vista cladista. Estos autores reportaron doce géneros en tres clados monofiléticos y tres géneros independientes: (((((*Epicotyle* + (*Neonchocotyle* + *Callorhynchocotyle*)) + ((*Rajonchocotyle* + *Protocotyle*) + *Squalonchocotyle*)) + ((*Heteronchocotyle* + *Paraheteronchocotyle*) + *Rhinobatonchocotyle*) + *Erpocotyle*) + *Dasyonchocotyle*) + *Hexabothrium*) y (Fig. 5). Dicho análisis se basó en caracteres morfológicos; esto autores indican que no es claro la interpretación de la exclusión de géneros y de especies *inserta sedis*, concluyendo que la resolución para la propuesta de subfamilias en Hexabothriidae es prematura y limitada.

Los géneros reconocidos actualmente para esta familia son: *Hexabothrium* von Nordmann, 1840; *Dasyonchocotyle* Hargis, 1955; *Erpocotyle* van Beneden & Hesse, 1863; *Heteronchocotyle* Brooks, 1934; *Rhinobatonchocotyle* Doran, 1953; *Pristonchocotyle* Watson & Thorson, 1976; *Paraheteronchocotyle* Mayes, Brooks & Thorson, 1981; *Squalonchocotyle* Cerfontaine, 1899; *Protocotyle* Euzet & Maillard, 1974; *Rajonchocotyle* Cerfontaine, 1899; *Epicotyle* Euzet & Maillard, 1974; *Pseudohexabothrium* Brinkmann, 1952; *Neonchocotyle* Ktari & Maillard, 1972; *Branchotenthes* Bullard & Dippenaar, 2003; *Mobulicola* Patella & Bullard, 2013; *Callorhynchocotyle* Suriano & Incorvaia, 1982; *Hypanocotyle* Chero, Cruces Sáez, Camargo, Portes-Santos & Luque, 2018. Cabe mencionar que algunos de estos géneros, han presentado conflictos taxonómicos en su validez, por ejemplo, *Erpocotyle*, es considerado como grupo polifilético, mientras que *Pseudohexabothrium* fue declarado como *sedis mutabilis* (Boeger y Kritsky, 1989). Así mismo, ocho especies de Hexabothriidae han sido declaradas como *incerta sedis* por Boeger y Kritsky (1989). Lo que significa que aún falta esclarecer como son las relaciones de parentesco entre los miembros de Hexabothriidae.

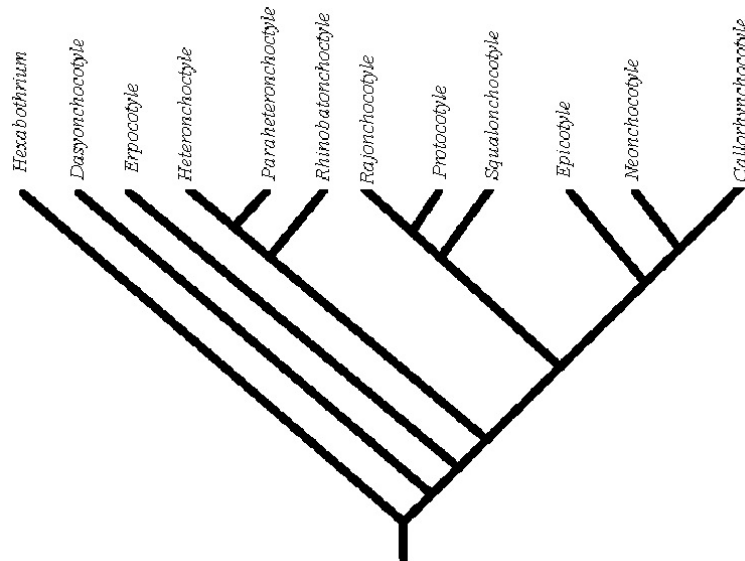


Figura 5. Relaciones filogenéticas de Hexabothriidae según Boeger y Kritsky (1989).

Objetivo general

Realizar una reevaluación de la filogenia de la familia Hexabothriidae Price, 1942 y proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas entre los géneros de este grupo taxonómico mediante análisis cladísticos.

Para llevar al cabo el objetivo, se revisó y reanalizó la información de Price (1942), Sproston (1946), Yamaguti (1963), Euzet y Maillard (1974), y Boeger y Kritsky (1989) referente a la diagnosis de la familia Hexabothriidae; así como los géneros que la conforman para definir las relaciones de parentesco entre sus miembros mediante el análisis de caracteres morfológicos.

Material y Métodos

El análisis cladístico se realizó con base en la metodología de Hennig (1966), Wiley (1981), y Wiley et al. (1991); y mediante el software de mesquite versión 3.6 y el software de TNT versión 1.1 Goloboff et al. (2003).

Especímenes analizados

Para los análisis filogenéticos de Hexabothriidae se revisaron ejemplares de museo depositados en diferentes colecciones como: Harold W. Manter Laboratory (HWML) de University of Nebraska; de la Colección Nacional de Helminfos (CNHE), de la

Universidad Nacional Autónoma de México; y de la Colección de Helminfos (CHE) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (Tabla 1).

Tabla 1. Lista de ejemplares de Hexabothriidae depositados en las colecciones de HWML, CNHE y CHE estudiados

Especie	Colección	Número de catalogo	Número de ejemplares	Status	Hospedero
<i>Erpocotyle tiburonis</i>	HWML	1366	2	Paratipo	<i>Sphyrna tiburo</i>
<i>Erpocotyle microstoma</i>	HWML	1437	2	Paratipo	<i>Sphyrna zigaena</i>
<i>Heteronchocotyle leucas</i>	HWML	1443	1	Voucher	<i>Carcharhinus leucas</i>
<i>Rajonchocotyle wehri</i>	HWML	1447	1	Voucher	<i>Raja stellulata</i>
<i>Hexabothrium canicula</i>	HWML	1408	2	Voucher	<i>Scyllum canicula</i>
<i>Squalonchocotyle tiburonis</i>	HWML	1420	1	Paratipo	<i>Sphyrna tiburo</i>
<i>Dasyonchocotyle</i> sp.	HWML	17206	1	Voucher	<i>Dasyatis centroura</i>
<i>Callorhynchocotyle marplatensis</i>	HWML	20705	1	Voucher	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>
<i>Paraheteronchocotyle amazonensis</i>	HWML	21391	1	Paratipo	<i>Potamotrygon circularis</i>
<i>Rhinobatonchocotyle ciclovinatus</i>	HWML	31195-96	2	Voucher	<i>Pseudobatos productus</i> (= <i>Rhinobatus productus</i>)
<i>Squalonchocotyle microstoma</i>	CNHE	318	2	Voucher	<i>Sphyrna mokarran</i>
<i>Dasyonchocotyle dasyatis</i>	CHE-UAEH	Sin-04-05	1		<i>Dasyonchocotyle dasyatis</i>
<i>Neonchocotyle violantei</i>	CHE-UAEH	Yuc-99-038-02,05,07,10	4		<i>Pseudobatos lentiginosus</i>

En el caso de no contar con los ejemplares, se utilizaron las descripciones originales de cada una de las especies tipo de los géneros incluidos en Hexabothriidae, así como los estudios filogenéticos que se han realizado para la familia (Boeger y Kritsky 1989; Boeger y Kritsky, 1993).

El análisis cladístico se realizó a nivel de familia, se consideraron las especies tipo de cada uno de los 17 géneros descritos e incluidos en Hexabothriidae.

Las especies enlistadas a continuación fueron utilizadas para obtener y aclarar información sobre la argumentación de los caracteres morfológicos, y complementar la matriz de datos, se consideraron las descripciones originales mismas que fueron analizadas.

Branchotenthes robinoverstreeti Bullard & Dippenaar, 2003

Branchotenthes octohamatus Glennon, Chisholm & Whittington, 2005

Callorhynchocotyle marplatensis Suriano & Incorvaia, 1982

Dasyonchocotyle spiniphallus Hargis, 1955

Dasyonchocotyle dasyatis (Yamaguti, 1968) Boeger & Kritsky, 1989

Erpocotyle microstoma (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963

Erpocotyle tiburonis (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963

Epicotyle torpedinis (Price, 1942) Euzet & Maillard, 1974

Hexabothrium apendiculatum (Kuhn, 1829) von Norman, 1840

Hexabothrium canicula (Cerfontaine, 1899) Price, 1942
Heteronchocotyle leucas Hargis, 1955
Hypanocotyle bullardi Chero, Cruces, Sáez, Camargo, Portes Santos & Luquee, 2018
Mobulicola enantiomorphica Patella & Bullard, 2013
Mobulicola dubium (Euzet & Maillard, 1967) Patella & Bullard, 2013
Neonchocotyle pastinacae Ktari & Maillard, 1972
Neonchocotyle violantei Quiterio-Rendon, Monks & Pulido-Flores, 2018
Paraheteronchocotyle amazonensis Mayes, Brooks, & Thorson, 1981
Paraheteronchocotyle amazonense Domingues, Pancera & Marques, 2007
Pristonchocotyle intermedia Watson & Thorson, 1976
Pristonchocotyle papuensis Ogawa, 1991
Protocotyle taschenbergi (Maillard & Oliver, 1966) Euzet & Maillard, 1974
Protocotyle euzetmaillardi Justine, 2011
Pseudohexabothrium taeniurae Agrawal, Chisholm & Whittington, 1996
Rajonchocotyle emarginata (Olsson, 1876) Sproston, 1946
Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus Doran, 1953
Rhinobatonchocotyle pacifica Oliva & Luque, 1995
Squalonchocotyle squali MacCallum 1931
Squalonchocotyle euzeti Kheddam, Justine & Tazeureti, 2016

Grupo externo

La polarización de los caracteres se realizó con base en la regla del grupo externo propuesto por Madison et al. (1984), y Maddison y Maddison (1992). Para la identificación del grupo externo se consultó a Boeger y Kritsky (1993) quienes presentan una hipótesis de las relaciones filogenéticas de Monogenea. Se consideró a la familia Diclybothriidea Bychowsky, 1957 particularmente la especie de *Diclybothrium armatum* Choudhury & Terry, 1996 como el grupo externo. En algunos casos, se polarizo con una especie de Mazocraeidea Bychowsky, 1937 (*Mazocraes australis* Sardella & Etchgoïn, 1999); Chimaericolidea Bychowsky, 1957 (*Chimaericolicola ogilbyi*, Berveley, Chilshom & Last, 1991) y con Polystomatidae Gamble, 1896 (*Polystoma hakgalense*, 1975).

Grupo interno

Actualmente la familia Hexabothriidae incluye 17 géneros con 74 especies. El grupo interno estuvo representado por la especie tipo de los géneros aceptados en Hexabothriidae. En el caso de no contar con el ejemplar, o en su caso con la descripción original de la especie tipo se consideró a otra de las especies del género. Por ejemplo, la especie tipo de *Erpocotyle* es *E. laevis* van Beneden & Hesse, 1863 (ver van Beneden y Hesse (1863) pag. 86 P, Fig. 4-9) en la descripción original no se cuenta con información suficiente, y las figuras no apoyan en la interpretación de los caracteres. Por esto en su lugar se analizaron y consideraron las especies de *E. microstoma* HWML 1437; *E. tiburones* HWML 1366; y *E. microstoma* CNHE-318 (= *Squalonchocotyle microstoma*). Así como la información de las descripciones de *Erpocotyle microstoma* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963, *Erpocotyle tiburonis* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963.

De igual forma se considero la información adicional para *Pseudohexabothrium taeniurae* Agrawal, Chisholm & Whittington, 1996 (Agrawal et al., 1996); *Rajonchocotyle emarginata* (Olsson, 1876) Sproston, 1946; *Pristonchocotyle papuensis* Ogawa, 1991 (Ogawa, 1991); *Protocotyle taschenbergi* (Maillard & Oliver, 1966) Euzet & Maillard, 1974 (Euzet y Maillard 1974); *Protocotyle euzetmaillardi* Justine, 2011 (Justine 2011); *Squalonchocotyle squali* MacCallum 1931; *Squalonchocotyle euzeti* Kheddad, Justine & Tazeureti, 2016.

Análisis cladístico

Se realizaron cuatro análisis, todos a nivel de familia:

1. El Análisis 1, consistió en el re análisis de los datos de Boeger y Kritsky (1989) propuesto para Hexabothriidae considerándose los 42 caracteres (13 merísticos y 29 discretos) con 12 taxa.
2. Para el Análisis 2, se consideró 45 caracteres discretos, de los cuales 14 son nuevos caracteres propuestos a partir de este estudio (1, 4, 12, 13, 16, 21, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 41 y 42); ocho caracteres modificados de Boeger y Kritsky (1989) (7, 14, 18, 23, 37, 38, 43, 44); y 23 caracteres sin modificación de Boeger y Kritsky (1989) (2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 15, 17, 19, 20, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 35, 39, 40, 45), con 36 taxa incluyendo el grupo externo.
3. En el Análisis 3, se consideraron 72 caracteres continuos y 36 taxa.

4. El Análisis 4, se realizó con la combinación de caracteres discretos y continuos de los ganchos (matriz combinada) con un total de 117 caracteres y 36 taxa. En este análisis, el grupo externo estuvo representado por una especie de la familia Dicybothriidae, *Dicybothrium armatum* Choudhury & Terry, 1996 (Choudhury y Dick 1996). Con el fin de poder correr los datos en el programa de TNT, fue necesario reordenar los caracteres discretos. Presentándose de la siguiente forma: caracteres continuos del 1 al 72; y caracteres discretos del 73 al 117 (ver anexo 2).

En todos los análisis, los estados de carácter fueron polarizados por comparación con el grupo externo.

De igual forma en todos los análisis cladísticos, se siguió la metodología de la sistemática filogenética (Henning, 1966; Wiley, 1981; Brooks y McLennan, 1991; Goloboff, Farris y Nixon, 2003). Los árboles filogenéticos se generaron bajo el principio de máxima parsimonia, empleando el programa T.N.T. (Tree Analys Using New Technbology) versión 1.1 Goloboff, Farris y Nixon (2003, 2008).

Todos los caracteres fueron tratados sin orden y no aditivos, y sin asignación de peso (con un peso de “1” cada estado de carácter); así mismo, los datos faltantes se identificaron como estado desconocido con el símbolo “?”.

Para el obtener los árboles se realizó lo siguiente en el programa de TNT: Analyze/ New Tecnology Research, con opciones predeterminadas, aparecen los parámetros básicos de la búsqueda heurística en “Use” (Comandos predeterminados Sect. Search, Ratchet, Drift y Tree fursing) con esta opción se pueden combinar distintos algoritmos de búsqueda, como búsquedas sectoriales de este modo se obtienen los árboles más óptimos.

Sin embargo, para poder reconstruir la historia filogenética del grupo es deseable analizar un único árbol en vez de varios. Para obtenerlo se elaboró un árbol de consenso. En Trees, se consideró la opción “consensus” y se seleccionó “Strict”

(=Nelsen). Inmediatamente apareció en otra ventana un árbol de consenso estricto construido a partir de todos los árboles más parsimoniosos encontrados en la búsqueda.

Para obtener las sinapomorfias en el árbol de consenso se seleccionó la opción “Optimize”/”Sinapomorphies” y Map common sinapomorphies se desplegó y se mostró la topografía del clado.

El índice de consistencia (CI) e Índice de Retención (IR) se obtuvieron con un script “stats.run.” en la misma carpeta de la matriz de datos, fueron analizados en el comando del programa TNT que aparece en la parte inferior de la pantalla colocar: stats.run. a continuación, y aparecen los valores.

En el mismo programa se calcularon los valores de apoyo a los clados (Jackknife, Bootstrap y Symetric Resampling). Para ello, se seleccionó “Analyze/ Resampling” se abre una nueva ventana especificamos los parámetros para el remuestreo. En “resample matrix with...” se seleccionó “Bootstrap” dentro de este standard (simple with replacement), colocar en número de réplicas especificamos 1000, dar ok.

Por último, se utilizó “Jackknife” (independent carácter removal), eligiendo 33 (Removel probability), indicamos 1000 en número de réplicas, ok.

Argumentación de caracteres

Contiene 36 taxa, de los cuales 35 conforman el grupo interno y uno el grupo externo. El símbolo “?” indica que la condición y estado del carácter es desconocido o que no pudo ser evaluado en el material revisado.

- 1.*Presencia o ausencia de filamento polar en los huevos (Nuevo).** Estados: 0= Ausencia; 1= Presencia
- 2. Número de filamentos en los huevos (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Presencia de un filamento polar; 1= Presencia de dos filamentos polares.
- 3. Largo del filamento polar en el huevo (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= filamento polar largo (el filamento es más largo que el ancho del huevo); 1= filamento polar corto.

- 4.***Superficie de huevos con crestas = “rigdes” (Nuevo).** Estados: 0= Rigdes ausentes; 1= Rigdes presentes.
5. **Porción distal del órgano copulador masculino (= Cirro) en forma de bulbo (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Ausente; 1= Presente.
6. **Espinas en el órgano copulador masculino (=cirro) armado / no armado (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= armado (con espinas); 1= No armado.
7. **Forma de la porción distal del órgano copulador masculino (cirro) (Modificado de (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Oval a subesférica; 1= Elongado; 2= Piriforme (en *D. dasyatis*); 3=Embudo (en *Hy. bullardi*).
8. **Forma de la porción proximal del órgano copulador masculino (= cirro) (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Dilatado a lo largo de su longitud; 1= Proximalmente dilatado; 2= No dilatado a lo largo de su longitud.
9. **Presencia de la región prostática en el órgano copulador masculino (= cirro) (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Ausencia de región prostática; 1= Presencia de región prostática.
10. **Tipo de la pared de la porción proximal del cirro (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Pared de la porción proximal del cirro delgada; 1= Pared de la porción proximal del cirro gruesa.
11. **Porción distal del vaso deferente (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Porción distal del vaso deferente delgado; 1= Porción distal del vaso deferente grueso
- 12.***Posición de los poros vaginales (Nuevo).** Estados: 0= Intercecal; 1= Extrasecal; 2= Borde lateral del cuerpo; 3= Ventral cecal.
- 13.***Vaginas unidas o separadas (Nuevo).** Estados: 0= Separadas; 1= Unidas.
- 14.***Forma de las vaginas (Modificado).** Estados: 0= Vaginas sin unión en forma paralela (i.e., “I I”); 1= Las vaginas con una unión, de forma una “Y” en el género; 2= Las vaginas con unión uniéndose en la parte media al viteloducto en forma una “V”; 3= Las vaginas con dos uniones la primera parte distal en forma de “Y” la segunda parte proximal forma ovalada “0” en ciclocele de esta forma.
15. **Presencia / ausencia de ductos vaginales diferenciados (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Ductos vaginales diferenciados en dos porciones una muscular y otra glandular; 1= Ductos vaginales no diferenciados en dos porciones.
- 16.***Glándulas rodeando la porción distal de la vagina (Nuevo).** Estados: 0= Ausencia de glándulas; 1= Presencia de glándulas.

- 17. Distribución de las glándulas en la porción distal de la vagina (Boeger y Kritsky, (1989)).** Estados: 0= Presencia de Células glandulares rodeando el conducto vaginal a lo largo de toda la longitud de la porción distal; 1= Presencia de Células glandulares rodeando la base de la porción distal del conducto vaginal.
- 18.*Musculatura en la porción distal de la vagina (Modificada) de (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Porción distal de la vagina muscular; 1= Porción distal de la vagina no muscular; 2= Porción distal de la vagina glándulo-muscular.
- 19. Grosor de la capa muscular de la vagina distal (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Capa muscular de la vagina distal delgada; 1= Capa muscular de la vagina distal gruesa.
- 20. Forma de la porción distal de la vagina (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0=Porción distal de la vagina expandida; 1= Porción distal de la vagina es un tubo con diámetro constante.
- 21.*Forma de la unión de la porción proximal de la vagina al viteloducto (Nuevo).** Estados: 0= Unión de las vaginas en la parte media del viteloducto; 1= Unidas al pedúnculo antes de entrar al viteloducto; 2= Unidas lateralmente conectadas al viteloducto; 3= Unida en la parte media del viteloducto; 4= Parte de la porción proximal en ciclocele continuando con un péndulo que se conecta al viteloducto.
- 22. Oötipo. Presencia / ausencia de hileras longitudinales de células grandes en el oötipo (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Ausencia de hileras longitudinales de células grandes en el oötipo. El oötipo es liso; 1= Presencia de hileras longitudinales de células grandes en el oötipo.
- 23. Forma del extremo final proximal del ovario (Modificado) de (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Forma del extremo final proximal del ovario es lobado; 1= Forma del extremo final proximal del ovario es ramificado; 2= Forma del extremo final proximal del ovario es simple
- 24. Tipo de rama descendente del ovario (Boeger y Kritsky, 1989).** Estados: 0= Rama descendente del ovario sinuosa o helicoidal; 1= Rama descendente del ovario recta.

25. Presencia / Ausencia de una rama ascendente del ovario (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Presencia de una rama ascendente del ovario; 1= Ausencia de una rama ascendente del ovario.

26. Forma de la rama ascendente del ovario (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0=Una rama ascendente recta; 1=Una rama sinuosa ascendente.

27. Presencia / Ausencia del receptáculo seminal (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Ausencia de receptáculo seminal; 1= Presencia de receptáculo seminal.

28. Oviducto. Carácter relacionado con la ausencia de un receptáculo seminal (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0=Oviducto no dilatado; 1=Oviducto dilatado.

29. Modificación de la porción del ovario para el almacenamiento del esperma (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Ovario no modificado en la porción distal; 1= Ovario modificado en la porción distal.

30.*Presencia o Ausencia de la vesícula seminal (Nuevo).

Estados: 0= Ausencia; 1= Presencia.

31.*Posición de la vesícula seminal (Nuevo).

Estados: 0= Vesícula dextral; 1= Vesícula sinistral; 2= Vesícula dextral o sinistral.

32.* Tipo de ciegos intestinales (Nuevo).

Estados: 0= Ciegos intestinales ramificados; 1= Ciegos intestinales no ramificados.

33.* Los ciegos intestinales sin unión o unidos (Nuevo).

Estados: 0= Ciegos unidos; 1= Ciegos no unidos.

34.* Los ciegos intestinales presentan anastomosis con más de una unión (Nuevo).

Estados: 0= Los ciegos con una unión antes de entrar al haptor. La mayoría de los géneros; 1= Los ciegos con dos uniones la primera en la parte media del cuerpo y la segunda antes de entra al haptor.

35. Origen del apéndice haptoral (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Origen del Apéndice haptoral marginal al haptor; 1= Origen Apéndice haptoral es de la superficie haptoral dorsal.

36.*Posición del apéndice haptoral de lado del haptor (Nuevo).

Estados: 0= El apéndice haptoral se ubica de manera dextral; 1= El apéndice haptoral se ubica de manera sinistral; 2= El apéndice haptoral puede ubicarse de manera dextral o sinistral.

37.*Relación de la línea media del cuerpo con el eje longitudinal del haptor (Modificado) de (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Congruencia de ejes; 1= Incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y del haptor.

38.*Grado de Incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y del haptor (Modificado) de (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0=Ejes formando un ángulo $< 45^\circ$; 1=Ejes formando un ángulo $> 45^\circ$.

39. Posición del apéndice haptoral con respecto a la línea media del cuerpo (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Posición del apéndice haptoral congruente con la línea media del cuerpo; 1= Posición del apéndice haptoral no congruente con la línea media del cuerpo.

40. Presencia / ausencia de hamuli en el apéndice haptoral cuerpo (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Presencia de hamuli en el apéndice haptoral; 1= Ausencia de hamuli en el apéndice haptoral.

41.*Presencia / ausencia de microganchos (= microhooks) en el apéndice haptoral (Nuevo).

Estados: 0= Presencia de microganchos apéndice haptoral; 1= Ausencia de microganchos en el apéndice haptoral.

42.*Número de microhooks presentes en Adultos (Nuevo).

Estados: 0= Un par; 1= Más de un par.

43.* Distribución del complejo de ventosas y escleritas en el haptor (Modificado) de (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Complejo de ventosas formando dos grupos, uno de cada lado del haptor en un arreglo simétrico; 1= Complejo de ventosas formando dos grupos, uno de cada lado del haptor en un arreglo asimétrico.

44.*Complejo de ventosas en el haptor en forma asimétricas (solo aplica para haptor asimétricos) (Modificados) de (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= Posición del complejo de las ventosas en forma lineal, excepto en el primer complejo una de las ventosas se encuentra adyacente al origen del apéndice haptor; 1= Posición de las ventosas de forma lineal, excepto en el primer complejo de ventosas están en un solo lado del haptor (hay cuatro ventosas de un lado).

45. Posición del complejo dos de las ventosas (Solo aplica para haptor simétrico) (Boeger y Kritsky, 1989).

Estados: 0= El complejo dos de las ventosas es inmediatamente adyacente al primer par; 1= El complejo dos de las ventosas están desplazado lateralmente en el haptor.

Tamaño de los complejos de escleritas del haptor

Para tomar en cuenta los complejos de las escleritas se descartaron las dimensiones tomadas por Boeger y Kritsky, (1989) para estas estructuras siendo estas: el tamaño definido como el diámetro de largo y ancho (Ver fig.6 pág. 427). En este estudio se consideraron las medidas numéricas basadas en el protocolo de Vaughan y Christison, (2012). En el cual se tomaron 12 variables para cada esclerita, con un total de 72 puntos de medidas en el análisis para cada especie. A continuación, se describe cada una de las variables.

Variables

46. Esclerita 1 largo de la circunferencia.
47. Esclerita 1 largo total.
48. Esclerita 1 diámetro total.
49. Esclerita 1 ancho del mango.
50. Esclerita 1 longitud del mango.
51. Esclerita 1 diámetro interno.
52. Esclerita 1 apertura del ángulo.
53. Esclerita 1 apertura del ángulo.
54. Esclerita 1 apertura del ángulo.
55. Esclerita 1 apertura del ángulo.
56. Esclerita 1 longitud de la curvatura del gancho.
57. Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango.

58. Esclerita 2 largo de la circunferencia.
59. Esclerita 2 largo total.
60. Esclerita 2 diámetro total.
61. Esclerita 2 ancho del mango.
62. Esclerita 2 longitud del mango.
63. Esclerita 2 diámetro interno.
64. Esclerita 2 apertura del ángulo.
65. Esclerita 2 apertura del ángulo.
66. Esclerita 2 apertura del ángulo.
67. Esclerita 2 apertura del ángulo.
68. Esclerita 2 longitud de la curvatura del gancho.
69. Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango.
70. Esclerita 3 largo de la circunferencia.
71. Esclerita 3 largo total.
72. Esclerita 3 diámetro total.
73. Esclerita 3 ancho del mango.
74. Esclerita 3 longitud del mango.
75. Esclerita 3 diámetro interno.
76. Esclerita 3 apertura del ángulo.
77. Esclerita 3 apertura del ángulo.
78. Esclerita 3 apertura del ángulo.
79. Esclerita 3 apertura del ángulo.
80. Esclerita 3 longitud de la curvatura del gancho.
81. Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango.
82. Esclerita 1 prima largo de la circunferencia.
83. Esclerita 1 prima largo total.
84. Esclerita 1 prima diámetro total.
85. Esclerita 1 prima ancho del mango.
86. Esclerita 1 prima longitud del mango.
87. Esclerita 1 prima diámetro interno.
88. Esclerita 1 prima apertura del ángulo.
89. Esclerita 1 prima apertura del ángulo.
90. Esclerita 1 prima apertura del ángulo.
91. Esclerita 1 prima apertura del ángulo.

92. Esclerita 1 prima longitud de la curvatura del gancho.
93. Esclerita 1 prima longitud de la curvatura del mango.
94. Esclerita 2 prima largo de la circunferencia.
95. Esclerita 2 prima largo total.
96. Esclerita 2 prima diámetro total.
97. Esclerita 2 prima ancho del mango.
98. Esclerita 2 prima longitud del mango.
99. Esclerita 2 prima diámetro interno.
100. Esclerita 2 prima apertura del ángulo.
101. Esclerita 2 prima apertura del ángulo.
102. Esclerita 2 prima apertura del ángulo.
103. Esclerita 2 prima apertura del ángulo.
104. Esclerita 2 prima longitud de la curvatura del gancho.
105. Esclerita 2 prima longitud de la curvatura del mango.
106. Esclerita 3 prima largo de la circunferencia.
107. Esclerita 3 prima largo total.
108. Esclerita 3 prima diámetro total.
109. Esclerita 3 prima ancho del mango.
110. Esclerita 3 prima longitud del mango.
111. Esclerita 3 prima diámetro interno.
112. Esclerita 3 prima apertura del ángulo.
113. Esclerita 3 prima apertura del ángulo.
114. Esclerita 3 prima apertura del ángulo.
115. Esclerita 3 prima apertura del ángulo.
116. Esclerita 3 prima longitud de la curvatura del gancho.
117. Esclerita 3 prima longitud de la curvatura del mango.

Resultados

Los resultados consisten en cuatro apartados, uno para cada uno de los análisis cladísticos realizados.

Análisis 1. Re análisis de las relaciones filogenéticas propuesta por Boeger y Kritsky (1989)

El re análisis de los datos de Boeger y Kritsky (1989) para Hexabothriidae consiste de 42 caracteres (13 merísticos y 29 discretos) con 12 taxa. En el re análisis, se obtuvieron tres árboles, de los cuales, por lo cual se consideró el árbol de consenso estricto. Este cladograma tiene un Índice de consistencia (CI = 0.800), e índice de retención (IR = 0.729). La topología de este cladograma resultó diferente de la topología del árbol presentado por Boeger y Kritsky (1989). Aunque en el re análisis se confirma la monofilia de la familia Hexabothriidae, e igualmente el género *Hexabothrium* es la taxa más basal de la familia. Sin embargo, la topología del resto de los géneros es diferente del anterior, se presenta una politomía entre algunos de los géneros (Fig. 6). La hipótesis de los taxa es de la siguiente forma: (((*Heteronchocotyle* + *Paraheteronchocotyle*) + *Rhinobatonchocotyle*) + ((*Protocotyle* + *Rajonchocotyle*) + *Squalonchocotyle*) + ((*Neonchocotyle* + *Callorhynchocotyle*) + *Epicotyle*) + *Dasyonchocotyle* + *Erpocotyle*) + *Hexabothrium*).

Los taxa (((*Heteronchocotyle* + *Paraheteronchocotyle*) + *Rhinobatonchocotyle*) + ((*Protocotyle* + *Rajonchocotyle*) + *Squalonchocotyle*) + ((*Neonchocotyle* + *Callorhynchocotyle*) + *Epicotyle*) + *Dasyonchocotyle* + *Erpocotyle*) comparten las sinapomorfias de Presencia de filamentos polares en los huevos (carácter 1), Presencia de Rigdes (carácter 4), Órgano copulador armado (carácter 6). A su vez el grupo conformado por (((*Heteronchocotyle* + *Paraheteronchocotyle*) + *Rhinobatonchocotyle*) comparten las sinapomorfias de presencia de vaginas con unión en forma de “Y”; mientras que el grupo ((*Protocotyle* + *Rajonchocotyle*) + *Squalonchocotyle*) comparten las sinapomorfias de Vaginas unidas (carácter 13), Presencia de glándulas rodeando la porción distal de la vagina (carácter 16); y el grupo ((*Neonchocotyle* + *Callorhynchocotyle*) + *Epicotyle*) comparten las sinapomorfias de rama descendente del ovario en forma recta (carácter 24) y presencia de una rama sinuosa ascendente (carácter 26) (Fig. 6).

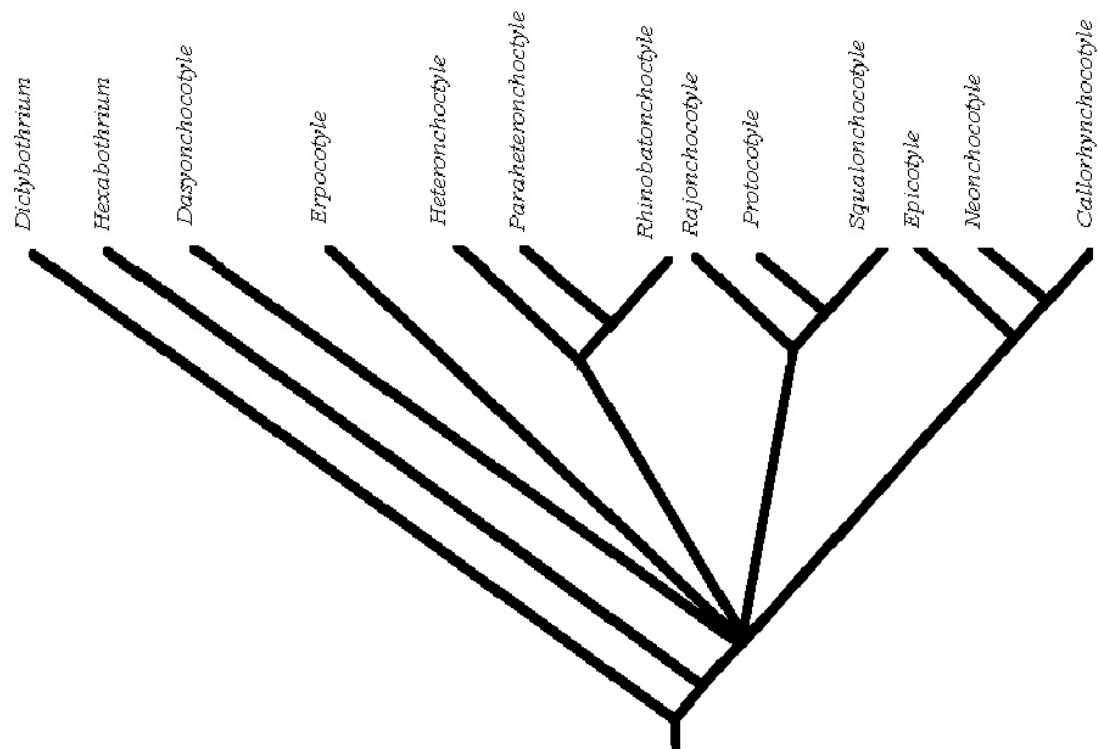


Figura 6. Relaciones de parentesco entre los miembros de Hexabothriidae obtenida a partir de Análisis 1. Árbol de consenso estricto a partir de tres árboles igualmente parsimoniosos, con un Índice de consistencia (CI = 0.800) e índice de retención (IR = 0.729).

Análisis 2. Análisis filogenético de Hexabothriidae con 45 caracteres discretos y 36 taxa

El análisis filogenético realizado entre las 35 especies de Hexabothriidae y *Dicybothrium armatum* como grupo externo, con 45 caracteres discretos, de los cuales 14 son nuevos caracteres propuestos a partir de este estudio, 8 caracteres modificados de Boeger y Kritsky (1989) y 23 caracteres sin modificación de Boeger y Kritsky (1989), produjo ocho cladogramas igualmente parsimoniosos (Fig. 7), con un índice de consistencia de 0.432 e índice de retención de 0.650.

En este análisis, ningún cladograma tienen una resolución completa para las relaciones filogenéticas de la familia; sin embargo, es claro la formación de seis grupos: ((*Hexabothrium canicula_1408B* + *Hexabothrium canicula_1408A*) + (*Squalonchocotyle squali* + *Squalonchocotyle euzeti* + *Rhinobatonchocotyle pacifica* + *Pristonchocotyle papuensis* + *Paraheteronchocotyle amazonensis* + *Paraheteronchocotyle amazonense* + *Mobulicola dibium* + *Mobulicola*

enantiomorphica + *Hypanocotyle bullardi* + *S. microstoma*_318B + *S. microstoma*_318A + *Epicotyle torpedinis* + *E. microstoma*_1431B + *E. microstoma*_1431A + *Dasyonchocotyle dasyatis* + *Brachothentes octohamatus* + *Brachothentes robinoverstreeti* + (*S. tiburonis*_1420 + *E. tiburonis*_1366B + *E. tiburonis*_1366A) + (*Neonchocotyle pastinacae* + *Dasyonchocotyle spiniphallus* + *Callorhynchocotyle marplatensis*_2070S + (*Neonchocotyle violantei*_10 + *Neonchocotyle violantei*_07 + *Neonchocotyle violantei*_05)) + (*Rajonchocotyle emarginata* + *Protocotyle euztmaillardi* + *Protocotyle taschengergi* + *Pristonchocotyle intermedia* + *Heteronchocotyle leucas*_1443) + (*Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus*_31196B + *Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus*_31196A))) (Fig. 7).

De igual forma que en el análisis anterior, el género *Hexabothrium*, en esta ocasión representado por los ejemplares de *He. canicula* 1408A y *He. canicula* 1409B es el grupo más basal de Hexabothriidae. Las sinapomorfias para estos dos ejemplares de *Hexabothrium* son la presencia vaginas unidas (carácter 13), las vaginas en forma de “Y” (carácter 14), las vaginas se encuentran unidas en la parte media del viteloducto (carácter 22).

El grupo conformado por los taxa (*Squalonchocotyle squali* + *Squalonchocotyle euzeti* + *Rhinobatonchocotyle pacifica* + *Pristonchocotyle papuensis* + *Paraheteronchocotyle amazonensis* + *Paraheteronchocotyle amazonense* + *Mobulicola dibium* + *Mobulicola enantiomorphica* + *Hypanocotyle bullardi* + *S. microstoma*_318B + *S. microstoma*_318A + *Epicotyle torpedinis* + *E. microstoma*_1431B + *E. microstoma*_1431A + *Dasyonchocotyle dasyatis* + *Brachothentes octohamatus* + *Brachothentes robinoverstreeti* + (*S. tiburonis*_1420 + *E. tiburonis*_1366B + *E. tiburonis*_1366A) + (*Neonchocotyle pastinacae* + *Dasyonchocotyle spiniphallus* + *Callorhynchocotyle marplatensis*_2070S + (*Neonchocotyle violantei*_10 + *Neonchocotyle violantei*_07 + *Neonchocotyle violantei*_05)) + (*Rajonchocotyle emarginata* + *Protocotyle euztmaillardi* + *Protocotyle taschengergi* + *Pristonchocotyle intermedia* + *Heteronchocotyle leucas*_1443) + (*Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus*_31196B + *Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus*_31196A)) comparten las sinapomorfias del órgano copulador masculino armado con espinas (carácter 6), la porción distal del órgano copulador masculinos es de forma elongada (carácter 7) y de

la forma de la porción proximal del órgano copulador masculino está proximalmente dilatada (carácter 8).

El grupo conformado por (*Rajonchocotyle emarginata* + *Protocotyle euztmaillardi* + *Protocotyle taschengergi* + *Pristonchocotyle intermedia* + *Heteronchocotyle leucas* _1443) + (*Rhinobatonchocotyle cyclovaginus*_31196B + *Rhinobatonchocotyle cyclovaginus*_31196A)) comparten las siguientes sinapomorfias: la porción distal de la vagina no muscular (carácter 18) y de la presencia de una rama sinuosa ascendente en el ovario (carácter 25) (Fig. 7).

Finalmente, el grupo de (*Neonchocotyle pastinacae* + *Dasyonchocotyle spiniphallus* + *Callorhynchocotyle marplatensis*_2070S + (*Neonchocotyle violantei*_10 + *Neonchocotyle violantei*_07 + *Neonchocotyle violantei*_05)) comparten las sinapomorfias de incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y el haptor (carácter 37) y de la presencia de complejos de ventosas formando dos grupos, uno de cada lado de haptor, en un arreglo simétrico (carácter 43) (Fig. 7).

Cabe destacar que los géneros *Erpocotyle*, *Dasyonchocotyle*, *Neonchocotyle* y *Pristonchocotyle* resultaron ser no monofiléticos. Particularmente, para el género *Erpocotyle*, representado por los ejemplares de *E. microstoma* 1431A, *E. microstoma* 1431B, *E. tiburones* 1366A, *E. tiburonis* 1366A, *E. tiburonis* 1366B, *E. tiburonis* 1420 (= *S. tiburonis* 1420), resulta ser un género polifilético (Fig. 7). También, el género *Neonchocotyle*, representado por *N. pastinacae*, *N. violantei*_10, *N. violantei*_07 y *N. violantei*_05, es un grupo polifilético (Fig. 7).

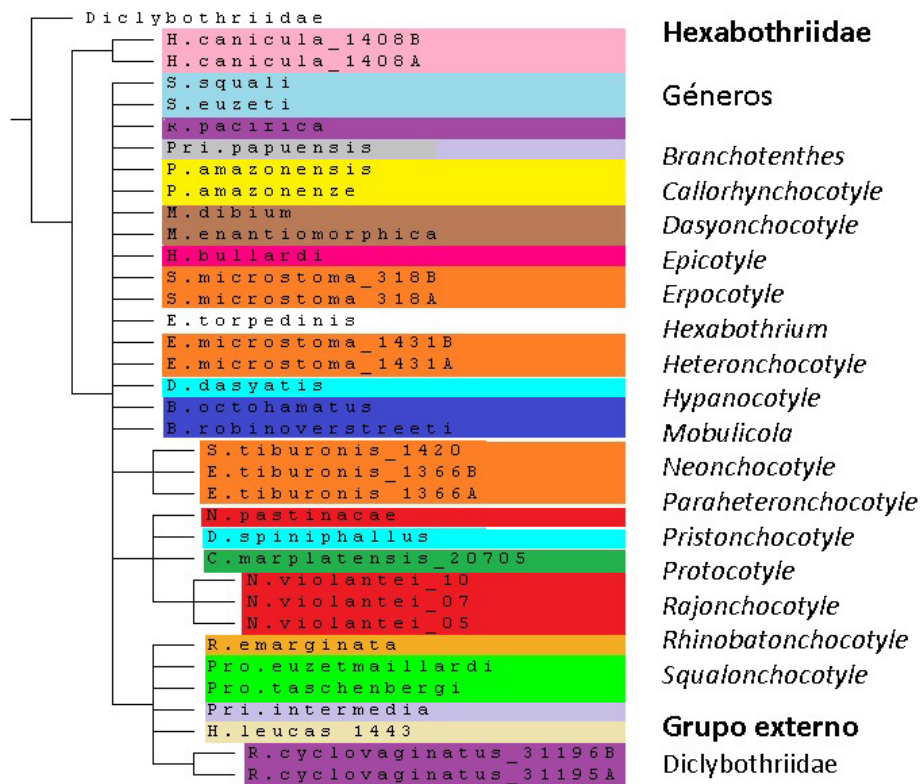


Figura 7. Relaciones de parentesco entre los miembros de Hexabothriidae obtenida a partir de Análisis 2. Árbol de consenso estricto a partir de tres árboles igualmente parsimoniosos, con un Índice de consistencia (IC = 0.432), e Índice de retención (IR = 0.650).

Análisis 3. Análisis filogenético con caracteres continuos (72 caracteres) y 36 taxa

En el tercer análisis se consideraron 36 taxa (35 especies de Hexabothriidae y *Diclybothrium armatum* como grupo externo), con 72 caracteres continuos. Se generaron dos árboles igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia (IC) de 0.655 e Índice de retención (IR) 0.805. La topografía presentó poca resolución entre los diferentes taxa analizados (Fig. 8).

Este análisis apoya la monofilia de la familia Hexabothriidae, el cual está conformado por (((*Hypanocotyle bullardi* + *Pristonchocotyle intermedia*) + *Squalonchocotyle tiburones1420*) + (*Neonchocotyle violantei_05*) + (*Neonchocotyle violantei_10*) + (*Neonchocotyle violantei_07*) (*Erpocotyle tiburones_1366 B*) + (*Erpocotyle tiburones1366 A*) + (*Pristonchocotyle papuensis*) + (*Squalonchocotyle microstoma318A*) + *Rhinobatonchocotyle ciclovinatus*)) + ((*Heteronchocotyle leucas* + *Paraheteronchocotyle mazonensis*) + *Branchotenthes rovinoverstreeti* + *Branchotenthes octohamatus* + *Callorhynchocotyle marplatensis* + *Dasyonchocotyle*

dasyatis + *Dasyonchocotyle spiniphallus* + *Erpocotyle microstoma*1431 A + *Erpocotyle microstoma* B + *Epicotyle torpedisnis* + *Neonchocotyle pastinacae* + *Paraheteronchocotyle amazonense* + *Protocotyle taschenbergi* + *Protocotyle euzetmaillardi* + *Rajonchocotyle emarginata* + *Rhinobatonchocotyle ciclovaginatus* 31195 A + *Rhinobatonchocotyle pacifica* + *Rhinobatonchocotyle pacifica* + *Squalonchocotyle euzeti*+ *Squalonchocotyle euzetmaillardi*)).

El grupo interno con mayor agrupación de especies está formado por (((*Hypanocotyle bullardi* + *Pristonchocotyle intermedia*) + *Squalonchocotyle tiburonis*1420) + (*Neonchocotyle violantei*_05) + (*Neonchocotyle violantei*_10) + (*Neonchocotyle violantei*_07) + (*Erpocotyle tiburonis*1366 B) + (*Erpocotyle tiburonis*1366 A) + (*Pristonchocotyle papuensis*)) + (*Squalonchocotyle microstoma* 318A) + *Rhinobatonchocotyle ciclovaginatus*)), que comparten la siguientes sinapomorfias: esclerita 1 largo total (carácter 2); esclerita 1 apertura del ángulo (carácter 8); esclerita 3 largo de la circunferencia (carácter 25); esclerita 3 largo total (carácter 26); esclerita 3 diámetro total (carácter 27); esclerita 3 ancho del mango (carácter 28); esclerita 3 longitud del mango (carácter 29); esclerita 3 diámetro interno (carácter 30); esclerita 3 apertura del ángulo (carácter 32); esclerita 1 prima largo de la circunferencia (carácter 37); esclerita 1 prima largo total (carácter 38); esclerita 1 prima diámetro total (carácter 39); esclerita 1 prima longitud del mango (carácter 41); esclerita 1 prima diámetro interno (carácter 42); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 43); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 44); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 45); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 46); esclerita 1 prima longitud de la curvatura del gancho (carácter 47); esclerita 2 prima largo de la circunferencia (carácter 49); esclerita 2 prima largo total (carácter 50); esclerita 2 prima diámetro total (carácter 51); esclerita 2 prima ancho del mango (carácter 52); esclerita 2 prima longitud del mango (carácter 53); esclerita 2 prima diámetro interno (carácter 54); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 56); esclerita 2 prima longitud de la curvatura del gancho (carácter 59); esclerita 3 prima largo de la circunferencia (carácter 61); esclerita 3 prima largo total (carácter 62); esclerita 3 prima diámetro total (carácter 63); esclerita 3 prima ancho del mango (carácter 64); esclerita 3 prima longitud del mango (carácter 65); y esclerita 3 prima apertura del ángulo (carácter 68).

El grupo más pequeño integrado por (*Paraheteronchocotyle amazonensis* + *Heteronchocotyle leucas*) comparten la siguientes sinapomorfias: esclerita 2 longitud de la curvatura del gancho (carácter 23); esclerita 3 ancho del mango (carácter 28);

esclerita 3 apertura del ángulo (carácter 33); esclerita 1 prima largo de la circunferencia (carácter 37); esclerita 1 prima largo total (carácter 38); esclerita 1 prima diámetro total (carácter 39); esclerita 1 prima diámetro interno (carácter 42); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 45); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 46); esclerita 1 prima longitud de la curvatura del mango (carácter 48); esclerita 2 prima ancho del mango (carácter 52); esclerita 3 prima diámetro total (carácter 63); esclerita 3 prima ancho del mango (carácter 64).

Sin embargo, cabe destacar que las especies de algunos género no se encuentran relacionadas, en este caso los géneros *Paraheteronchocotyle*, *Rhinobatonchocotyle*, *Erpocotyle*, *Neonchocotyle* y *Pristonchocotyle* (ver Fig. 8); es decir, estos géneros no son monofiléticos. Los resultados obtenidos bajo este método no permitieron resolver la filogenia con datos continuos de manera clara, debido a que algunas especies de los mismos géneros se encuentran mezcladas, como se muestra en la topografía, no se aprecian como especies hermanas (Fig. 8).

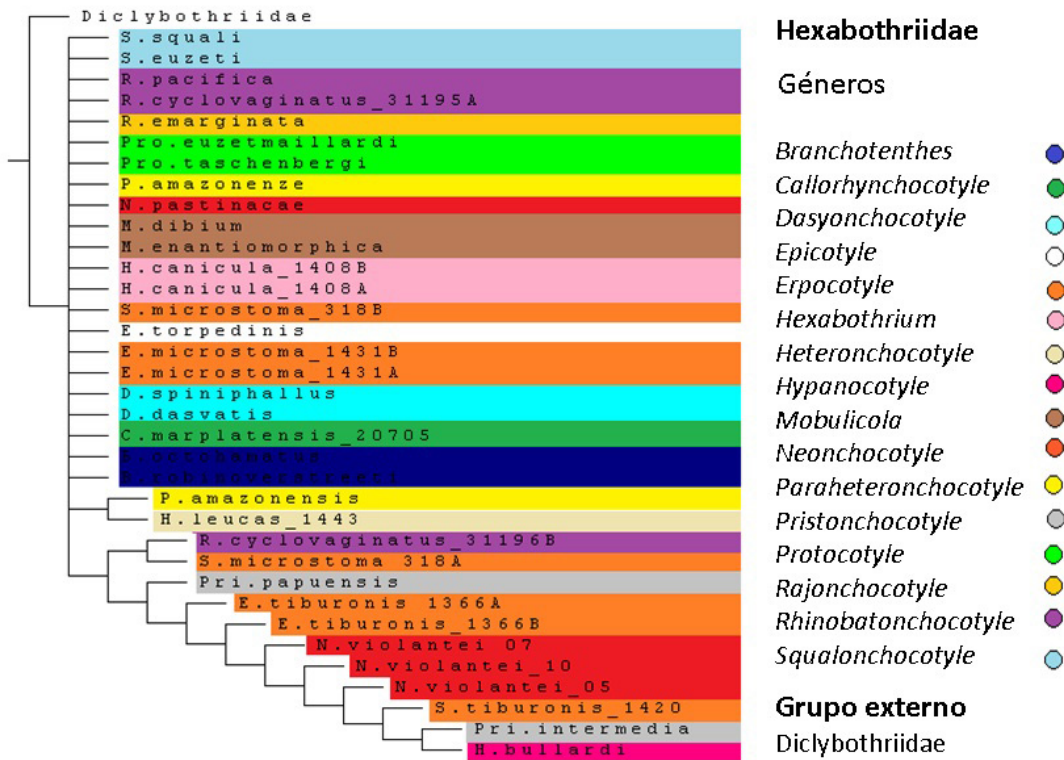


Figura 8. Relaciones de parentesco entre los miembros de Hexabothriidae obtenida a partir de Análisis 3. Árbol de consenso estricto a partir de tres árboles igualmente parsimoniosos, obtenido de los 72 caracteres continuos y 36 taxa, con un Índice de consistencia (IC = 0.665), e Índice de retención (IR = 0.805).

Análisis 4. Análisis cladístico de 36 taxa y 117 con caracteres morfológicos discretos y continuos

El cuarto análisis se realizó con la combinación de caracteres discretos y continuos de los ganchos del haptor (matriz combinada) con un total de 117 caracteres y 36 taxa (35 especies de Hexabothriidae y *Diclybothrium armatum* como grupo externo) (Fig. 9). De este análisis se obtuvieron ocho árboles igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia (IC) de 0.564 e Índice de consistencia (IC) de 0.732 (Fig. 9).

Las relaciones filogenéticas fueron: (*Squalonchocotyle squali* + *Squalonchocotyle euzati* + *Rhinobatonchocotyle pacificia* + *Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus_31195A* + *Protocotyle euzetmaillardi* + *Pristonchocotyle papuensis* + *Pristonchocotyle intermedia* + *Paraheteronchocotyle amazonense* + *Mobulicola dibium* + *Hypanocotyle bullardi* + *Squalonchocotyle tiburonis_1420* + *Squalonchocotyle microstoma_318B* + *Erpocotyle tiburonis_1366B* + *Erpocotyle tiburonis_1366A* + *Erpocotyle tiburonis_1431B* + *Erpocotyle tiburonis_1431A* + *Dasyonchocotyle dasyatis* + *Branchotentes octohamatus* + (*Rhinobatonchocotyle cyclovaginatus_31196B* + *Squalonchocotyle microstoma_318A*) + (*Rajonchocotyle emarginata* + *Protocotyle taschenbergi*) + (*Paraheteronchocotyle amazonensis* + *Heteronchocotyle leucas_1443*) + (*Neonchocotyle pastinacae* + *Callorhynchocotyle marplatensis_20705*) + (*Mobulicola enantiomorpha* + *Brachotentes robinoverstreeti*) + (*Hexabothrium canicula_1408B* + *Hexabothrium canicula_1408A*) + (*Epicotyle torpedinis* + (*Dasyonchocotyle spiniphallus* + (*Neonchocotyle violantei_10* + (*Neonchocotyle violantei_07* + *Neonchocotyle violantei_05*)))))) (Fig. 9).

El grupo hermano de *Neonchocotyle violantei* es *Dasyonchocotyle spiniphallus* compartiendo la sinapomorfias: Capa muscular de la vagina distal gruesa (carácter 91); Porción distal de la vagina expandida (carácter 92); Rama descendente del ovario sinuosa o helicoidal (carácter 96); Incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y el haptor (carácter 109); Complejo de ventosas formando dos grupos, uno de cada lado del haptor en un arreglo asimétrico (carácter 115). El grupo hermano de estas dos especies es *Epicotyle torpedinis* que en conjunto comparten las sinapomorfias del Pared de la porción proximal del cirro delgada (carácter 82); Origen del apéndice haptoral marginal al haptor (carácter 107); El apéndice haptoral se ubica de manera sinistral (carácter 108) (Fig. 8).

Los ejemplares de *Hexabothrium canicula*_1408B y *Hexabothrium canicula*_1408A comparten las sinapomorfias: esclerita 2 longitud de la curvatura del gancho (carácter 23); esclerita 2 prima largo total (carácter 50); esclerita 2 prima ancho del mango (carácter 52); esclerita 2 prima longitud del mango (carácter 53); esclerita 2 prima diámetro interno (carácter 54); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 57); Órgano copulador masculino armado (carácter 78); La forma de la porción distal del órgano copulador masculino es oval a subesférico (carácter 79); La forma de la porción proximal del órgano copulador masculino esta dilatado a lo largo de su longitud (carácter 80); Las vaginas están en forma Y (carácter 86); Vaginas unidas en la parte media en el viteloducto (carácter 94) (Fig. 9).

Las especies *Mobulicola enantiomorphica* y *Branchotenthes robinoverstreeti* comparten las sinapomorfias de esclerita 1 largo de la circunferencia (carácter 1); esclerita 1 largo total (carácter 2); esclerita 1 ancho del mango (carácter 4); esclerita 1 diámetro interno (carácter 6); esclerita 1 apertura del ángulo (carácter 7); esclerita 1 apertura del ángulo (carácter 9); esclerita 1 longitud de la curvatura del mango (carácter 12); esclerita 2 largo de la circunferencia (carácter 25); esclerita 2 largo total (carácter 14); esclerita 2 diámetro total (carácter 15); esclerita 2 ancho del mango (carácter 16); esclerita 2 longitud del mango (carácter 17); esclerita 2 ancho del mango (carácter 18); esclerita 2 apertura del ángulo (carácter 19); esclerita 2 apertura del ángulo (carácter 20); esclerita 2 longitud de la curvatura del gancho (carácter 23); esclerita 2 longitud de la curvatura del mango (carácter 24); esclerita 3 largo de la circunferencia (carácter 25); esclerita 3 diámetro total (carácter 27); esclerita 3 ancho del mango (carácter 28); esclerita 3 diámetro interno (carácter 30); esclerita 3 apertura del ángulo (carácter 31); esclerita 3 apertura del ángulo (carácter 32); esclerita 1 prima largo de la circunferencia (carácter 37); esclerita 1 prima largo total (carácter 38); esclerita 1 prima diámetro total (carácter 39); esclerita 1 prima ancho del mango (carácter 40), esclerita 1 prima longitud del mango (carácter 41); esclerita 1 prima diámetro interno (carácter 42); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 43); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 44); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 45); esclerita 1 prima apertura del ángulo (carácter 46); esclerita 1 prima longitud de la curvatura del gancho (carácter 47); esclerita 2 prima largo de la circunferencia (carácter 49); carácter 2 prima largo total (carácter 50); esclerita 2 prima diámetro total (carácter 51); esclerita 2 prima ancho del mango (carácter 52); esclerita 2 prima longitud del mango (carácter 53); esclerita 2

prima diámetro interno (carácter 54); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 55); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 56); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 57); esclerita 2 prima apertura del ángulo (carácter 58); esclerita 2 prima longitud de la curvatura del mango (carácter 60); esclerita 3 prima largo de la circunferencia (carácter 61); esclerita 3 prima diámetro total (carácter 63); esclerita 3 prima ancho del mango (carácter 3); esclerita 3 prima diámetro interno (carácter 32); esclerita 3 prima apertura del ángulo (carácter 67); esclerita 3 prima apertura del ángulo (carácter 68); El apéndice haptoral puede ubicarse de manera dextral o sinistral (carácter 108) (Fig. 9).

Las especies *Neonchocotyle pastinacae* y *Callorhynchocotyle marplatensis* 20705 comparten las sinapomorfias: Origen del apéndice haptoral marginal al haptor (carácter 107); Incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y el haptor (carácter 109); Ejes formando un ángulo > 45 (carácter 110); Posición del apéndice haptoral no congruente con la línea media del cuerpo (carácter 111); Complejo de ventosas formando dos grupos, uno de cada lado del haptor en un arreglo asimétrico (carácter 115) (Fig. 9).

El género *Neonchocotyle* aparece como un grupo polifilético porque las especies de *N. pastinacae* y *N. violantei* no son especies hermanas (Fig. 9). De igual forma, las especies del *Paraheteronchocotyle* no conforman un grupo monofilético, ya que las especies incluidas en el análisis no se agrupan; *Paraheteronchocotyle amazonensis* es la especie hermana de *Heteronchocotyle leucas_1443*, mientras que la especie *Paraheteronchocotyle amazonense* aparece en una gran politomía con otros taxa (Fig. 9). *Protocotyle* es polifilético porque *Protocotyle taschenbergi* es hermana de *Rajonchocotyle emarginata*, y *Protocotyle euzarmaillardi* forma una gran politomía con otros taxa (Fig. 9). Lo mismo sucede con los géneros *Rhinobatonchoctyle* y *Erpocotyle*, ambos son polifiléticos.

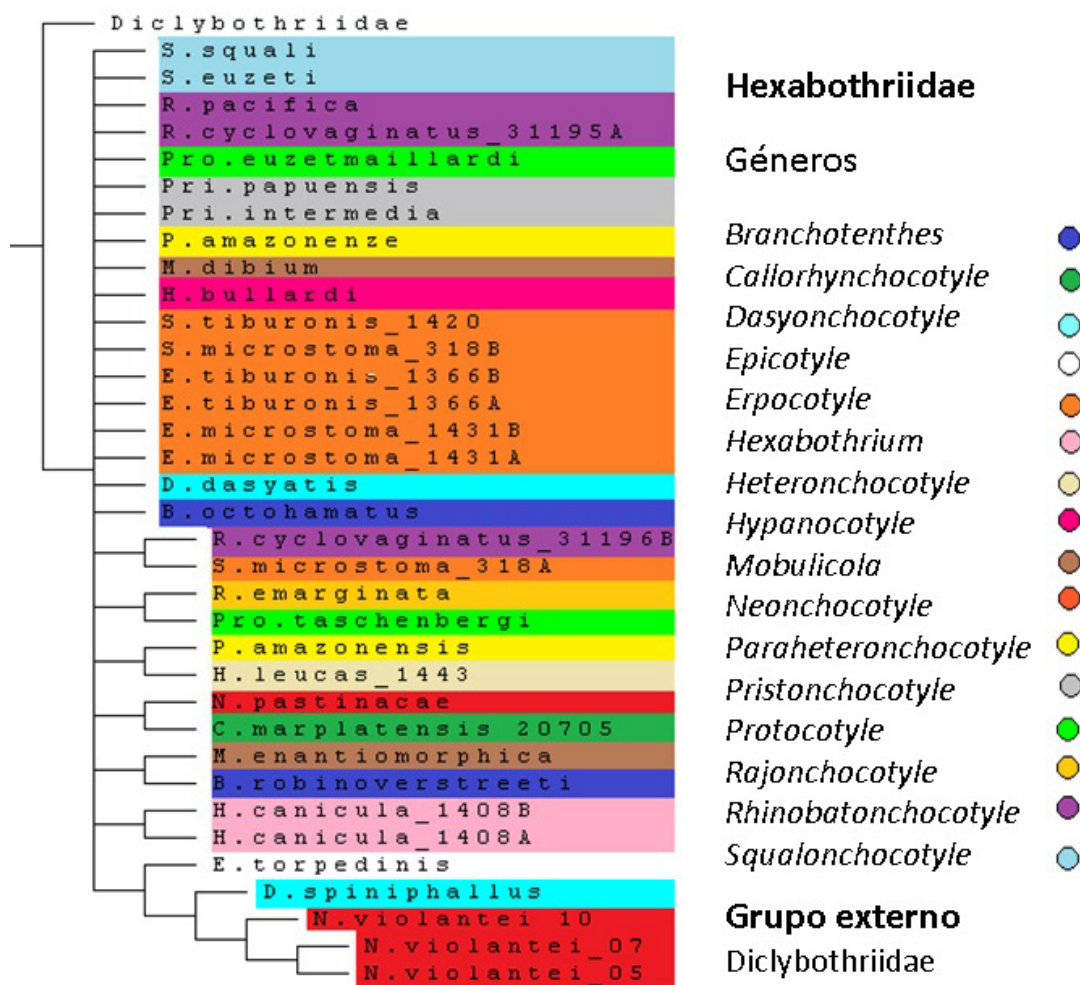


Figura 9. Relaciones de parentesco entre los miembros de Hexabothriidae obtenida a partir de Análisis 4. Árbol de consenso estricto a partir de tres árboles igualmente parsimoniosos, obtenido de los 117 caracteres discretos y continuos, y 36 taxa, con un (IC = 0.564), e Índice de consistencia (IR = 0.732).

Discusión

La monofilia de la familia Hexabothriidae ha sido propuesta por varios autores. Sproston (1946) consideró que el apéndice haptoral de tipo muscular con un par de hamuli y ventosas presentes son sinapomorfias para la familia. Price (1942) consideró que las formas de las vaginas y los huevos son las sinapomorfias que apoyan la monofilia de Hexabothriidae aunque Yamaguti (1963) propuso como sinapomorfias la presencia del apéndice haptoral con un par de hamuli y un par de ventosas en el haptor, así como un prohaptor conformado por una ventosa oral. Más reciente, Boeger y Kritsky (1989) definen la monofilia de Hexabothriidae por presentar un cuerpo

fusiforme, presencia de un haptor con un apéndice haptoral, ciegos intestinales con divertículos que confluyen antes de entrar al haptor, poro genital en la región media en posición ventral cerca de la bifurcación cecal, órgano copulador masculino compuesto por dos porciones: una proximal y otra distal, ovario lobado, ramificado, sinuoso, o helicoidal con presencia de una rama ascendente y otra descendente, presencia de un oviducto, presencia de dos vaginas con dos porciones una muscular y otra glandular, y huevos operculados con uno o dos filamentos polares. De forma resumida, Boeger y Kritsky, (1989) señalan que las sinapomorfias que comparten los miembros de Hexabothriidae fueron sus caracteres 1 a 42 (Ver figura 5 de Boeger y Kritsky (1989)).

En el análisis 1, el re análisis de la base de datos Boeger y Kritsky (1989), no resultó con la misma topología que los autores propusieron porque en nuestro caso se forma una gran politomía entre todos los miembros, con excepción de *Hexabothrium*. Sin embargo, ambos análisis coinciden en que el grupo más basal de la familia es el género *Hexabothrium*. Así mismo, los resultados fueron similares en las relaciones y algunos de los géneros coincidiendo en la formación de tres clados terminales: *Epicotyle* - *Neonchocotyle* - *Callorhynchocotyle*; *Heteronchocotyle* - *Paraheteronchocotyle* - *Rhinobatonchocotyle*; y *Rajonchocotyle* - *Squalonchocotyle* - *Protocotyle*; mientras que los géneros *Erpocotyle* y *Dasyonchocotyle* se encuentran de forma separada y en conjunto con los tres clados mencionados forman la gran politomía.

Estas diferencias pueden ser el resultado en la metodología y análisis de los datos que siguieron Boeger y Kritsky (1989) y en el tipo de análisis realizado. Ellos usaron caracteres con estados aditivos y en el análisis del presente los caracteres no fueron aditivos, solo para mencionar una de las diferencias identificados. Como costumbre en el tiempo, los autores no lo mencionan sus métodos con detalle en su artículo. De tal forma que no fue posible replicar exactamente su análisis y como resultado, la topología del cladograma de Boeger y Kritsky (1989) y lo presentado aquí son diferentes.

Con base en la filogenia de Boeger y Kritsky (1989) y los resultados del Análisis 1 de este trabajo, la familia Hexabothriidae se puede subdividir en seis subfamilias: Hexabothriinae, Erpocotylineae, Dasyonchocotylineae, Neonchocotylineae, Rajonchocotylineae y Heteronchocotylineae. Sin embargo, es importante revisar más ejemplares de cada taxón para lograr obtener una mejor resolución de las relaciones de parentesco entre los géneros.

Por otra parte, con base en los 4 análisis realizados, el género *Erpocotyle*, hecho propuesto por Euzet y Maillard (1974) y Boeger y Kritsky (1989), resulta ser un grupo polifilético. Actualmente se han incluido 20 especies en este género: *Erpocotyle laevis* van Beneden & Hesse, 1863; *E. antarctica* (Hughes, 1928) Price, 1942; *E. canis* (Cerfontaine, 1899) Price, 1942; *E. carcharhini* Watson & Thorson, 1976; *E. caribbensis* Watson & Thorson, 1976; *E. catenulata* (Guberlet, 1933) Yamaguti, 1963; *E. eugalei* Price, 1942; *E. francai* Teindeiro & Valdez, 1955; *E. ginglymostomae* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963; *E. maccallumi* (Price, 1942); *E. macrohystera* Price, 1942; *E. microstoma* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963; *E. modana* Iwata, 1991; *E. pricei* Teindeiro y Valdez, 1955; *E. pseudoacanthi* Teindeiro y Valdez, 1955; *E. schmitti* Suriano y Labriola, 1998; *E. sphyrnae* (MacCallum, 1931) Yamaguti, 1963; *E. striata* (Miller, 1927) Price, 1942; *E. tiburonis* (Brooks, 1934) Yamaguti, 1963, *E. tudes* (Cordero, 1944) Yamaguti, 1963. Algunas de ellas se han sinonimizado con los géneros de *Squalonchocotyle*, *Epicotyle*, *Rajonchocotyle* y *Mobulicola*. Es necesario revisar con detalle a las especies antes mencionadas y realizar un análisis cladístico a nivel de género.

Con respecto a el género *Neonchocotyle*, actualmente se han descrito dos especies: *Neonchocotyle pastinacae* (Ktari y Maillard, 1972) y *Neonchocotyle violantei* (Quiterio et al., 2018); sin embargo, en los análisis 2, 3 y 4 que se incluyeron a las dos especies; el género resultó polifilético. Por lo que es necesario contar con material fresco particularmente de la especie de *Neonchocotyle pastinacae* porque el ejemplar tipo no está disponible en la Colección del Museo de Historia Natural de París y la descripción de la especie es pobre y con escasa información.

De igual forma para el género *Rhinobatonchocotyle*, únicamente se han descrito dos especies: *Rhinobatonchocotyle cyclovaginus* Doran, 1953; y *Rhinobatonchocotyle pacifica* Oliva y Luque, 1995. Ambas especies fueron consideradas en los análisis del presente trabajo; sin embargo, en los análisis 2, 3 y 4 el género *Rhinobatonchocotyle* resultó polifilético. Únicamente se observaron y evaluaron dos ejemplares de *Rhinobatonchocotyle cyclovaginus*, material insuficiente para observar diversas estructuras y las descripciones originales de ambas especies carecen de información.

A futuro es recomendable que se realice un análisis cladístico en el que se incluyan más ejemplares de cada una de las especies analizadas, y más especies de cada

uno de los géneros con la finalidad de poder evaluar la monofilia de los géneros propuestos para Hexabothriidae. Si se incluye un mayor número de ejemplares por especie, se podría tener más información precisa sobre la variación de los caracteres a nivel intraespecífico; que ayudarían a resolver la politomía que se presenta en la topología de los cladogramas.

Así mismo, con base en los análisis 2, 3 y 4, el cladograma en el que se obtuvo mayor resolución fue el de la combinación de caracteres discretos y continuos. Por lo que es importante incluir en los análisis cladísticos caracteres continuos. Así mismo, se recomienda que en futuras descripciones taxonómicas de las especies de Hexabothriidae se incluyan las medidas de los ganchos de los complejos de las escleritas, microganchos y hamuli siguiendo la propuesta de Vaughan y Christison (2012). En su conjunto toda esta información aportará datos más completos que permitan esclarecer las relaciones filogenéticas de los miembros de Hexabothriidae.

Conclusiones

La familia Hexabothriidae incluye monogéneos parásitos de elasmobranquios nivel mundial, y con base en nuestros análisis Hexabothriidae es un grupo monofilético.

Actualmente, se reconocen aproximadamente 17 géneros, con 74 especies. Para esclarecer y obtener una mayor resolución entre los géneros de Hexabothriidae se recomienda incluir en los análisis cladísticos datos morfológicos discretos y continuos de cada uno de los taxa analizados.

Así mismo, se recomienda incluir más de una especie para cada género con el objetivo de evaluar la monofilia de los géneros. En contraste, el género *Erpocotyle* es polifilético, por lo tanto se requiere realizar un análisis cladístico a nivel de género y una revisión taxonómica del mismo.

Los caracteres analizados en los cuatro análisis cladísticos de este trabajo se trataron con un peso de uno. A futuro, se recomienda evaluar los caracteres con la aplicación de diferente peso, particularmente a los caracteres que son homoplesias para dar énfasis en los caracteres homólogos, con el fin de conocer si se obtiene una mayor resolución en los cladogramas.

Literatura

- Agrawal, M., Chisholm, L.A., y Whittington, I. D. 1996. *Pseudoxehabothrium taniurae* n. sp. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gills of *Taeniura lymma* (Dasyatidae) from the Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Parasitology*, 82, 131–136.
- Boeger, W. A., y Kritsky, D. C. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky 1937 (*Platyhelminthes*). *Systematic Parasitology* 26:1–32.
- Boeger, W. A., y Kristky, D. C. 1989. Phylogeny, coevolution, and revision of the Hexabothriidae Price, 1942 (Monogenea). *International Journal for Parasitology*, 19: 425–440.
- Brooks, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30:229-249.
- Brooks, D. R., y McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago, University of Chicago Press.
- Brooks, D. R., y McLennan, D. A. 1993. *Parascript: parasites and the language of evolution*. Smithsonian, Washington, 429 p.
- Brooks, G. L. 1934. Some new ectoparasitic trematodes (Onchocotylineae) from the gills of American sharks. *Parasitology*, 26, 259–267.
- Bullard, S.A., y Dippenaar, S. M. 2003. *Branchotenthes robinoverstreeti* n. gen. and n. sp. (monogenea: Hexabothriidae) from gill filaments of the Bowmouth guitarfish, *Rhina ancylostoma* (Rhynchobatidae), in the Indian Ocean. *Journal of Parasitology*, 89, 595–601.
- Bychowsky, B. E. 1957. Monogenitic trematodes, their systematics and phylogeny.
- Cerfontaine, P. 1899. Contribution à l'étude des Octocotylidés. V. Onchocotylineae (Planches XVIII a XXI). *Archives de Biologie, Grand*, 16, 345–478.
- Chero, J. D., Cruces, C. L., Saez, G., y Luque, J. L. 2018. A new genus and species of the *Dasybatotreminae* Bychowsky, 1957 (Monogenea: Monocotylidae), parasitic on *Hypanus dipterurus* (Jordan & Gilbert) (Myliobatiformes: Dasyatidae) in the Southeastern Pacific Ocean off Peru. *Zootaxa*, 4527(3), 347–356.
- Choudhury, A., y Dick, T. A. 1996. *Diclybothrium atriatum* n. sp. (Monogenea: Diclybothriidae) from North American acipenserid fishes with observations on

- Diclybothrium armatum* and *Diclybothrium hamulatum*. Systematic Parasitology 82(6): 965–976.
- Dillon, W.A., y Hargis, W. J. 1968. Monogenetic trematodes from the Southern Pacific Ocean. Part IV. Polyopisthocotyleids from New Zealand fishes: The families Mezocraeidae, Dicliphoridae, and Hexabothriidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 81, 351–366.
- Domingues, M. V., Pancera N.C.M., y Marques, F.P.L. 2007. Monogenoidean parasites of freshwater stingrays (Rajiformes: Potamotrygonidae) from the Negro River, Amazon, Brazil: species of *Potamotrygonocotyle* (Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle* (Hexabothriidae). *Folia Parasitologica*, 54, 177–190.
- Doran, D. J. 1953. New monogenetic trematodes from the *Shovelnose guitarfish*, *Rhinobatos productus* (Ayres). *Journal of Parasitology*, 39, 145–151.
- Escorcía-Ignacio, R., Pulido-Flores, G., y Monks, S. 2015. Distribution extension of *Dasyonchocotyle dasyatis* (Yamaguti, 1968) Boeger y Kritsky, 1989 (Monogenea: Hexabothriidae) in *Dasyatis longa* (Garman, 1880) (Myliobatiformes: Dasyatidae) from Sinaloa, México, Check List (11) disponible en: doi: <http://dx.doi.org/10.15560/11.1.1528>
- Euzet, L., y Maillard, C. 1974. Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942. Historique, systématique, phylogénese. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3 série, No: 206, Zoologie, 136, 113–141.
- Glennon, V., Chisholm, L. A., y Whittington, I. D. 2005. *Branchotenthes octohamatus* sp. n. (Monogenea: Hexabothriidae) from the gills of the Southern Fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Rhinobatidae) in South Australia: description of adult and larva. *Folia Parasitologica*, 52, 223–230.
- Goloboff, P. A., Farris, James S., y Nixon, K. C. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation available from the authors and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana, Illinois, University of Illinois Press.
- Justine, J.-L. 2011. *Protocotyle euzetmaillardi* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from the bigeye sixgill shark *Hexanchus nakamurai* Teng (Elasmobranchii, Hexanchidae) off New Caledonia. *Systematic Parasitology* 78: 41 – 55. DOI: 10.1007/s11230-010-9275-6

- Ktari, M. H., y Maillard, C. 1972. *Neonchocotyle pastinacae* n. g. n. sp. (Monogenea Hexabothriidae) parasite de *Dasyatis pastinaca* dans le Golfe de Tunis : description de l'adulte et de la larve. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 47: 181-191.
- Llewellyn, J. 1957. The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 36(2), 243-259.
- MacCallum, G. A. 1931 Four new species of trematode worms of the subfamily Onchocotylinae. *Proceedings of the United States National Museum*, Washington, 79 (2892), 1-8.
- Maddison, W. P., y Maddison, D. R. 1992. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc
- Maddison, W. P., y Maddison, D. R. 2019. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>
- Maddison, W. P., Donoghue, M.J., y Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- Maillard, C. 1970. Trois nouvelles espèces d'Hexabothriidae (Monogenea) parasites de Sélaciens du Golfe du Lion. [Three new species of Hexabothriidae (Monogenea) parasites of Selacians in the Gulf of Lion]. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 45(5): 563 – 576 (In French).
- Maillard, C., y Oliver, G. 1966. Monogenea, Hexabothriidae. *Vie et Milieu* 22: 1197-1233.
- Martorelli, S. R., Marcotegui, P.S., y Suriano, D. M. 2008. *Squalonchocotyle squali* MacCallum (Monogenoidea, Hexabothriidae) on *Squalus acanthias* Linnaeus (Elasmobranchii, Squalidae) from the Atlantic coast of Argentina. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3, 14-17.
- Mayes, M.A., Brooks, D. R., y Thorson, T. B. 1981: *Potamotrygonocotyle tsalickisi*, new genus and species (Monogenea: Monocotylidae) and *Paraheteronchocotyle amazonensis*, new genus and species (Monogenea: Hexabothriidae) from *Potamotrygon circularis* Garman (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in northwestern Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 94:1205-1210.

- Mollaret, I., Jamieson, B. G., Adlard, R. D., Hugall, A., Lecointre, G., Chombard, C., y Justine, J. L. 1997. Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 90(2), 433-438.
- Ogawa, K. 1991. Ectoparasites of sawfish, *Pristis microdon*, caught in freshwaters of Australia and Papua New Guinea. University Museum, University of Tokyo. *Nature Culture* 3: 91-101.
- Oliva, M.E., y Luque, J. L. 1995. *Rhinobatonchocotyle pacifica* n. sp. (Cercomeromorphae: Monogenea: Hexabothriidae) parasite of *Rhinobatos planiceps* (Rhinobatidae) from Northern Chile. *Revista de Biología Marina*, 30, 1–5.
- Patella, R., y Bullard, S.A. 2013: Hexabothriids of devil rays (Mobulidae): new genus and species from gill of *Mobula hypostoma* in the Northern Gulf of Mexico and redescription of a congener from *Mobula rochebrunei* in the eastern Atlantic Ocean. *Journal of Parasitology* 99(5): 856 – 867. DOI: 10.1645/12-153.1
- Price, E. W. 1942. North American monogenetic trematodes. V. The family Hexabothriidae, n. n. (Polystomatoidea). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 9: 39–56.
- Quiterio-Rendon, G., Monks, S., y Pulido-Flores, G. 2018. *Neonchocotyle violantei* n. sp. (Monogenea, Hexabothriidae) from *Pseudobatos lentiginosus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae) of Yucatán, Gulf of Mexico. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária, (AHEAD)*, 0-0.
- Rees, G., y Llewellyn, J. 1941. A record of the trematode and cestode parasites of fishes from the Porcupine Bank, Irish Atlantic Slope and Irish Sea. *Parasitology*, 33(4), 390–396.
- Sproston, N. G. 1946. A synopsis of the monogenetic trematodes. *Transcripts of the Zoological Society of London*, 25, 185–600.
- Suriano, D. M., e Incorvaia, I. S. 1982. Sistemática y biología de *Callorhynchocotyle marplatensis* gen. et sp. nov. (Monogenea: Polyopisthocotylea) Parasita de las branquias de *Callorhynchus callorhinchus* (Linne, 1758) Garman, 1904 (Pisces: Holocephali) de la región costera de Mar del Plata. *Comunicaciones del Museo Argentino de ciencias naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales. Parasitologia*, 2, 19–32.
- Swofford, D. W. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign.

- Vaughan, D., y Christison, K? 2012. Towards addressing the current state of confusion within the Hexabothriidae Price, 1942 (1908): *Callorhynchocotyle* Suriano y Incorvaia, 1982 (Monogenea: Hexabothriidae) re-visited, with the preliminary evaluation of novel parameters for measuring haptor armature of hexabothriids. *Zootaxa* 3229: 1–34.
- Watson, D. E., y Thorson, T. B. 1976. *Pristionchocotyle*, n. gen and n. sp. in Thorson (Ed.). Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan lakes. School of Life Sciences, University of Nebraska, Lincoln, 629–640.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, Wiley Interscience.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R., y Funk, V.A. 1991. The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures. Lawrence, Kansas, The University of Kansas Printing Service.
- Yamaguti, S. 1963. *Systema Helminthum: Monogenea and Aspidocotylea IV*. Interscience Publishers, 699 p.
- Yamaguti, S. 1968. *Monogenetic trematodes of Hawaiian fishes*. University of Hawaii, Honolulu, 287 p.
- Zamparo, D., Brooks, D. R., Hoberg, E. P., y McLennan, D. A. 2001. Phylogenetic analysis of the Rhabdocoela (Platyhelminthes) with emphasis on the Neodermata and relatives. *Zoologica Scripta*, 30(1), 59–77.

Glosario

A continuación se describen algunos de los conceptos usados en Monogenea

Abrazadera (= Clamp). Estructuras esclerosadas haptorales que se encuentran, en muchos Polypisthocotylea y consisten en abrazaderas que están soportadas internamente por pinzas duras, que varían en número, capaces de sujetar el tejido branquial del hospedero entre un par de válvulas. El tamaño, forma, arreglo, número de escleritas de sujeción, y número de pinzas son de importancia taxonómica en la diferenciación para los taxa.

Anchor. (= Hamulí, Hamulus). En Hexabothriidae son un par de estructuras esclerosadas, se les conoce como ganchos con forma de anzuelo o ganchitos, que se encuentran entre las ventosas del apéndice haptorale, estas estructuras sirven para fijarse a sus hospederos.

Apéndice haptorale (= Appendix haptorale). Es una extensión muscular de la haptor que generalmente tiene dos anchor terminales, pero en algunos casos pueden tener microganchos, ambos o no tener ninguno.

Ciego intestinales (= Intestinal cecum). Generalmente el intestino se bifurca formando dos ciegos intestinales, cuya morfología es de valor diagnóstico. Estos ciegos pueden ser simples, o pueden presentar ramificaciones laterales, y pueden terminar dentro del haptor o no.

Distal a. (= L. distare, separarse) Perteneciente a cualquier parte de una estructura más alejada de la línea media del cuerpo, o base del accesorio; opuesto a proximal.

Ducto vitelino (= vitelline duct). Uno de los conductos emparejados que conecta las glándulas vitelinas al conducto vitelino común.

Escleritas (= Ganchos; Esclerites; Hooks).

Faringe (= Pharynx). Un órgano de bombeo muscular que se encuentra entre la boca y el esófago que ayuda en la ingestión de comida.

Haptor (= Opisthaptor/Cotyloforo). Órgano de inserción posterior que generalmente tiene componentes adicionales tales como: apéndice haptorale, ganchos marginales, anchor, escleritas, ventosas armadas. La estructura y sus partes duras

son de gran importancia taxonómica importancia en la diferenciación de los órdenes, familias y géneros.

Microganchos (= Hooklets). Pequeños ganchos marginales, son remanentes del estado larval presentes en el haptor.

Oncomiracidio. Larva ciliada, libre nadadora de monogéneos (Rohde, 2005)

Órgano copulador masculino (= Penis/Cirro; Male copulatory organ). Puede ser a menudo muscular, un tubo esclerotizado, o cirro eversible (ya sea armado con espinas, o sin espinas).

Ovario (= Germarium; Ovary). Es la parte del ovario que contiene óvulos en desarrollo, o células que dan lugar a estos (especialmente, en platelmintos, en contraste con el vitellario). Germarium es el sinónimo mal utilizado para definir al ovario en algunas publicaciones de monogenea (Boeger y Kritsky, 1993; Domingues et al., 2007).

Proximal a. (L. proximus, más cercano). Hacia o más cerca del lugar de unión o referencia del centro o la línea media del cuerpo.

Son estructuras de soporte esclerosadas asociadas con ventosas del haptor. Es un órgano adhesivo siempre lleva anzuelos, el arreglo, las formas y los tamaños de los que son característicos de la especie.

Teratológica. Rama de la embriología que trata sobre las causas, desarrollo, descripción y clasificación de las malformaciones en el desarrollo embrionario. Se refiere al desarrollo anormal (malformaciones) congénitas en el hombre, animales y plantas.

Vaso deferente. Cada testículo tiene un canal espermático el cual se unen y forman un vaso eferente común.

Vasos eferentes. Ducto eyaculador que va de testículo al conducto deferente, se encarga de conducir a los espermatozoides.

Ventosa oral (= Prohaptor). Son estructuras de fijación adhesivas musculares y/o glandulares semiredondas situadas en la región posterior del haptor.

Vesícula seminal enantiomorfismo. Los especímenes de esta familia Hexabothriidae pueden presentar una vesícula seminal con enantiomorfismo como la especie de *Mobulicola enantiomorphica* Patella & Bullard, 2001, esta especie exhibe

orientaciones tanto dextrales como sinistralas de los tractos genitales masculinos (enantiomorfismo).

Vitellaria. Usualmente glándulas extensas que producen nutrientes para el desarrollo del oncomiracidio y proteínas para la formación de cáscaras de huevo.

A continuación se describen algunos de los conceptos usados en Taxonomía y Sistemática

Árbol (= Tree). Es una estructura de ramificación, que puede contener reticulación, así como ramas. Un árbol puede estar enraizado o no enraizado, y está compuesto de varias partes.

Árbol filogenético (= Phylogenetic tree). Gráfico que representa las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxones tal como son entendidas por un investigador particular. Es una hipótesis sobre las relaciones de parentesco de un nivel de taxón.

Argumentación de caracteres (= Character argumentation). Es el proceso lógico de determinar qué caracteres en las series de transformación son plesiomórficos y que son apomórficos.

Carácter (= Character). Un rasgo que es una parte observable, o un atributo de un organismo.

Carácter apomórfico (= Apomorphic carácter). Carácter derivado de un estado ancestral.

Carácter plesiomórfico (= Plesiomorphic character). Estado ancestral de un carácter.

Categoría (= Category). El taxón indica su lugar relativo en la jerarquía de la clasificación.

Clado (= Clade). Es un grupo monofilético. También se le denomina en la biología a cada una de las ramificaciones que se obtiene después de hacer un único corte en el árbol filogenético. Empieza con un ancestro común, y consta de todos sus descendientes, que forman una única rama en el árbol de la vida.

Cladogénesis (= Cladogenesis). Ramificación, o evolución divergente que es causada por especiación.

Cladogramas (= Cladograms). Esquema dicotómico que muestra una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de varios taxones. Se construye en los supuestos del análisis cladista.

Dentro del grupo (Ingroup). Es el grupo de interés en estudio.

Descendiente genealógico (= Genealogic descent). El nivel de taxón, es basado en la proposición de que las especies dan lugar a especies hijas, a través de una serie de mecanismos denominados especiación.

Diagrama de Venn (= Venn diagram). Es una representación gráfica de las relaciones entre taxones usando círculos y elipses internas. Las elipses toman el lugar de las conexiones internodales. Un diagrama de Venn típico se contrasta con un árbol filogenético.

Especiación (= Speciation). Proceso de formación de nuevas especies en un grupo.

Especies (= Species). Una especie es un linaje, que se define como el conjunto de organismos o poblaciones naturales capaces de entrecruzarse, y de producir descendencia fértil.

Fuera del grupo (= Outgroup). Es cualquier grupo usado en el análisis que no se incluye en el taxón de estudio. Se utiliza para fines comparativos, y debe ser lo más cercano posible al grupo interno, preferentemente su grupo hermano.

Genealogía (= Genealogy). Es una representación gráfica de ancestros y descendientes.

Grado (= Grade). Es un taxon artificial. Los taxa de grado son frecuentemente parafiléticos y en algún momento polifiléticos, pero se supone que representan algún nivel de progreso evolutivo, nivel de organización o nivel de adaptación.

Grupo hermano (= Sistergroup). Es el taxón genealógicamente más relacionado con el grupo hermano. El ancestro puede estar dentro del grupo este puede ser su hermano porque el ancestro es miembro del grupo.

Grupo monofilético (= Monophyletic group). Grupo natural, que contiene al ancestro inmediato y a todos sus descendientes.

Grupo parafilético (= Paraphyletic groups). Es un grupo artificial que contiene el ancestro inmediato más reciente y la mayoría, pero excluye a alguno de sus descendientes.

Homólogos (=Homologues). Es semejante a otra cosa por tener en común con ella características referidas a su naturaleza, función o clase.

Homoplasia (= Homoplasy). Caracteres aparentemente similares que resultan de evolución independiente, a partir de estructuras diferentes en linajes separados, debida a convergencia evolutiva (caracteres análogos).

Internodo (= Internode). Es una línea que conecta dos eventos de especiación y representa al menos una especie ancestral.

Matriz de datos (= Data matrix). Código de caracteres y base de datos. Cuando se utiliza una computadora, el investigador produce una matriz de datos.

Nodo (= node). El punto donde cada rama se bifurca o termina, representa un evento de especiación.

Nodo terminal (= Terminal Node). Cuando el linaje termina en él. Normalmente corresponde a los taxones observados, y comunmente se les llama simplemente terminales.

Optimización de caracteres (= Character optimización). Consiste en argumentos *a posteriori* sobre cómo un carácter particular debe ser polarizado dada una topología de árbol particular. La optimización de caracteres puede parecer *a priori* cuando se utiliza en un programa de computadora, pero no lo es.

Polaridad (= Polarity). En un carácter, es la determinación del estado plesiomórfico y apomórfico.

Polarización de Caracteres (= Character polarización). Tres (o más) caracteres son homólogos si cumplen la condición.

Rama (=Branch): Es una línea que conecta un punto de ramificación a un taxón terminal. Con un punto de ramificación.

Series de no transformación (= Unpolarized transformation series). Es aquel en el que no se ha especificado la dirección de la evolución del carácter.

Series de transformación (= Transformation series). Es un grupo de caracteres homólogos, Si se ordena la serie de transformación, se especifica una trayectoria particular de evolución posible, pero no necesariamente la dirección que podría tomar. Todas las series de transformación que contienen sólo dos caracteres homólogos se ordenan automáticamente pero no necesariamente se polarizan. Las

series de transformación que tienen más de dos caracteres se denominan Multicaracter (o multiestado) serie de transformación.

Sistemática (= Systematic). es la ciencia que se encarga de determinar las relaciones evolutivas que existen entre los organismos.

Taxón (Taxon). Grupo de organismos a los que se da un nombre. En principio cualquier rango taxonómico es un taxón. Hay dos tipos de taxones: Naturales y Artificiales.

Taxón artificial (= Artificial taxon). Es aquella que no corresponde a una unidad involucrada en el proceso evolutivo, o a una unidad de historia evolutiva.

Taxón natural (= Natural taxon). Es un grupo de organismo que existen en la naturaleza como resultado de la evolución.

Taxonomía (Taxonomy). Es la rama de la Biología que encargada de nombrar y clasificar a los organismos.

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter							
Esclerita 1 largo de la circunferencia	1361.766	912.687	382.899	321.674	727.295	1106.199	313.474
Esclerita 1 largo total	612.728	416.791	176.486	161.123	358.468	468.964	138.802
Esclerita 1 diámetro total	408.597	416.343	108.333	111.803	151.799	280.546	84.516
Esclerita 1 ancho del mango	97.257	52.649	21.087	22.353	43.300	54.078	18.212
Esclerita 1 longitud del mango	564.643	438.209	176.630	153.934	360.112	468.801	137.941
Esclerita 1 diámetro interno	308.915	220.000	91.196	73.856	163.896	230.995	69.463
Esclerita 1 apertura del ángulo	390.868	299.590	113.116	139.914	253.226	348.899	90.853
Esclerita 1 apertura del ángulo	65	68	58	76	77	71	64
Esclerita 1 apertura del ángulo	386.854	298.545	77.319	106.760	229.684	247.798	96.719
Esclerita 1 apertura del ángulo	346.463	229.216	113.406	87.411	180.521	332.626	71.719
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	84.630	34.664	48.442	30.794	21.650	93.271	28.158
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	131.711	94.478	20.833	20.815	64.175	93.271	20.180
Esclerita 2 largo de la circunferencia	1363.857	524.272	451.775	363.698	742.126	1048.068	337.736
Esclerita 2 largo total	604.449	523.690	199.783	173.247	353.401	500.580	157.998
Esclerita 2 diámetro total	391.119	308.697	138.514	111.910	207.230	313.022	98.195
Esclerita 2 ancho del mango	101.856	75.473	25.471	21.316	40.012	57.728	17.309
Esclerita 2 longitud del mango	584.964	518.268	192.428	159.728	356.495	500.502	155.722
Esclerita 2 diámetro interno	287.674	236.790	114.022	93.205	162.868	257.689	78.774
Esclerita 2 apertura del ángulo	56	67	55	63	67	67	61
Esclerita 2 apertura del ángulo	361.766	257.715	125.870	115.701	244.945	270.402	110.747
Esclerita 2 apertura del ángulo	312.343	304.803	137.065	99.678	163.051	345.015	82.937
Esclerita 2 apertura del ángulo	320.120	303.421	120.616	116.917	233.180	341.306	91.468

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter							
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	94.163	84.934	59.601	34.585	32.966	41.422	2368.745
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	169.175	126.019	30.942	31.831	61.275	119.590	38.249
Esclerita 3 largo de la circunferencia	1253.136	1093.331	954.052	530.551	623.813	986.360	413.179
Esclerita 3 largo total	522.245	547.741	367.775	281.873	317.063	440.426	158.542
Esclerita 3 diámetro total	387.941	311.370	245.222	154.192	170.125	256.003	97.735
Esclerita 3 ancho del mango	88.811	70.700	72.286	51.888	30.875	56.193	18.658
Esclerita 3 longitud del mango	512.878	518.294	339.182	245.317	323.594	393.807	155.306
Esclerita 3 diámetro interno	301.221	233.746	175.612	106.911	136.375	202.508	79.918
Esclerita 3 apertura del ángulo	53	70	80	92	70	67	56
Esclerita 3 apertura del ángulo	352.985	256.122	225.688	169.449	211.625	208.093	102.675
Esclerita 3 apertura del ángulo	319.033	351.603	229.855	139.464	134.938	292.097	80.630
Esclerita 3 apertura del ángulo	296.705	356.815	292.164	222.130	209.375	280.851	95.082
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	104.700	92.930	55.619	156.154	33.406	717.692	31.514
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	119.167	114.577	45.986	131.346	56.250	205.962	26.251
Esclerita 1 prima largo de la circunferencia	1362.602	467.821	463.582	398.835	721.700	882.476	275.759
Esclerita 1 prima largo total	596.254	262.964	215.224	188.186	376.183	423.663	132.158
Esclerita 1 prima diámetro total	440.375	262.964	125.921	114.601	210.585	269.959	80.640
Esclerita 1 prima ancho del mango	108.379	44.500	28.726	24.501	40.068	41.255	17.166
Esclerita 1 prima longitud del mango	587.556	464.893	224.159	173.461	375.934	427.709	130.865
Esclerita 1 prima diámetro interno	334.588	61.000	103.686	88.020	172.603	225.274	65.033
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	362.101	300.607	123.678	117.346	271.046	301.303	86.690
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	57	65	66	70	70	68	67

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter							
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	369.962	229.929	120.994	104.659	178.362	291.564	66.940
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	384.512	316.143	100.361	103.619	258.001	245.885	88.351
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	129.453	107.607	57.131	47.005	56.227	32.888	22.580
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	127.195	2557.143	23.958	31.323	29.732	98.251	21.288
Esclerita 2 prima largo de la circunferencia	1478.257	1180.752	459.012	404.032	751.384	946.094	350.755
Esclerita 2 prima largo total	596.170	526.217	216.855	188.024	363.019	468.714	165.487
Esclerita 2 prima diámetro total	413.698	345.170	146.078	131.169	194.465	283.452	100.690
Esclerita 2 prima ancho del mango	99.097	69.100	29.449	27.298	43.836	50.320	21.031
Esclerita 2 prima longitud del mango	572.337	516.298	208.635	173.024	368.962	455.149	156.924
Esclerita 2 prima diámetro interno	316.106	270.022	119.683	101.935	149.937	231.108	83.175
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	54	67	71	70	76	68	62
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	378.073	273.857	148.115	118.669	175.377	319.673	87.381
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	334.002	325.074	141.968	128.427	194.088	246.911	106.148
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	320.706	280.199	169.231	143.669	229.906	308.807	100.669
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	113.397	136.468	39.593	34.839	80.786	37.180	32.204
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	149.691	73.193	26.018	31.371	38.113	110.192	31.234
Esclerita 3 prima largo de la circunferencia	1244.941	1129.970	1013.893	599.550	648.731	999.000	306.050
Esclerita 3 prima largo total	519.736	557.643	388.630	293.003	321.163	447.519	146.780
Esclerita 3 prima diámetro total	378.993	320.407	246.235	185.434	167.512	251.794	82.547
Esclerita 3 prima ancho del mango	90.149	68.336	71.423	58.306	43.255	53.550	16.222
Esclerita 3 prima longitud del mango	496.404	520.444	360.128	259.574	319.585	435.267	146.144
Esclerita 3 prima diámetro interno	277.973	251.694	178.878	97.381	134.963	205.687	65.751

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter														
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	57	Branchotenthes rinoverstreeti	65	Callorhynchocotyle HWML 20705-B	79	Dasyonchocotyle HWML 1706	85	Dasyonchocotyle dasyatis (SIN -04-05-07-01)	77	Erpocotyle microstoma HWML 1431-A	999	Erpocotyle microstoma HWML 1431-B	66	Erpocotyle tiburonis HWML 1366-A
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	326.392		272.703		237.801		163.912		158.787		999.000		66.940	
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	316.525		321.875		240.324		188.175		169.245		216.527		93.847	
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	298.963		315.248		316.755		233.961		206.405		999.000		89.315	
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	99.599		86.483		55.083		38.011		69.152		999.000		19.934	
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	111.641		153.953		39.194		35.106		30.322		103.702		34.065	

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter								
Esclerita 1 largo de la circunferencia	282.707	421.928	999	550.933	786.889	3418.889	478.108	Erpocotyle tiburonis HWML 1366-B
Esclerita 1 largo total	121.948	184.293	221.850	272.466	325.888	1447.222	218.335	Heteronchocotyle leucas HWML 1443
Esclerita 1 diámetro total	77.289	121.928	92.886	116.261	239.697	1173.704	218.100	Hexabothrium canicula HMWL 1408-A
Esclerita 1 ancho del mango	18.114	35.868	30.081	33.131	36.297	200.370	27.580	Hexabothrium canicula HMWL 1408-B
Esclerita 1 longitud del mango	120.305	185.407	999.000	273.195	283.035	1452.222	229.554	Mubolicola dibium
Esclerita 1 diámetro interno	58.979	93.856	999.000	85.706	194.537	961.667	115.246	Mubolicola enantiomorphica
Esclerita 1 apertura del ángulo	62.930	100.346	999.000	999.000	177.845	1012.963	156.939	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-02
Esclerita 1 apertura del ángulo	58	51	999	999	50	55	68	
Esclerita 1 apertura del ángulo	74.257	120.776	999.000	999.000	209.833	1049.074	156.392	
Esclerita 1 apertura del ángulo	56.221	99.846	999.000	110.077	222.883	1108.704	120.074	
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	35.094	38.441	999.000	999.000	72.838	262.778	18.159	
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	29.245	32.988	999.000	21.208	70.531	248.148	49.492	
Esclerita 2 largo de la circunferencia	999.000	900.235	524.085	584.304	775.417	3322.963	281.607	
Esclerita 2 largo total	999.000	374.726	215.244	285.639	327.527	1433.333	281.294	
Esclerita 2 diámetro total	999.000	267.281	174.797	152.751	234.173	1141.481	165.813	
Esclerita 2 ancho del mango	999.000	87.539	35.061	54.025	38.847	200.370	40.539	
Esclerita 2 longitud del mango	999.000	345.337	212.703	290.413	296.449	1446.852	278.382	
Esclerita 2 diámetro interno	999.000	184.757	135.942	98.989	194.052	919.074	127.189	
Esclerita 2 apertura del ángulo	999	49	50	84	55	55	67	
Esclerita 2 apertura del ángulo	999.000	180.290	179.404	93.083	199.939	984.815	138.428	
Esclerita 2 apertura del ángulo	999.000	221.199	137.737	154.025	231.502	1128.519	163.722	
Esclerita 2 apertura del ángulo	999.000	179.154	134.180	170.388	201.214	993.704	162.979	

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter								
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	999.000	47.022	26.762	27.225	58.877	286.296	45.622	Epocotyle tiburonis HWML 1366-B
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	999.000	95.180	29.878	60.194	75.326	282.778	67.690	Heteronchocotyle leucas HWML 1443
Esclerita 3 largo de la circunferencia	999.000	999.000	534.916	583.592	762.064	3100.000	586.415	Hexabothrium canicula HMWL 1408-A
Esclerita 3 largo total	999.000	241.602	246.516	290.698	320.000	1336.296	293.784	Hexabothrium canicula HMWL 1408-B
Esclerita 3 diámetro total	999.000	61.992	177.948	124.397	227.071	1023.519	167.005	Mubolicola dibium
Esclerita 3 ancho del mango	999.000	13.047	45.176	54.199	41.700	194.630	37.920	Mubolicola enantiomorphica
Esclerita 3 longitud del mango	999.000	228.203	226.263	282.558	300.152	1345.556	277.991	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-02
Esclerita 3 diámetro interno	999.000	47.695	133.308	80.362	184.825	835.185	125.371	
Esclerita 3 apertura del ángulo	999	999	70	100	55	60	70	
Esclerita 3 apertura del ángulo	999.000	999.000	175.881	77.218	197.147	875.000	137.373	
Esclerita 3 apertura del ángulo	999.000	93.125	150.727	125.215	210.744	1071.852	188.585	
Esclerita 3 apertura del ángulo	999.000	999.000	189.012	154.091	191.806	980.556	191.380	
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	999.000	999.000	30.283	22.545	74.112	185.926	49.844	
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	999.000	14.023	23.047	999.000	72.291	258.889	61.454	
Esclerita 1 prima largo de la circunferencia	292.390	914.088	576.056	530.057	834.780	3394.259	478.108	
Esclerita 1 prima largo total	118.564	420.067	244.495	289.705	319.697	1400.741	218.335	
Esclerita 1 prima diámetro total	79.969	214.686	160.520	128.580	240.607	1153.889	218.100	
Esclerita 1 prima ancho del mango	19.679	74.851	37.821	28.823	41.275	189.259	27.580	
Esclerita 1 prima longitud del mango	118.955	420.067	246.908	291.909	311.745	1430.556	229.554	
Esclerita 1 prima diámetro interno	58.842	144.656	126.207	98.180	192.231	951.481	115.246	
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	55.692	220.516	108.107	999.000	145.675	938.519	156.939	
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	41	77	45	999	50	51	68	

Carácter								
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	52.328	151.084	125.000	119.134	214.385	1001.481	156.392	Erpocotyle tiburonis HWML 1366-B
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	72.574	191.181	140.309	999.000	208.862	1133.519	120.074	Heteronchocotyle leucas HWML 1443
Esclerita 1 prima longitud de la curvatu	37.031	115.396	84.087	999.000	89.165	247.407	18.159	Hexabothrium canicula HMWL 1408-A
Esclerita 1 prima longitud de la curvatu	30.047	102.765	32.843	61.792	80.061	249.074	49.492	Hexabothrium canicula HMWL 1408-B
Esclerita 2 prima largo de la circunferer	335.583	999.000	644.297	653.212	783.490	1996.111	281.607	Mubolicola dibium
Esclerita 2 prima largo total	134.018	999.000	307.547	289.691	317.269	1403.519	281.294	Mubolicola enantiomorphica
Esclerita 2 prima diámetro total	90.767	211.719	201.672	197.680	223.794	1086.667	165.813	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-02
Esclerita 2 prima ancho del mango	24.374	12.153	53.473	50.892	35.812	186.667	40.539	
Esclerita 2 prima longitud del mango	134.468	209.201	308.105	294.251	287.041	1430.741	278.382	
Esclerita 2 prima diámetro interno	68.525	43.533	152.015	149.048	180.941	904.259	127.189	
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	45	999	75	51	50	57	67	
Complex 2 prima apertura angle f-j	64.613	999.000	208.877	150.496	195.630	1043.704	138.428	
Complex 2 prima apertura angle f-k	74.609	999.000	179.331	193.874	203.885	996.667	163.722	
Complex 2 prima apertura j-k	55.145	182.465	234.648	165.206	168.923	991.667	162.979	
Complex 2 prima hook side curve length l-m	47.653	999.000	62.693	26.626	76.358	286.111	45.622	
Complex 2 prima shaft side curve length n-o	28.502	7.552	34.477	72.819	75.083	285.370	67.690	
Complex 3 prima circumference length	302.700	999.000	564.357	999.000	834.780	3143.519	586.415	
Complex 3 prima total length a-b	133.196	242.795	224.311	999.000	319.697	1331.111	293.784	
Complex 3 prima total diameter c-d	75.939	72.830	177.603	999.000	240.607	1029.815	167.005	
Complex 3 prima shaft width e-f	15.082	17.448	45.559	999.000	41.275	226.111	37.920	
Complex 3 prima shaft length h-i	132.316	228.559	219.028	999.000	311.745	1336.852	277.991	
Complex 3 prima inner diameter f-g	58.529	57.899	137.787	999.000	192.231	860.000	125.371	

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter							
Complex 3 prima aperture angle x	58	999	50	999	40	60	70
Complex 3 prima aperture angle f-j	52.152	999.000	143.645	999.000	214.385	980.000	137.373
Complex 3 prima aperture angle f-k	74.609	114.714	151.263	999.000	208.862	993.704	188.585
Complex 3 prima aperture j-k	62.109	999.000	122.282	999.000	145.675	1006.852	191.380
Complex 3 prima hook side curve length l-m	37.950	999.000	56.202	999.000	89.165	208.333	49.844
Complex 3 prima shaft side curve length n-o	25.450	20.833	28.982	999.000	80.061	230.926	61.454
	Erpocotyle tiburonis HWML 1366-B			Heteronchocotyle leucas HWML 1443			
			Hexabothrium canicula HMWL 1408-A			Hexabothrium canicula HMWL 1408-B	
					Mubolicola dibium		
						Mubolicola enantiomorphica	
						Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-02	

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-05	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-07	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-10	Paraheteronchocotyle HMWL 21391	Pristonchocotyle intermedia	Pristonchocotyle papuensis	Protocotyle euzetmaillardi
Esclerita 1 largo de la circunferencia	250.088	253.447	249.816	999	53.315	333.295	673.727
Esclerita 1 largo total	125.286	113.139	118.924	238.844	21.745	137.940	322.934
Esclerita 1 diámetro total	61.885	63.585	58.879	131.443	17.770	85.876	197.099
Esclerita 1 ancho del mango	7.953	10.077	13.318	35.567	4.877	26.412	40.668
Esclerita 1 longitud del mango	115.444	107.786	117.124	234.904	20.481	100.979	315.435
Esclerita 1 diámetro interno	49.319	54.359	50.389	102.172	12.451	63.259	157.745
Esclerita 1 apertura del ángulo	77.592	51.318	67.164	999.000	15.776	71.721	243.897
Esclerita 1 apertura del ángulo	75	48	71	999	65	40	76
Esclerita 1 apertura del ángulo	61.116	55.251	57.958	115.317	14.525	65.232	187.356
Esclerita 1 apertura del ángulo	62.368	67.437	64.546	999.000	14.450	79.614	213.957
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	17.663	18.836	16.162	999.000	4.696	24.135	40.722
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	25.615	24.534	23.322	114.359	3.487	33.887	53.093
Esclerita 2 largo de la circunferencia	243.168	255.718	229.419	539.746	69.746	394.012	739.245
Esclerita 2 largo total	118.190	118.674	113.298	265.831	27.292	153.992	365.517
Esclerita 2 diámetro total	60.479	63.200	58.265	154.341	21.141	110.542	213.300
Esclerita 2 ancho del mango	12.039	13.260	14.096	41.504	5.570	31.269	45.703
Esclerita 2 longitud del mango	113.598	118.836	104.521	263.585	23.038	126.025	357.526
Esclerita 2 diámetro interno	49.341	51.277	59.268	116.991	15.580	81.170	168.199
Esclerita 2 apertura del ángulo	80	65	81	83	45	40	80
Esclerita 2 apertura del ángulo	58.985	54.319	58.061	147.493	15.878		207.225
Esclerita 2 apertura del ángulo	62.742	64.152	56.608	152.695	18.519	96.995	236.617
Esclerita 2 apertura del ángulo	74.868	63.605	72.709	198.653	15.776	60.603	288.342

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-05	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-07	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-10	Paraheteronchocotyle HMWL 21391	Pristonchocotyle intermedia	Pristonchocotyle papuensis	Protocotyle euzetmaillardi
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	15.488	20.843	19.558	52.358	3.348	23.945	45.265
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	25.308	26.764	19.558	45.734	7.500		55.829
Esclerita 3 largo de la circunferencia	242.377	250.223	223.813	999.000	79.133	437.196	628.024
Esclerita 3 largo total	120.584	117.660	116.326	999.000	23.442	192.130	324.795
Esclerita 3 diámetro total	63.247	67.315	50.859	999.000	23.442	132.286	182.978
Esclerita 3 ancho del mango	15.378	13.504	11.088	20.359	5.486	34.305	49.699
Esclerita 3 longitud del mango	110.567	114.396	108.899	205.127	26.018	149.894	317.132
Esclerita 3 diámetro interno	51.230	56.367	42.083	999.000	16.919	104.091	135.632
Esclerita 3 apertura del ángulo	76	60	81	999	48	52	89
Esclerita 3 apertura del ángulo	63.071	58.698	45.540	999.000	17.421	104.698	181.062
Esclerita 3 apertura del ángulo	64.521	79.947	68.208	109.244	20.862	129.630	195.676
Esclerita 3 apertura del ángulo	78.559	69.161	75.123	999.000	15.971	99.461	257.471
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	19.069	20.843	16.489	999.000	3.534	22.617	42.200
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	19.881	26.764	12.316	999.000	9.861	55.518	38.807
Esclerita 1 prima largo de la circunferencia	242.377	225.142	242.778	626.714	54.226	333.295	684.127
Esclerita 1 prima largo total	120.540	99.270	113.953	299.031	23.308	118.587	326.984
Esclerita 1 prima diámetro total	64.763	69.465	63.789	179.098	15.729	94.718	197.865
Esclerita 1 prima ancho del mango	16.147	11.557	15.057	36.960	3.478	28.043	44.718
Esclerita 1 prima longitud del mango	114.367	98.256	107.017	284.091	19.053	113.730	318.008
Esclerita 1 prima diámetro interno	49.802	59.590	49.693	143.741	12.326	68.040	161.357
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	77.438	67.863	67.471	190.574	12.832	52.672	245.868
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	76	58	65	63	52	45	76

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-05	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-07	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-10	Paraheteronchocotyle HMWL 21391	Pristonchocotyle intermedia	Pristonchocotyle papuensis	Protocotyle euzetmaillardi
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	66.652	68.431	52.966	149.329	12.674	72.101	193.870
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	59.754	68.775	67.062	204.732	15.683	70.735	208.593
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	16.432	19.546	15.753	47.243	2.473	30.168	36.125
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	19.947	17.397	23.854	68.182	5.561	30.320	57.417
Esclerita 2 prima largo de la circunferencia	226.538	239.903	999.000	505.828	53.575	390.862	722.551
Esclerita 2 prima largo total	116.454	117.356	999.000	255.748	25.846	152.892	363.820
Esclerita 2 prima diámetro total	62.149	68.694	999.000	139.027	19.760	117.335	212.808
Esclerita 2 prima ancho del mango	16.520	12.287	999.000	30.627	5.063	28.043	45.101
Esclerita 2 prima longitud del mango	115.510	116.464	999.000	245.217	22.824	125.455	349.973
Esclerita 2 prima diámetro interno	44.881	58.921	999.000	106.190	14.790	91.037	163.602
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	84	66	999	76	40	46	80
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	64.323	69.059	999.000	165.233	14.925	91.834	203.558
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	55.536	68.390	999.000	115.514	16.561	113.009	242.474
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	81.107	74.513	999.000	168.650	11.107	81.512	294.581
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	22.166	19.586	999.000	28.658	8.206	28.081	41.762
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	15.026	24.371	999.000	54.220	3.143	43.071	51.177
Esclerita 3 prima largo de la circunferencia	250.242	251.318	241.530	999.000	79.436	470.363	684.127
Esclerita 3 prima largo total	122.496	122.283	119.026	243.770	31.291	189.132	326.984
Esclerita 3 prima diámetro total	62.105	64.457	66.101	89.429	22.619	142.114	197.865
Esclerita 3 prima ancho del mango	16.608	7.725	14.362	26.045	5.170	38.517	44.609
Esclerita 3 prima longitud del mango	110.984	118.532	118.003	999.000	25.098	158.090	318.008
Esclerita 3 prima diámetro interno	47.540	57.198	54.194	999.000	16.575	103.446	161.357

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter							
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	77	66	72	999	45	50	89
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	64.807	64.943	64.730	999.000	16.956	102.876	193.870
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	52.790	69.951	66.387	999.000	20.509	125.759	208.593
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	75.220	73.520	71.849	999.000	1478.985	102.155	240.941
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	24.319	19.627	26.207	999.000	4.375	56.315	36.125
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	16.652	30.535	21.645	999.000	9.438	35.519	57.417
	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-05	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-07	Neonchocotyle violantei UAEH-99-038-01-10	Paraheteronchocotyle HMWL 21391	Pristonchocotyle intermedia	Pristonchocotyle papuensis	Protocotyle euzetmaillardi

Carácter						
Esclerita 1 largo de la circunferencia	555.979	331.776	305.849	909.563	334.069	297.636
Esclerita 1 largo total	245.219	158.308	141.125	438.532	144.465	134.736
Esclerita 1 diámetro total	157.450	98.775	76.716	160.992	100.490	94.451
Esclerita 1 ancho del mango	42.877	37.251	25.683	47.262	24.898	18.610
Esclerita 1 longitud del mango	238.082	153.407	136.513	433.571	123.243	132.272
Esclerita 1 diámetro interno	114.737	66.424	40.240	201.151	78.329	77.163
Esclerita 1 apertura del ángulo	194.062	116.194	76.125	258.095	73.468	87.520
Esclerita 1 apertura del ángulo	80	88	75	64	50	54
Esclerita 1 apertura del ángulo	143.176	93.453	64.502	206.706	96.017	85.517
Esclerita 1 apertura del ángulo	154.890	78.714	60.572	263.611	75.184	87.680
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	22.010	29.632	28.081	57.540	17.422	30.449
Esclerita 1 longitud de la curvatura del mango	38.246	21.401	22.694	108.611	38.317	29.167
Esclerita 2 largo de la circunferencia	925.742	557.759	382.694	888.101	369.585	311.526
Esclerita 2 largo total	264.179	226.424	149.649	431.931	166.331	139.016
Esclerita 2 diámetro total	164.424	173.801	107.159	258.013	106.100	87.028
Esclerita 2 ancho del mango	48.488	58.208	29.834	47.636	25.064	23.454
Esclerita 2 longitud del mango	259.003	222.489	150.867	420.272	143.729	140.823
Esclerita 2 diámetro interno	116.481	118.403	79.059	213.742	81.207	65.161
Esclerita 2 apertura del ángulo	78	56	41	58	58	68
Esclerita 2 apertura del ángulo	165.078	118.403	77.768	206.010	101.455	68.956
Esclerita 2 apertura del ángulo	143.340	148.613	82.970	296.595	85.381	84.277
Esclerita 2 apertura del ángulo	201.852	38.193	61.919	259.375	89.341	88.715

Carácter						
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	31.109	48.876	30.055	46.474	21.318	23.072
Esclerita 2 longitud de la curvatura del mango	35.685	999.000	38.727	86.819	41.139	32.932
Esclerita 3 largo de la circunferencia	555.979	999.000	518.969	774.958	331.764	322.939
Esclerita 3 largo total	24521.929	234.375	210.650	404.326	152.954	156.953
Esclerita 3 diámetro total	157.450	160.538	148.341	183.902	98.138	80.641
Esclerita 3 ancho del mango	42.877	52.725	41.749	50.208	22.132	18.547
Esclerita 3 longitud del mango	238.082	228.161	205.448	397.962	132.320	156.495
Esclerita 3 diámetro interno	114.737	110.138	107.040	141.764	71.126	60.908
Esclerita 3 apertura del ángulo	80	999	50	89	59	72
Esclerita 3 apertura del ángulo	143.176	999.000	106.345	160.233	83.027	84.034
Esclerita 3 apertura del ángulo	154.890	999.000	116.704	188.311	83.241	69.963
Esclerita 3 apertura del ángulo	194.062	999.000	92.960	241.348	87.179	63.114
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	22.010	999.000	32.399	77.163	22.025	16.465
Esclerita 3 longitud de la curvatura del mango	38.246	54.215	60.471	48.087	41.695	38.447
Esclerita 1 prima largo de la circunferencia	555.979	999.000	343.825	893.294	316.585	151.040
Esclerita 1 prima largo total	245.219	169.066	152.351	423.016	140.339	65.740
Esclerita 1 prima diámetro total	157.450	107.542	105.040	262.738	91.605	42.400
Esclerita 1 prima ancho del mango	42.877	20.980	30.139	46.746	19.547	9.300
Esclerita 1 prima longitud del mango	238.082	166.080	151.653	423.770	138.358	64.330
Esclerita 1 prima diámetro interno	114.737	75.766	76.096	218.175	70.629	34.000
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	194.062	999.000	101.793	260.754	77.900	35.580
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	80	999	70	60	60	55

Carácter						
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	143.176	77.106	88.207	221.468	82.925	38.970
Esclerita 1 prima apertura del ángulo	154.890	999.000	91.713	291.786	75.940	39.030
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	22.010	999.000	32.849	65.397	15.768	16.560
Esclerita 1 prima longitud de la curvatura	38.246	43.377	24.721	78.254	29.003	11.830
Esclerita 2 prima largo de la circunferencia	925.742	999.000	479.359	928.034	351.798	170.790
Esclerita 2 prima largo total	264.179	194.755	197.987	452.589	156.785	77.040
Esclerita 2 prima diámetro total	164.424	143.874	148.339	250.121	100.599	50.690
Esclerita 2 prima ancho del mango	48.488	42.764	45.426	42.152	30.351	10.870
Esclerita 2 prima longitud del mango	259.003	193.453	190.422	446.561	135.552	74.730
Esclerita 2 prima diámetro interno	116.481	104.135	105.512	208.617	75.599	41.160
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	78	999	50	59	61	60
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	165.078	999.000	121.443	200.890	86.965	43.350
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	143.340	999.000	105.121	303.843	84.824	49.620
Esclerita 2 prima apertura del ángulo	201.852	999.000	97.439	266.545	84.675	45.800
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	31.109	47.473	36.317	60.518	13.955	19.150
Esclerita 2 prima longitud de la curvatura	35.685	999.000	56.959	93.285	40.197	17.070
Esclerita 3 prima largo de la circunferencia	555.979	556.795	519.251	797.879	336.408	161.710
Esclerita 3 prima largo total	24521.929	208.757	210.286	374.293	158.711	74.040
Esclerita 3 prima diámetro total	157.450	171.766	157.048	222.171	102.911	46.750
Esclerita 3 prima ancho del mango	42.877	53.125	45.507	44.676	27.697	9.180
Esclerita 3 prima longitud del mango	238.082	211.337	209.978	371.506	143.686	74.930
Esclerita 3 prima diámetro interno	114.737	119.404	108.855	176.913	77.140	36.690

ANEXO 1. Base de datos de las medidas de los complejos de las escleritas de algunos miembros de Hexabothriidae

Carácter						
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	80	43	48	68	60	51
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	143.176	118.568	109.361	209.526	107.192	40.170
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	154.890	123.510	122.423	204.035	77.590	43.920
Esclerita 3 prima apertura del ángulo	194.062	87.609	95.308	226.789	96.961	42.880
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	22.010	49.237	34.119	103.369	29.623	14.850
Esclerita 3 prima longitud de la curvatu	38.246	42.333	64.758	43.428	27.868	15.990
	Protocotyle taschenbergi	Rhinobantochocotyle cyclovaginus HWML 31195-A	Rhinobantochocotyle cyclovaginus HWML 31196	Squalonchocotyle microstoma CH-IBUNAM 318-A	Squalonchocotyle microstoma CH-IBUNAM 318-B	Squalonchocotyle tiburonis HWML 1420

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

	Ejemplares analizados	*Presencia o ausencia de filamento polar en los huevos	Número de filamentos en los huevos	Largo del filamento polar en el huevo	*Superficie de huevos con "rigdes"	Porción distal del organo copulador masculino
	Número de carácter	1	2	3	4	5
1	<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0
2	<i>B. robinoverstreeti</i>	1	1	0	0	1
3	<i>B. octohamatus</i>	1	1	?	0	1
4	<i>C. marplatensis</i> 20705	1	1	0	0	1
5	<i>D. dasyatis</i>	1	1	0	0	0
6	<i>D. spiniphallus</i>	1	1	0	0	0
7	<i>E. microstoma</i> 1431A	1	1	0	0	1
8	<i>E. microstoma</i> 1431B	1	1	0	0	1
9	<i>E. tiburonis</i> 1366A	1	1	0	0	1
10	<i>E. tiburonis</i> 1366B	1	1	0	0	1
11	<i>E. torpedinis</i>	1	1	0	0	1
12	<i>S. microstoma</i> 318-A	1	1	0	0	1
13	<i>S. microstoma</i> 318-B	1	1	0	0	1
14	<i>S. tiburonis</i> 1420	1	1	0	0	1
15	<i>H. canicula</i> 1408-A	1	0	0	0	1
16	<i>H. canicula</i> 1408-B	1	0	0	0	1
17	<i>Het. leucas</i> 1443	1	1	0	0	1
18	<i>Hyp. bullardi</i>	1	1	0	0	0
19	<i>M. enantiomorphica</i>	1	1	0	0	1
20	<i>M. dibium</i>	1	1	0	0	1
21	<i>N. pastinacae</i>	1	1	0	0	1
22	<i>N. violantei</i> 05	1	1	0	0	1
23	<i>N. violantei</i> 07	1	1	0	0	1
24	<i>N. violantei</i> 10	1	1	0	0	1
25	<i>P. amazonenze</i>	1	0	0	0	1
26	<i>P. amazonensis</i>	1	0	0	0	1
27	<i>Pri. intermedia</i>	1	1	0	0	1
28	<i>Pri. papuensis</i>	1	1	0	0	1
29	<i>Pro. taschenbergi</i>	1	0	0	0	1
30	<i>Pro. euzetmaillardi</i>	1	0	0	0	1
31	<i>Raj.emarginata</i>	0	?	?	1	1
32	<i>R. cyclovaginatus</i> 31195-A	1	1	0	0	1
33	<i>R. cyclovaginatus</i> 31196	1	1	0	0	1
34	<i>R. pacifica</i>	1	1	0	0	1
35	<i>S. euzeti</i>	1	1	0	0	1
36	<i>S. squali</i>	1	1	0	0	1

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Espinas en el órgano copulador masculino	Forma de la porción distal del órgano copulador masculino	Forma de la porción proximal del cirro	Presencia de la región prostática en el órgano copulador	Tipo de la pared de la porción proximal del cirro	Porción distal del vaso deferente
Número de carácter	6	7	8	9	10	11
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	1	1	1	0	1	0
<i>B. octohamatus</i>	1	1	1	?	1	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	1	0	2	1	?	?
<i>D. dasyatis</i>	0	2	2	1	?	1
<i>D. spiniphallus</i>	0	2	1	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	1	1	?	1	?	0
<i>E. microstoma 1431B</i>	1	1	?	1	?	0
<i>E. tiburonis 1366A</i>	1	0	1	1	?	0
<i>E. tiburonis 1366B</i>	1	0	1	1	?	0
<i>E. torpedinis</i>	1	1	1	1	0	0
<i>S. microstoma 318-A</i>	1	1	?	1	?	0
<i>S. microstoma 318-B</i>	1	1	?	1	?	0
<i>S. tiburonis 1420</i>	1	0	1	1	?	0
<i>H. canicula 1408-A</i>	0	0	0	0	?	?
<i>H. canicula 1408-B</i>	0	0	0	0	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	1	0	2	?	1	?
<i>Hyp. bullardi</i>	1	3	1	1	1	1
<i>M. enantiomorphica</i>	1	1	0	1	1	0
<i>M. dibium</i>	1	1	2	?	?	0
<i>N. pastinacae</i>	1	1	2	1	?	?
<i>N. violantei 05</i>	1	1	1	1	0	0
<i>N. violantei 07</i>	1	1	1	1	0	0
<i>N. violantei 10</i>	1	1	1	1	0	0
<i>P. amazonenze</i>	1	1	2	?	?	0
<i>P. amazonensis</i>	1	1	2	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	1	1	2	?	0	?
<i>Pri. papuensis</i>	1	1	2	1	1	?
<i>Pro. taschenbergi</i>	1	1	1	?	0	0
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	1	0	2	0	0	0
<i>Raj.emarginata</i>	1	1	1	0	0	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	1	1	2	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	1	1	2	?	?	?
<i>R. pacifica</i>	1	1	2	1	1	0
<i>S. euzeti</i>	1	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	1	1	2	1	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	*Posición de los poros vaginales	*Vaginas unidas o separadas	*Forma de las vaginas	Presencia / ausencia de ductos vaginales diferenciados	Glándulas rodeando la porción distal de la vaginas	Distribución de las glándulas en la porción distal de la vagina
Número de carácter	12	13	14	15	16	17
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	1	0	0	?	1	0
<i>B. octohamatus</i>	1	0	0	0	0	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	3	0	0	1	0	?
<i>D. dasyatis</i>	1	0	0	0	0	?
<i>D. spiniphallus</i>	3	0	1	0	0	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	3	0	0	1	?	0
<i>E. microstoma 1431B</i>	3	0	0	1	?	0
<i>E. tiburonis 1366A</i>	1	0	0	?	?	?
<i>E. tiburonis 1366B</i>	1	0	0	?	?	?
<i>E. torpedinis</i>	?	0	0	1	?	0
<i>S. microstoma 318-A</i>	3	0	0	?	?	0
<i>S. microstoma 318-B</i>	3	0	0	?	?	0
<i>S. tiburonis 1420</i>	1	0	0	?	?	?
<i>H. canicula 1408-A</i>	3	1	1	?	?	?
<i>H. canicula 1408-B</i>	3	1	1	?	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	3	0	0	1	?	?
<i>Hyp. bullardi</i>	1	0	0	0	1	0
<i>M. enantiomorphica</i>	3	0	0	0	?	?
<i>M. dibium</i>	0	0	0	0	?	?
<i>N. pastinacae</i>	3	0	0	0	1	1
<i>N. violantei 05</i>	1	0	0	0	0	?
<i>N. violantei 07</i>	1	0	0	0	0	?
<i>N. violantei 10</i>	1	0	0	0	0	?
<i>P. amazonenze</i>	3	0	0	0	?	?
<i>P. amazonensis</i>	3	0	0	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	3	1	3	?	?	?
<i>Pri. papuensis</i>	1	1	3	?	?	?
<i>Pro. taschenbergi</i>	3	0	2	1	0	?
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	3	0	2	1	0	?
<i>Raj.emarginata</i>	3	1	1	1	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	2	1	3	?	0	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	2	1	3	?	0	?
<i>R. pacifica</i>	1	1	3	?	1	0
<i>S. euzeti</i>	?	0	0	?	?	?
<i>S. squali</i>	2	2	1	0	1	1

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	*Musculatura en la porción distal de la vagina	Grueso de la capa muscular de la vagina distal	Forma de la porción distal de la vagina	*Forma de la unión de la porción proximal de la vagina al viteloducto	Ootype. Presencia / ausencia de hileras longitudinales de células grandes en el ootipo	Forma del extremo final proximal del ovario
Número de carácter	18	19	20	21	22	23
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	2	1	?	2	0	1
<i>B. octohamatus</i>	0	0	1	3	0	0
<i>C. marplatensis 20705</i>	2	1	0	3	0	1
<i>D. dasyatis</i>	?	2	?	2	0	2
<i>D. spiniphallus</i>	0	1	0	3	0	0
<i>E. microstoma 1431A</i>	?	0	1	2	0	?
<i>E. microstoma 1431B</i>	?	0	1	2	0	?
<i>E. tiburonis 1366A</i>	?	0	?	?	?	0
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	0	?	?	?	0
<i>E. torpedinis</i>	0	0	1	2	0	0
<i>S. microstoma 318-A</i>	?	0	1	2	0	?
<i>S. microstoma 318-B</i>	?	0	1	2	0	?
<i>S. tiburonis 1420</i>	?	0	?	?	?	0
<i>H. canicula 1408-A</i>	?	?	?	?	3	?
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	?	?	?	3	?
<i>Het. leucas 1443</i>	1	?	1	2	0	0
<i>Hyp. bullardi</i>	2	1	1	0	0	1
<i>M. enantiomorphica</i>	0	1	1	0	0	1
<i>M. dibium</i>	?	1	1	2	0	?
<i>N. pastinacae</i>	0	1	1	0	?	0
<i>N. violantei 05</i>	2	1	0	2	0	2
<i>N. violantei 07</i>	2	1	0	2	0	2
<i>N. violantei 10</i>	2	1	0	2	0	2
<i>P. amazonenze</i>	0	0	0	?	0	0
<i>P. amazonensis</i>	?	?	?	?	?	2
<i>Pri. intermedia</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Pri. papuensis</i>	?	1	?	?	0	0
<i>Pro. taschenbergi</i>	1	0	1	2	1	0
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	1	0	1	4	1	0
<i>Raj.emarginata</i>	1	0	?	?	1	0
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	1	?	?	1	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	1	?	?	1	?	?
<i>R. pacifica</i>	0	1	0	3	0	1
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	1	1
<i>S. squali</i>	?	?	1	?	?	1

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Tipo de rama descendente del ovario	Presencia / ausencia de una rama ascendente del ovario	Forma de la rama ascendente del ovario	Presencia / ausencia del receptáculo seminal	Carácter relacionado con la ausencia de un receptáculo seminal	Modificación de la porción del ovario para el almacenamiento del esperma
Número de carácter	24	25	26	27	28	29
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	0	0	0	1	?	0
<i>B. octohamatus</i>	0	0	0	1	?	0
<i>C. marplatensis 20705</i>	0	0	0	1	?	0
<i>D. dasyatis</i>	?	?	?	0	?	0
<i>D. spiniphallus</i>	0	0	1	1	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	?	1	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431B</i>	?	1	?	?	?	?
<i>E. tiburonis 1366A</i>	1	0	?	?	?	?
<i>E. tiburonis 1366B</i>	1	0	?	?	?	?
<i>E. torpedinis</i>	1	0	0	0	0	0
<i>S. microstoma 318-A</i>	?	1	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-B</i>	?	1	?	?	?	?
<i>S. tiburonis 1420</i>	1	0	?	?	?	?
<i>H. canicula 1408-A</i>	0	1	?	?	?	?
<i>H. canicula 1408-B</i>	0	1	?	?	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	0	0	1	1	1	?
<i>Hyp. bullardi</i>	0	1	1	1	?	0
<i>M. enantiomorphica</i>	1	1	1	1	0	1
<i>M. dibium</i>	?	?	?	1	0	?
<i>N. pastinacae</i>	0	0	0	1	?	?
<i>N. violantei 05</i>	0	1	?	1	?	0
<i>N. violantei 07</i>	0	1	?	1	?	0
<i>N. violantei 10</i>	0	1	?	1	?	0
<i>P. amazonenze</i>	0	1	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	0	1	0	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	?	?	?	1	?	?
<i>Pri. papuensis</i>	0	0	1	?	?	?
<i>Pro. taschenbergi</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	0	?	?	?	0	?
<i>Raj.emarginata</i>	0	0	1	1	0	0
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. pacifica</i>	0	0	1	1	?	0
<i>S. euzeti</i>	0	0	0	1	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	1	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	*Presencia o Ausencia de la vesícula seminal	*Posición del receptáculo seminal	* Tipo de ciegos intestinale	* Los ciegos intestinales sin unión o unidos	* Los ciegos intestinales presentan anastomosis con más de una unión	Origen del apéndice haptoral
Número de carácter	30	31	32	33	34	35
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	?	?	0	0	0	0
<i>B. octohamatus</i>	?	?	0	0	0	0
<i>C. marplatensis 20705</i>	?	?	0	0	0	1
<i>D. dasyatis</i>	?	?	0	0	0	0
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	0	0	0	1
<i>E. microstoma 1431A</i>	0	?	0	0	0	0
<i>E. microstoma 1431B</i>	0	?	0	0	0	0
<i>E. tiburonis 1366A</i>	?	?	0	0	0	0
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	?	0	0	0	0
<i>E. torpedinis</i>	?	?	1	0	0	1
<i>S. microstoma 318-A</i>	0	?	0	0	0	0
<i>S. microstoma 318-B</i>	0	?	0	0	0	0
<i>S. tiburonis 1420</i>	?	?	0	0	0	0
<i>H. canicula 1408-A</i>	?	?	0	0	0	0
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	?	0	0	0	0
<i>Het. leucas 1443</i>	1	?	0	0	0	0
<i>Hyp. bullardi</i>	1	?	0	0	0	0
<i>M. enantiomorphica</i>	1	2	0	1	0	0
<i>M. dibium</i>	?	?	0	1	0	0
<i>N. pastinacae</i>	?	?	0	1	0	1
<i>N. violantei 05</i>	?	?	0	0	0	1
<i>N. violantei 07</i>	?	?	0	0	0	1
<i>N. violantei 10</i>	?	?	0	0	0	1
<i>P. amazonenze</i>	?	?	0	0	0	0
<i>P. amazonensis</i>	?	?	0	0	0	0
<i>Pri. intermedia</i>	?	?	0	0	0	0
<i>Pri. papuensis</i>	?	?	0	0	0	0
<i>Pro. taschenbergi</i>	1	?	0	0	0	0
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	1	0	0	0	1	0
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	0	0	0	0
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	?	?	0	0	0	0
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	?	?	0	0	0	0
<i>R. pacifica</i>	1	?	0	0	0	0
<i>S. euzeti</i>	1	0	0	0	0	0
<i>S. squali</i>	?	?	0	0	0	0

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	*Posición del apéndice haptoral de lado del haptor	*Relación de la línea media del cuerpo con el eje longitudinal del haptor	*Grado de Incongruencia de los ejes de la línea media del cuerpo y del haptor	Posición del apéndice haptoral con respecto a la línea media del cuerpo	Presencia / ausencia de hamuli en el apéndice haptoral	*Presencia / ausencia de microganchos (= microhooks) en el apéndice haptoral
Número de carácter	36	37	38	39	40	41
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	3	0	0	0	0	1
<i>B. octohamatus</i>	3	0	0	0	0	0
<i>C. marplatensis</i> 20705	1	1	1	1	0	1
<i>D. dasyatis</i>	3	0	0	0	1	1
<i>D. spiniphallus</i>	1	1	0	0	0	1
<i>E. microstoma</i> 1431A	0	0	0	0	0	1
<i>E. microstoma</i> 1431B	0	0	0	0	0	1
<i>E. tiburonis</i> 1366A	3	0	?	0	0	1
<i>E. tiburonis</i> 1366B	3	0	?	0	0	1
<i>E. torpedinis</i>	1	0	0	1	0	1
<i>S. microstoma</i> 318-A	0	0	0	0	0	1
<i>S. microstoma</i> 318-B	0	0	0	0	0	1
<i>S. tiburonis</i> 1420	3	0	?	0	0	1
<i>H. canicula</i> 1408-A	3	0	0	0	0	1
<i>H. canicula</i> 1408-B	3	0	0	0	0	1
<i>Het. leucas</i> 1443	3	0	0	0	0	1
<i>Hyp. bullardi</i>	3	0	0	0	0	1
<i>M. enantiomorphica</i>	3	0	0	0	1	1
<i>M. dibium</i>	3	0	0	0	1	1
<i>N. pastinacae</i>	0	1	1	1	0	1
<i>N. violantei</i> 05	0	1	1	1	1	0
<i>N. violantei</i> 07	0	1	1	1	1	0
<i>N. violantei</i> 10	0	1	1	1	1	0
<i>P. amazonenze</i>	3	0	0	0	0	?
<i>P. amazonensis</i>	3	0	0	0	1	1
<i>Pri. intermedia</i>	3	0	0	0	0	1
<i>Pri. papuensis</i>	3	0	0	0	0	1
<i>Pro. taschenbergi</i>	3	0	0	0	0	1
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	3	0	0	0	0	1
<i>Raj.emarginata</i>	3	0	0	0	0	1
<i>R. cyclovaginatus</i> 31195-A	3	0	0	0	0	1
<i>R. cyclovaginatus</i> 31196	3	0	0	0	0	1
<i>R. pacifica</i>	3	0	0	0	0	1
<i>S. euzeti</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S. squali</i>	3	0	0	0	0	1

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	*Numero de microhooks presentes	*Distribución del complejo de ventosas y escleritas en el haptor	Complejo de ventosas en el haptor en forma asimétricas (solo aplica para haptor asimétricos)	*Posición del complejo de las ventosas (Solo aplica para haptor simétrico)	Complex 1 circumference length	Complex 1 total length a-b
Número de carácter	42	43	44	45	46	47
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	?	0	?	0	7.2165	6.4179
<i>B. octohamatus</i>	0	0	?	0	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	?	1	1	?	6.8164	6.0326
<i>D. dasyatis</i>	?	0	0	1	5.7735	5.0822
<i>D. spiniphallus</i>	?	1	?	1	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	?	0	?	0	6.5893	5.8818
<i>E. microstoma 1431B</i>	?	0	?	0	7.0087	6.1505
<i>E. tiburonis 1366A</i>	?	0	?	0	5.7477	4.9331
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	0	?	0	5.6444	4.8036
<i>E. torpedinis</i>	?	0	?	0	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	?	0	?	0	5.7231	4.9496
<i>S. microstoma 318-B</i>	?	0	?	0	6.8130	6.0834
<i>S. tiburonis 1420</i>	?	0	?	0	5.6959	4.9033
<i>H. canicula 1408-A</i>	?	0	?	0	?	5.4020
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	0	?	0	6.3116	5.6075
<i>Het. leucas 1443</i>	?	0	?	0	6.0448	5.2165
<i>Hyp. bullardi</i>	?	0	?	0	?	4.1138
<i>M. enantiomorphica</i>	?	0	?	0	8.1371	7.2774
<i>M. dibium</i>	?	0	?	0	6.6681	5.7866
<i>N. pastinacae</i>	?	1	1	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	1	1	1	?	5.5218	4.8306
<i>N. violantei 07</i>	1	1	1	?	5.5352	4.7286
<i>N. violantei 10</i>	1	1	0	?	5.5207	4.7785
<i>P. amazonenze</i>	?	1	0	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	?	0	0	?	?	5.4758
<i>Pri. intermedia</i>	?	0	?	0	3.9762	3.0794
<i>Pri. papuensis</i>	?	0	?	0	5.8090	4.9268
<i>Pro. taschenbergi</i>	?	0	?	0	6.3207	5.5022
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	?	0	?	0	6.5128	5.7774
<i>Raj.emarginata</i>	?	0	?	0	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	?	0	0	?	5.8045	5.0645
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	?	0	0	?	5.7231	4.9496
<i>R. pacifica</i>	?	0	0	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	0	?	0	?	?
<i>S. squali</i>	?	0	?	0	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 1 total diameter c-d	Complex 1 shaft width e- f	Complex 1 shaft length h- i	Complex 1 inner diameter f-g	Complex 1 aperture j-k	Complex 1 aperture angle x
Número de carácter	48	49	50	51	52	53
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	6.0127	4.5774	6.3362	5.7331	5.9684	4.1744
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	6.0315	3.9637	6.0827	5.3936	5.7024	4.2195
<i>D. dasyatis</i>	4.7167	3.1070	5.0365	4.3021	4.9410	4.3307
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.0226	3.7682	5.8864	5.0992	5.5343	4.3438
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.6367	3.9904	6.1502	5.4424	5.8548	4.2627
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.4369	2.9021	4.9268	4.2408	4.5092	4.1589
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3475	2.8967	4.7900	4.0772	4.1420	4.0604
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.3401	3.2458	4.9164	3.6949	4.3324	4.3175
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.0814	3.8557	6.0721	5.3041	5.5533	4.1589
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.5481	2.9237	4.8849	4.3459	4.4719	3.9890
<i>H. canicula 1408-A</i>	4.5314	3.4039	?	?	?	?
<i>H. canicula 1408-B</i>	4.7558	3.5005	5.6102	4.4509	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	4.8034	3.5798	5.2226	4.5418	4.6086	3.9318
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6755	1.9140	4.1061	3.5004	3.8727	4.2767
<i>M. enantiomorphica</i>	7.0679	5.3002	7.2809	6.8687	6.9206	4.0073
<i>M. dibium</i>	5.4794	3.5917	5.6456	5.2706	5.1809	3.9120
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1253	2.0735	4.7488	3.8983	4.3515	4.3175
<i>N. violantei 07</i>	4.1524	2.3103	4.6801	3.9956	3.9380	3.8712
<i>N. violantei 10</i>	4.0755	2.5891	4.7632	3.9198	4.2071	4.2627
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.8786	3.5714	5.4592	4.6267	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	2.8775	1.5846	3.0195	2.5218	2.7585	4.1744
<i>Pri. papuensis</i>	4.4529	3.2738	4.6149	4.1472	4.2728	3.6889
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0591	3.7583	5.4726	4.7426	5.2682	4.3820
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2837	3.7054	5.7540	5.0610	5.4967	4.3307
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.5928	3.6177	5.0331	4.1961	4.7553	4.4773
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.3401	3.2458	4.9164	3.6949	4.3324	4.3175
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 1 aperture angle f-j	Complex 1 aperture angle f-k	Complex 1 hook side curve length l-m	Complex 1 shaft side curve length n-o	Complex 2 circumference length	Complex 2 total length a-b
Número de carácter	54	55	56	57	58	59
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.9580	5.8478	4.4383	4.8806	7.2181	6.4043
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.6989	5.4347	3.5457	4.5484	6.2620	6.2609
<i>D. dasyatis</i>	4.6706	4.4706	3.4273	3.0357	5.8963	5.1547
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.4367	5.1958	3.0750	4.1616	6.6095	5.8676
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.5126	5.8070	4.5355	4.5355	6.9547	6.2158
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.5718	4.2728	3.3378	3.0047	5.8223	5.0626
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3075	4.0293	3.5580	3.3757	?	?
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.1667	4.1038	3.3351	3.1221	5.9472	5.0083
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.3313	5.5745	4.0525	4.6878	6.7891	6.0683
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.4487	4.4737	3.4160	3.3730	5.7415	4.9346
<i>H. canicula 1408-A</i>	?	?	?	?	6.2617	5.3718
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	4.7012	?	3.0544	6.3704	5.6547
<i>Het. leucas 1443</i>	4.7939	4.6036	3.6491	3.4961	6.8027	5.9262
<i>Hyp. bullardi</i>	3.7658	3.6566	1.7263	2.1691	?	4.1246
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9557	7.0109	5.5713	5.5140	8.1086	7.2678
<i>M. dibium</i>	5.3463	5.4066	4.2882	4.2561	6.6534	5.7916
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1128	4.1331	2.8714	3.2432	5.4938	4.7723
<i>N. violantei 07</i>	4.0119	4.2112	2.9358	3.2000	5.5441	4.7764
<i>N. violantei 10</i>	4.0597	4.1674	2.7827	3.1494	5.4355	4.7300
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.7477	?	?	4.7393	6.2911	5.5829
<i>Pri. intermedia</i>	2.6759	2.6707	1.5467	1.2491	4.2449	3.3066
<i>Pri. papuensis</i>	4.1780	4.3772	3.1837	3.5230	5.9764	5.0369
<i>Pro. taschenbergi</i>	4.9641	5.0427	3.0915	3.6440	6.8306	5.5766
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2330	5.3658	3.7068	3.9720	6.6056	5.9013
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.5375	4.3658	3.3889	3.0634	6.3239	5.4224
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.1667	4.1038	3.3351	3.1221	5.9472	5.0083
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 2 total diameter c-d	Complex 2 shaft width e- f	Complex 2 shaft length h- i	Complex 2 inner diameter f-g	Complex 2 aperture angle x	Complex 2 aperture angle f-j
Número de carácter	60	61	62	63	64	65
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.9690	4.6236	6.3716	5.6618	4.0254	5.8910
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7324	4.3238	6.2505	5.4672	4.2047	5.5519
<i>D. dasyatis</i>	4.7177	3.0595	5.0735	4.5348	4.1431	4.7510
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.3338	3.6892	5.8763	5.0929	4.2047	5.5010
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.7463	4.0557	6.2156	5.5518	4.2047	5.5999
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.5870	2.8512	5.0481	4.3666	4.1109	4.7072
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.6743	3.3956	5.0164	4.3702	3.7136	4.3537
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.5530	3.8636	6.0409	5.3648	4.0604	5.3279
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.4662	3.1550	4.9475	4.1769	4.2195	4.2335
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.1636	3.5571	5.3599	4.9122	3.9120	5.1896
<i>H. canicula 1408-B</i>	5.0288	3.9894	5.6713	4.5950	4.4308	4.5335
<i>Het. leucas 1443</i>	5.5883	4.4721	5.8445	5.2190	3.8918	5.1946
<i>Hyp. bullardi</i>	3.7324	1.9879	4.1294	3.5462	4.3041	3.8493
<i>M. enantiomorphica</i>	7.0401	5.3002	7.2771	6.8234	4.0073	6.8925
<i>M. dibium</i>	5.4561	3.6596	5.6919	5.2681	4.0073	5.2980
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1023	2.4881	4.7327	3.8988	4.3820	4.0773
<i>N. violantei 07</i>	4.1463	2.5848	4.7777	3.9372	4.1744	3.9949
<i>N. violantei 10</i>	4.0650	2.6459	4.6494	4.0821	4.3944	4.0615
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	5.0392	3.7258	5.5744	4.7621	4.4188	4.9938
<i>Pri. intermedia</i>	3.0512	1.7174	3.1371	2.7460	3.8067	2.7649
<i>Pri. papuensis</i>	4.7054	3.4426	4.8365	4.3965	3.6889	?
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.1024	3.8813	5.5568	4.7577	4.3567	5.1064
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.3627	3.8222	5.8792	5.1251	4.3820	5.3338
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	5.1579	4.0640	5.4049	4.7741	4.0254	4.7741
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.6743	3.3956	5.0164	4.3702	3.7136	4.3537
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 2 aperture angle f-k	Complex 2 aperture j-k	Complex 2 hook side curve length l m	Complex 2 shaft side curve length n-o	Complex 3 circumferenc e length	Complex 3 total length a- b
Número de carácter	66	67	68	69	70	71
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.7441	5.7687	4.5450	5.1309	7.1334	6.2581
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7197	5.7151	4.4419	4.8364	6.9970	6.3058
<i>D. dasyatis</i>	4.6019	4.7615	3.5434	3.4604	6.2739	5.6415
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.0941	5.4518	3.4955	4.1154	6.4358	5.7591
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.8436	5.8328	3.7238	4.7841	6.8940	6.0877
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.4181	4.5160	7.7701	3.6441	6.0239	5.0660
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.4185	4.1258	3.4030	3.6565	6.2518	5.3502
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.6924	5.5583	3.8389	4.4638	6.6528	6.0022
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.4341	4.4854	3.1386	3.4944	5.7775	5.0559
<i>H. canicula 1408-A</i>	4.9253	4.8992	3.2870	3.3971	6.2821	5.5074
<i>H. canicula 1408-B</i>	5.0371	5.1381	3.3041	4.0976	6.3692	5.6723
<i>Het. leucas 1443</i>	5.3991	5.1882	3.8506	4.5558	?	5.4873
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6763	3.9373	1.6233	2.0503	?	4.0809
<i>M. enantiomorphica</i>	7.0287	6.9014	5.6570	5.6447	8.0392	7.1977
<i>M. dibium</i>	5.4446	5.3044	4.0755	4.3218	6.6360	5.7683
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1390	4.3157	2.7400	3.2311	5.4905	4.7923
<i>N. violantei 07</i>	4.1613	4.1527	3.0370	3.2871	5.5224	4.7678
<i>N. violantei 10</i>	4.0362	4.2865	2.9734	2.9734	5.4108	4.7564
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	5.0284	5.2916	3.9581	3.8228	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	2.9188	2.7585	1.2082	2.0148	4.3711	3.1545
<i>Pri. papuensis</i>	4.5747	4.1043	3.1758	?	6.0804	5.2582
<i>Pro. taschenbergi</i>	4.9652	5.3075	3.4375	3.5747	6.3207	10.1073
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.4664	5.6641	3.8125	4.0223	6.4426	5.7832
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	5.0013	3.6427	3.8893	?	?	5.4569
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.4185	4.1258	3.4030	3.6565	6.2518	5.3502
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 3 total diameter c-d	Complex 3 shaft width e- f	Complex 3 shaft length h- i	Complex 3 inner diameter f-g	Complex 3 aperture angle x	Complex 3 aperture angle f-j
Número de carácter	72	73	74	75	76	77
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.9609	4.4865	6.2400	5.7078	3.9703	5.8664
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7410	4.2584	6.2505	5.4542	4.2485	5.5457
<i>D. dasyatis</i>	5.0382	3.9491	5.5026	4.6720	4.5218	5.1325
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.1365	3.4299	5.7795	4.9154	4.2485	5.3548
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.5452	4.0288	5.9759	5.3108	4.2047	5.3380
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.5823	2.9263	5.0454	4.3810	4.0254	4.6316
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.9995	3.7317	5.3252	4.6732	3.9120	4.6667
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.2144	3.9162	5.9864	4.9542	4.4886	5.0766
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.3900	2.9203	5.0530	4.1094	4.2767	4.4312
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.1815	3.8106	5.4217	4.8927	4.2485	5.1698
<i>H. canicula 1408-B</i>	4.8235	3.9927	5.6439	4.3865	4.6052	4.3466
<i>Het. leucas 1443</i>	4.1270	2.5685	5.4302	3.8648	?	?
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6428	2.0580	4.0860	3.4566	4.3307	3.9022
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9310	5.2711	7.2046	6.7277	4.0943	6.7742
<i>M. dibium</i>	5.4253	3.7305	5.7043	5.2194	4.0073	5.2840
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1470	2.7329	4.7056	3.9363	4.3307	4.1443
<i>N. violantei 07</i>	4.2094	2.6030	4.7397	4.0319	4.0943	4.0724
<i>N. violantei 10</i>	3.9291	2.4059	4.6904	3.7396	4.3944	3.8186
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	?	3.0135	5.3236	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	3.1545	1.7023	3.2588	2.8285	3.8712	2.8577
<i>Pri. papuensis</i>	4.8850	3.5353	5.0099	4.6453	3.9512	4.6511
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0591	3.7583	5.4726	4.7426	4.3820	4.9641
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2094	3.9060	5.7593	4.9099	4.4886	5.1988
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	5.0785	3.9651	5.4301	4.7017	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.9995	3.7317	5.3252	4.6732	3.9120	4.6667
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 3 aperture angle f-k	Complex 3 aperture j-k	Complex 3 hook side curve length l- m	Complex 3 shaft side curve length n-o	Complex 1 prima circumferenc e length	Complex 1 prima total length a-b
Número de carácter	78	79	80	81	82	83
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.7653	5.6927	4.6511	4.7805	7.2172	6.3907
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.8625	5.8772	4.5318	4.7412	6.1481	5.5720
<i>D. dasyatis</i>	4.9378	5.4033	5.0508	4.8778	5.9885	5.2374
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	4.9048	5.3441	3.5087	4.0298	6.5816	5.9301
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.6771	5.6378	6.5760	5.3277	6.7827	6.0489
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.3899	4.5547	3.4504	3.2677	5.6195	4.8840
<i>E. tiburonis 1366B</i>	?	?	?	?	5.6781	4.7755
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.7596	4.5322	3.4781	4.1022	5.8401	5.0262
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.2381	5.4862	4.3459	3.8730	6.7949	6.0474
<i>S. tiburonis 1420</i>	4.2480	4.1449	2.8013	3.6493	5.0175	4.1857
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.0155	5.2418	3.4106	3.1376	6.3562	5.4992
<i>H. canicula 1408-B</i>	4.8300	5.0375	3.1155	?	6.2730	5.6689
<i>Het. leucas 1443</i>	4.5339	?	?	2.6407	6.8179	6.0404
<i>Hyp. bullardi</i>	3.5992	1.6864	1.6864	2.0592	?	4.0772
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9771	6.8881	5.2253	5.5564	8.1298	7.2448
<i>M. dibium</i>	5.3506	5.2565	4.3056	4.2807	6.7272	5.7674
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1670	4.3638	2.9480	2.9898	5.4905	4.7920
<i>N. violantei 07</i>	4.3814	4.2364	3.0370	3.2871	5.4167	4.5978
<i>N. violantei 10</i>	4.2226	4.3191	2.8027	2.5109	5.4921	4.7358
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.6936	?	?	?	6.4405	5.7005
<i>Pri. intermedia</i>	3.0379	2.7708	1.2623	2.2886	3.9932	3.1488
<i>Pri. papuensis</i>	4.8647	4.5998	3.1187	4.0167	5.8090	4.7756
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0427	5.2682	3.0915	3.6440	6.3207	5.5022
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2765	5.5509	3.7424	3.6586	6.5281	5.7899
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	?	?	?	3.9930	?	5.1303
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.7596	4.5322	3.4781	4.1022	5.8401	5.0262
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 1 prima total diameter c-d	Complex 1 prima shaft width e-f	Complex 1 prima shaft length h-i	Complex 1 prima inner diameter f-g	Complex 1 prima aperture j-k	Complex 1 prima aperture angle x
Número de carácter	84	85	86	87	88	89
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	6.0876	4.6856	6.3760	5.8129	5.8919	4.0431
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.5720	3.7955	6.1418	4.1109	5.7058	4.1744
<i>D. dasyatis</i>	4.7415	3.1987	5.1560	4.4776	4.7651	4.2485
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.3499	3.6906	5.9294	5.1510	5.6023	4.2485
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.5983	3.7198	6.0584	5.4173	5.7081	4.2195
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.3900	2.8429	4.8742	4.1749	4.4623	4.2047
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3816	2.9796	4.7787	4.0749	4.0198	3.7136
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.6543	3.4058	5.0216	4.3320	4.6229	4.2485
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.5712	3.8447	6.0492	5.3853	5.5636	4.0943
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.7471	2.2300	4.1640	3.5264	3.5718	4.0073
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.0784	3.6329	5.5090	4.8379	4.6831	3.8067
<i>H. canicula 1408-B</i>	4.8566	3.3612	5.6764	4.5868	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	5.3692	4.3155	6.0404	4.9744	5.3960	4.3438
<i>Hyp. bullardi</i>	3.7052	2.1282	4.0794	3.5121	3.8793	4.3175
<i>M. enantiomorphica</i>	7.0509	5.2431	7.2658	6.8580	6.8443	3.9318
<i>M. dibium</i>	5.4832	3.7202	5.7422	5.2587	4.9814	3.9120
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1707	2.7817	4.7394	3.9081	4.3495	4.3307
<i>N. violantei 07</i>	4.2408	2.4473	4.5876	4.0875	4.2175	4.0604
<i>N. violantei 10</i>	4.1556	2.7119	4.6730	3.9059	4.2117	4.1744
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	5.1879	3.6098	5.6493	4.9680	5.2500	4.1431
<i>Pri. intermedia</i>	2.7555	1.2464	2.9472	2.5117	2.5520	3.9512
<i>Pri. papuensis</i>	4.5509	3.3338	4.7338	4.2201	3.9641	3.8067
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0591	3.7583	5.4726	4.7426	5.2682	4.3820
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2876	3.8004	5.7621	5.0836	5.5048	4.3307
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.6779	3.0436	5.1125	4.3276	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.6543	3.4058	5.0216	4.3320	4.6229	4.2485
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 1 prima aperture angle f-j	Complex 1 prima aperture angle f-k	Complex 1 prima hook side curve length l-m	Complex 1 prima shaft side curve length n-o	Complex 2 prima circumferenc e length	Complex 2 prima total length a-b
Número de carácter	90	91	92	93	94	95
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.9134	5.9520	4.8633	4.8457	7.2986	6.3905
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.4378	5.7562	4.6785	7.8466	7.0739	6.2657
<i>D. dasyatis</i>	4.6507	4.6407	3.8503	3.4443	6.0015	5.2366
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.1838	5.5530	4.0294	3.3922	6.6219	5.8945
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.6753	5.5049	3.4931	4.5875	6.8523	6.1500
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.2038	4.4813	3.1171	3.0581	5.8601	5.1089
<i>E. tiburonis 1366B</i>	3.9575	4.2846	3.6117	3.4028	5.8159	4.8980
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.4797	4.5187	3.4919	3.2077	6.1724	5.2882
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.4003	5.6760	4.1805	4.3600	6.8331	6.1150
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.6628	3.6643	2.8070	2.4706	5.1404	4.3443
<i>H. canicula 1408-A</i>	4.8283	4.9438	4.4319	3.4917	6.4682	5.7286
<i>H. canicula 1408-B</i>	4.7803	?	?	4.1238	6.4819	5.6688
<i>Het. leucas 1443</i>	5.0178	5.2532	4.7484	4.6324	?	?
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6592	3.7810	1.4974	2.2824	?	4.1425
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9092	7.0331	5.5110	5.5178	7.5990	7.2467
<i>M. dibium</i>	5.3678	5.3417	4.4905	4.3828	6.6638	5.7597
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1995	4.0902	2.7993	2.9931	5.4229	4.7575
<i>N. violantei 07</i>	4.2258	4.2308	2.9728	2.8563	5.4802	4.7652
<i>N. violantei 10</i>	3.9697	4.2056	2.7570	3.1720	?	?
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	5.0062	5.3217	3.8553	4.2222	6.2262	5.5442
<i>Pri. intermedia</i>	2.5396	2.7525	0.9056	1.7157	3.9811	3.2522
<i>Pri. papuensis</i>	4.2781	4.2589	3.4068	3.4118	5.9684	5.0297
<i>Pro. taschenbergi</i>	4.9641	5.0427	3.0915	3.6440	6.8306	5.5766
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2672	5.3404	3.5870	4.0503	6.5828	5.8967
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.3452	?	?	3.7699	?	5.2717
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.4797	4.5187	3.4919	3.2077	6.1724	5.2882
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 2 prima total diameter c-d	Complex 2 prima shaft width e-f	Complex 2 prima shaft length h-i	Complex 2 prima inner diameter f-g	Complex 2 prima aperture angle x	Complex 2 prima aperture angle f-j
Número de carácter	96	97	98	99	100	101
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	6.0251	4.5961	6.3497	5.7561	3.9890	5.9351
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.8440	4.2356	6.2467	5.5985	4.2047	5.6126
<i>D. dasyatis</i>	4.8765	3.3068	5.1534	4.6243	4.2485	4.7763
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.2703	3.7805	5.9107	5.0102	4.3307	5.1669
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.6470	3.9184	6.1206	5.4429	4.2195	5.7673
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.6120	3.0460	5.0558	4.4209	4.1271	4.4703
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.5083	3.1935	4.9013	4.2272	3.8067	4.1684
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.9995	3.8161	5.2492	4.6588	3.9120	4.7994
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.5219	3.7413	6.1016	5.3405	4.0775	5.3028
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.9257	2.3860	4.3139	3.7175	4.0943	3.7693
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.3066	3.9792	5.7304	5.0240	4.3175	5.3417
<i>H. canicula 1408-B</i>	5.2867	3.9297	5.6844	5.0043	3.9318	5.0139
<i>Het. leucas 1443</i>	5.3553	2.4976	5.3433	3.7735	?	?
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6941	2.1412	4.1480	3.4794	4.3820	3.6620
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9909	5.2293	7.2659	6.8071	4.0431	6.9505
<i>M. dibium</i>	5.4107	3.5783	5.6596	5.1982	3.9120	5.2762
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1295	2.8046	4.7494	3.8040	4.4308	4.1639
<i>N. violantei 07</i>	4.2297	2.5086	4.7576	4.0762	4.1897	4.2350
<i>N. violantei 10</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.9347	3.4219	5.5021	4.6652	4.3307	5.1074
<i>Pri. intermedia</i>	2.9837	1.6220	3.1278	2.6939	3.6889	2.7030
<i>Pri. papuensis</i>	4.7650	3.3338	4.8320	4.5113	3.8286	4.5200
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.1024	3.8813	5.5568	4.7577	4.3567	5.1064
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.3604	3.8089	5.8579	5.0974	4.3820	5.3159
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.9689	3.7557	5.2650	4.6457	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.9995	3.8161	5.2492	4.6588	3.9120	4.7994
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 2 prima aperture angle f-k	Complex 2 prima aperture j-k	Complex 2 prima hook side curve length l-m	Complex 2 prima shaft side curve length n-o	Complex 3 prima circumferenc e length	Complex 3 prima total length a-b
Número de carácter	102	103	104	105	106	107
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.8111	5.7705	4.7309	5.0086	7.1268	6.2533
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7841	5.6355	4.9161	4.2931	7.0299	6.3237
<i>D. dasyatis</i>	4.8554	4.9675	3.5507	3.4459	6.3962	5.6802
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.2683	5.4377	4.3918	3.6406	6.4750	5.7719
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.5090	5.7327	3.6158	4.7022	?	6.1037
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.6648	4.6118	3.4721	3.4415	5.7237	4.9889
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3123	4.0100	3.8639	3.3500	5.7127	4.8918
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.6551	4.5792	3.5923	4.0423	6.2524	5.3485
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.7165	5.5855	4.1029	4.5357	6.6820	5.9250
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.9044	3.8243	2.9523	2.8373	5.0858	4.3046
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.1892	5.4581	4.1382	3.5403	6.3357	5.4130
<i>H. canicula 1408-B</i>	5.2672	5.1072	3.2819	4.2880	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	?	5.2066	?	2.0218	?	5.4922
<i>Hyp. bullardi</i>	3.7894	3.9585	1.6034	2.3086	?	3.9894
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9044	6.8994	5.6564	5.6538	8.0531	7.1938
<i>M. dibium</i>	5.3176	5.1294	4.3354	4.3186	6.7272	5.7674
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.0170	4.3958	3.0986	2.7098	5.5224	4.8081
<i>N. violantei 07</i>	4.2252	4.3110	2.9748	3.1934	5.5267	4.8063
<i>N. violantei 10</i>	?	?	?	?	5.4870	4.7793
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.7494	5.1278	3.3554	3.9931	?	5.4962
<i>Pri. intermedia</i>	2.8071	2.4076	2.1049	1.1452	4.3749	3.4433
<i>Pri. papuensis</i>	4.7275	4.4007	3.3351	3.7628	6.1535	5.2424
<i>Pro. taschenbergi</i>	4.9652	5.3075	3.4375	3.5747	6.3207	10.1073
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.4909	5.6856	3.7320	3.9353	6.5281	5.7899
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	?	?	3.8602	?	6.3222	5.3412
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.6551	4.5792	3.5923	4.0423	6.2524	5.3485
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

<i>Ejemplares analizados</i>	Complex 3 prima total diameter c-d	Complex 3 prima shaft width e-f	Complex 3 prima shaft length h-i	Complex 3 prima inner diameter f-g	Complex 3 prima aperture angle x	Complex 3 prima aperture angle f-j
Número de carácter	108	109	110	111	112	113
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.9375	4.5015	6.2074	5.6275	4.0431	5.7881
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7696	4.2244	6.2547	5.5282	4.1744	5.6084
<i>D. dasyatis</i>	5.2227	4.0657	5.5590	4.5786	4.4427	5.0993
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.1211	3.7671	5.7670	4.9050	4.3438	5.0676
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.5286	3.9806	6.0760	5.3264	?	?
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.4134	2.7864	4.9846	4.1859	4.1897	4.2038
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3299	2.7135	4.8852	4.0695	4.0604	3.9542
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	5.0566	3.8179	5.3470	4.6900	3.8712	4.6947
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.4034	3.7994	5.9176	5.1757	4.2195	5.3448
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.8448	2.2170	4.3166	3.6025	3.9318	3.6931
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.1796	3.8190	5.3892	4.9257	3.9120	4.9673
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	4.2881	2.8592	5.4318	4.0587	?	?
<i>Hyp. bullardi</i>	3.6646	2.1138	4.0225	3.4519	4.2485	3.5258
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9371	5.4210	7.1981	6.7569	4.0943	6.8876
<i>M. dibium</i>	5.4832	3.7202	5.7422	5.2587	3.6889	5.3678
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	4.1288	2.8099	4.7094	3.8616	4.3438	4.1714
<i>N. violantei 07</i>	4.1660	2.0445	4.7752	4.0465	4.1897	4.1735
<i>N. violantei 10</i>	4.1912	2.6646	4.7707	3.9926	4.2767	4.1702
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	4.4934	3.2598	?	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	3.1188	1.6429	3.2228	2.8079	3.8067	2.8307
<i>Pri. papuensis</i>	4.9566	3.6511	5.0632	4.6390	3.9120	4.6335
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0591	3.7583	5.4726	4.7426	4.3820	4.9641
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.2876	3.7979	5.7621	5.0836	4.4886	5.2672
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	5.1461	3.9726	5.3535	4.7825	3.7612	4.7755
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	5.0566	3.8179	5.3470	4.6900	3.8712	4.6947
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?	?	?

Anexo 2. Base datos de algunos miembros de Hexabothriidae

Ejemplares analizados	Complex 3 prima aperture angle f-k	Complex 3 prima aperture j-k	Complex 3 prima hook side curve length l-m	Complex 3 prima shaft side curve length n-o
Número de carácter	114	115	116	117
<i>Diclybothrium armatum</i>	0	0	0	0
<i>B. robinoverstreeti</i>	5.7574	5.7003	4.6011	4.7153
<i>B. octohamatus</i>	?	?	?	?
<i>C. marplatensis 20705</i>	5.7742	5.7534	4.4600	5.0366
<i>D. dasyatis</i>	5.2374	5.4552	3.6379	3.5584
<i>D. spiniphallus</i>	?	?	?	?
<i>E. microstoma 1431A</i>	5.1313	5.3298	4.2363	3.4119
<i>E. microstoma 1431B</i>	5.3777	?	?	4.6415
<i>E. tiburonis 1366A</i>	4.5417	4.4922	2.9924	3.5283
<i>E. tiburonis 1366B</i>	4.3123	4.1289	3.6363	3.2367
<i>E. torpedinis</i>	?	?	?	?
<i>S. microstoma 318-A</i>	4.8075	4.5571	3.5299	4.1707
<i>S. microstoma 318-B</i>	5.3183	5.4240	4.6383	3.7711
<i>S. tiburonis 1420</i>	3.7824	3.7584	2.6980	2.7720
<i>H. canicula 1408-A</i>	5.0190	4.8063	4.0290	3.3667
<i>H. canicula 1408-B</i>	?	?	?	?
<i>Het. leucas 1443</i>	4.7424	?	?	3.0366
<i>Hyp. bullardi</i>	3.7849	3.7995	1.7750	2.3165
<i>M. enantiomorphica</i>	6.9014	6.9146	5.3391	5.4421
<i>M. dibium</i>	5.3417	4.9814	4.4905	4.3828
<i>N. pastinacae</i>	?	?	?	?
<i>N. violantei 05</i>	3.9663	4.3204	3.1913	2.8125
<i>N. violantei 07</i>	4.2478	4.2976	2.9769	3.4189
<i>N. violantei 10</i>	4.1955	4.2746	3.2660	3.0748
<i>P. amazonenze</i>	?	?	?	?
<i>P. amazonensis</i>	?	?	?	?
<i>Pri. intermedia</i>	3.0208	7.2991	1.4759	2.2448
<i>Pri. papuensis</i>	4.8344	4.6265	4.0310	3.5701
<i>Pro. taschenbergi</i>	5.0427	5.2682	3.0915	3.6440
<i>Pro. euzetmaillardi</i>	5.3404	5.4846	3.5870	4.0503
<i>Raj.emarginata</i>	?	?	?	?
<i>R. cyclovaginatus 31195-A</i>	4.8163	4.4729	3.8966	3.7456
<i>R. cyclovaginatus 31196</i>	4.8075	4.5571	3.5299	4.1707
<i>R. pacifica</i>	?	?	?	?
<i>S. euzeti</i>	?	?	?	?
<i>S. squali</i>	?	?	?	?