



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE HELMINTOS  
ENDOPARÁSITOS DE SILURIFORMES  
(OSTEICHTHYES) DULCEACUÍCOLAS DE  
MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

**Rogelio Rosas Valdez**

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

MÉXICO, D. F.

AGOSTO, 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.


**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de Junio de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **ROGELIO ROSAS VALDEZ** con número de cuenta **91229140** con la tesis titulada: "Biogeografía histórica de helmintos endoparásitos de Siluriformes (Osteichthyes) dulceacuicolas de México", realizada bajo la dirección del **DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN**:

Presidente:	DR. RAFAEL LAMOTHE ARGUMEDO
Vocal:	DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Vocal:	DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS
Vocal:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Secretario:	DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN
Suplente:	DRA. VIRGINIA LEÓN RÉGAGNON
Suplente:	DR. JOSÉ MARTIN GARCÍA VARELA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de Agosto de 2008.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por el apoyo que recibí para la realización de mis estudios de doctorado.

A la Dirección General de estudios de Posgrado (DGEP) y al CONACyT por el apoyo en forma de Beca para mis estudios de doctorado.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por los apoyos que recibí para la asistencia a congresos.

A CONACyT por el apoyo integral para la formación de doctores (2006-2007).

La realización del presente estudio fué gracias al financiamiento de los proyectos: Evolución y biogeografía de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en la Zona de Transición Mexicana. Programa PAPIIT-UNAM IN 220605. (Enero del 2005 a Diciembre del 2007) y Helmintos parásitos de ictalúridos y ciprínidos en el Norte de Mexico: Sistemática y Biogeografía. CONACyT 47233. (Junio2005-Mayo 2008); ambos a cargo del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León.

Agradezco a la Dra. Virginia León Rêgagnon y Dr. Juan José Morrone Lupi por aceptar ser miembros del comité tutorial y al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por aceptar ser el Tutor principal.

A los miembros del jurado por la revisión crítica a este trabajo, Dra. Blanca Hernández Baños, Dra. Isolda Luna Vega, Dr. Rafael Lamothe Argumedo y Dr. Martín García Varela.

Deseo agradecer a la Dra. Tila María Pérez, directora del IBUNAM y a la Dra. Patricia Escalante, jefa del Departamento de Zoología por permitirme hacer uso de las instalaciones del Instituto.

Agradezco al Dr. Rafael Lamothe Argumedo, jefe del Laboratorio de Helmintología y a la Dra. Virginia León Règagnon, jefa del Laboratorio de Sistemática Molecular 3, por permitirme amablemente utilizar las instalaciones de los laboratorios que están a su cargo.

A los M. en C. Laura Márquez Valdelamar, M. en C. Luis García Prieto y M. en C. Berenit Mendoza Garfías, todos del IBUNAM; quienes me ayudaron en diversas actividades para la realización del presente estudio como fue la obtención de secuencias, de fotografías de microscopia de barrido y en el préstamo de ejemplares y literatura, respectivamente.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, que siempre me apoyo en la realización de los trámites necesarios: Dr. Juan Jose Morrone Lupi y Dr. Juan Nuñez, coordinadores en diferentes tiempos durante mi estancia en el posgrado, Lilia Espinosa, Lilia Jiménez, María de Jesús Márquez, Yolanda Morales, Alex y Dolores. Así como también al Dr. Fausto Méndez y Dra. María de los Ángeles Herrera, representantes del IBUNAM en el posgrado en diferentes tiempos y a Rocío González, auxiliar del Posgrado en el IBUNAM. Todos ellos siempre me brindaron ayuda durante este proceso.

Al Dr. Anindo Choudhury, quien amablemente nos proporcionó ejemplares para los estudios filogenéticos y con quien hemos discutimos algunas ideas en helmintología, biogeografía y evolución de parásitos.

Agradezco los consejos, comentarios y recomendaciones de los doctores Gerardo Pérez Ponce de León, Virginia León, Juan José Morrone, Martín García Varela, Adrián Nieto, Luis Zambrano y Gabriela Parra, quienes me han ayudado a disipar dudas académicas.

Al Doctor Gerardo Pérez Ponce de León, le agradezco su confianza, consejos, paciencia, tolerancia y sobre todo los momentos en que me dejo rayar el pizarrón para discutir acerca de la biología del parasitismo.

El trabajo de campo y de laboratorio se pudo llevar al cabo gracias al apoyo de mis compañeros y amigos, la mayoría de ellos del Laboratorio de Helmintología con los que compartí horas en el laboratorio y campo: Elizabeth Martínez, Ulises Razo, Jorge Falcón, Berenit Mendoza, Alejandro Ocegüera, Luis García y Martín García. Quienes me permitieron consultarles mis dudas en diversas etapas de este estudio, de las charlas, discusiones y actividades que involucraron a la parasitología y diversos temas más, todos ellos agradables; y que hicieron más pasaderas las horas de trabajo en el laboratorio, en la carretera en nuestros viajes o durante las largas noches de revisión de huéspedes.

Aquellas personas que colaboraron en los viajes de colecta en diversos estados de la República: Omar Domínguez, Rodolfo Pérez y Luis Escalera, de la UMSNH, Alejandro Varela de la UNISON, Serapio López y Raúl Hernández de la UJAT, gracias.

A todas aquellas personas del Instituto de biología y que, de una o de otra forma estuvieron involucrados en el proceso durante estos años: Tony, Gina, Florencia, Rosario, Jorge, Lorena, David, Luz, Violeta, Arlett, Rocío, Laura, Felipe, Hugo Yolanda, Armando, Luis, Rogelio y Andrés.

Agradezco también al pueblo de México que me ayudo en los viajes de colecta, numerosas personas que amablemente apoyaron a la realización de este trabajo, muchos de ellos de forma anónima.

A todas aquellas personas que desafortunadamente omití de forma involuntaria, y que apoyaron la realización de este trabajo, gracias.

Elizabeth (Liz), gracias por tu apoyo en todos estos años, por tus críticas, tus consejos, enseñanzas y platicas acerca de todo. No hay palabras que describan lo mucho que me han enseñado estos años que hemos pasado juntos, gracias.

Por último quiero agradecer a mis padres Rogelio y Guadalupe, y a mis hermanos Alberto y Ariana, gracias por aguantar el proceso junto conmigo y por su apoyo incondicional en las buenas y en las malas, siempre me dan ánimos para seguir adelante en cualquier situación.

*Dedicatorias*

*A los cuatro pilares que me ayudaron a realizar esta meta*

*Mis padres Rogelio Rosas Ramírez y Guadalupe Valdez Contreras,*

*siempre me demuestran su cariño en cualquier circunstancia.*

*Mis hermanos Jose Alberto Rosas Valdez y Ariana Rosas Valdez,*

*ustedes me impulsan con su cariño y apoyo.*

*Elizabetht A. Martínez Salazar, en estos años juntos siempre me has*

*demostrado tu cariño, paciencia y solidaridad en todo momento.*

*Al pueblo de México quien me ha dado la educación por vía de la*

*Universidad Nacional Autónoma de México*



**Biogeografía histórica de helmintos endoparásitos de Siluriformes  
(Osteichthyes) dulceacuícolas de México.**

## Índice

Presentación .....	1
Resumen/Abstract .....	3
Introducción y antecedentes .....	7
Hipótesis .....	21
Objetivos.....	22
Capítulo I: Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria .....	23
Capítulo II: Especificidad hospedatoria de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México .....	106
Capítulo III: Estudio comparativo de los helmintos parásitos de <i>Ictalurus furcatus</i> (Valenciennes, 1840) y de <i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864) (Siluriformes) en México .....	136
Capítulo IV: Filogenias de las poblaciones de <i>Phyllodistomum lacustri</i> y <i>Megathylacoides</i> spp. y análisis de biogeografía histórica .....	159
Conclusiones generales .....	219
Publicaciones generadas durante el estudio .....	221

## **Presentación**

El estudio de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de México tiene una gran tradición en nuestro país. Durante más de 80 años se ha documentado a este grupo de parásitos en los peces de México y existen diversos enfoques de estudio dentro de este programa de investigación. En un principio los estudios centraron sus esfuerzos en reportes aislados de la presencia de especies de helmintos y en la década de los 80's algunos trabajos empezaron a aportar datos sobre la asociación parásito-hospedero desde una perspectiva ecológica. Sin embargo, desde hace 10 años aproximadamente, éstas estrategias cambiaron y los estudios dieron un giro intentando documentar las relaciones que guardan los helmintos parásitos de un grupo de huéspedes miembros de una misma familia, mediante la implementación de análisis de diversos tipos como similitud, de especificidad y recientemente, la historia evolutiva y biogeográfica a partir de inferencias derivadas del uso de la sistemática filogenética.

Es en este ultimo escenario es en el que se inserta el presente trabajo de tesis, donde se genera información acerca de la evolución del sistema parásito-huésped en un grupo de peces en particular, los siluriformes dulceacuícolas primarios de México.

El presente trabajo se encuentra dividido en cuatro partes, la primera corresponde a la introducción y antecedentes, hipótesis, objetivos generales y particulares. La segunda parte corresponde a los resultados del trabajo de investigación y se compone a su vez de cuatro capítulos que son presentados a manera de manuscrito; el primero de éstos ya ha sido aceptado para su publicación y los tres restantes serán sometidos con el mismo propósito. Cada uno de los manuscritos se compone de una introducción, material y métodos, resultados, discusión y literatura citada. En la tercera parte de la tesis se presentan las conclusiones generales que se obtuvieron a partir de aquellas particulares que se derivaron de cada capítulo. Por último, la

cuarta parte incluye publicaciones generadas que fueron resultado de las investigaciones durante la realización de la tesis, pero que no se incluyen dentro de los capítulos anteriores.

## Resumen

En el capítulo I se elaboró un listado de los helmintos parásitos de siluriformes dulceacuícolas de México (familias Ictaluridae y Heptapteridae). Este listado se conformó con los registros previamente publicados por otros autores y la incorporación de los resultados del trabajo de campo realizado durante el periodo de agosto del 2003 y septiembre del 2007. Mediante la revisión de 538 huéspedes, se establecieron 33 localidades nuevas y ocho registros nuevos para los helmintos parásitos de estos grupos de peces. Ambas familias de peces están parasitadas por 89 especies de helmintos. Adicionalmente, se realizó un estudio panbiogeográfico para analizar la distribución de 16 de éstas especies, con el objeto de generar una hipótesis biogeográfica de esta asociación. La hipótesis señala que los asociados tienen una historia biogeográfica en común y que, en el caso de algunas especies de *Ictalurus*, la composición taxonómica de sus helmintos es resultado, en parte, de los eventos de especiación de sus huéspedes. Este manuscrito se sometió y fue aceptado para su publicación en la Revista Mexicana de Biodiversidad, mismo que será publicado en el presente año.

En el capítulo II se realizó un análisis de especificidad hospedatoria, a partir de los datos generados en el primer capítulo. En este análisis se pone a prueba la hipótesis de la presencia de faunas principales de helmintos que están asociadas a grupos de huéspedes, circunscritos a la categoría de familia. Mediante un índice de especificidad hospedatoria propuesto recientemente por otros autores, encontramos que una parte importante de las especies de helmintos en estadio adulto están asociadas a estos grupos de peces como faunas principales y que presentan una marcada especificidad hospedatoria, a diferencia de los helmintos en estadio larvario.

El capítulo III consiste en un estudio comparativo entre dos especies de siluriformes pertenecientes a las dos familias de huéspedes mencionadas, *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*. De manera cualitativa se detectó que los helmintos parásitos de ambos taxones no

se comparten, con excepción de algunas larvas. Adicionalmente, se realizó un análisis de similitud con el objetivo de poner a prueba la hipótesis de que los helmintos de estos peces son exclusivos y no se comparten sus parásitos, aún en zonas donde cohabitan ambas especies de peces. Los resultados del análisis corroboraron esta hipótesis y se demostró que aun en condiciones de simpatria, ambas especies de peces conservan las especies de parásitos principales de cada taxón.

Por último, el capítulo IV presenta los resultados de dos análisis filogenéticos de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y de *Megathylacoides* spp. de México y de otras partes de Norteamérica. Estos análisis están basados en el marcador molecular citocromo oxidasa c subunidad I. Estos dos taxones de parásitos fueron reconocidos previamente como miembros de la fauna principal de helmintos de ictalúridos, por lo que el análisis filogenético de sus poblaciones nos permitió abordar la relación que guardan con sus huéspedes desde la perspectiva filogenética. Las filogenias mostraron que la mayoría de las poblaciones de helmintos estudiadas presentan divergencias genéticas que permiten diferenciar las poblaciones y en algunos casos, se reconocieron complejos de especies crípticas. Por último, se presenta un análisis de biogeografía cladista empleando las hipótesis filogenéticas obtenidas previamente, donde se reconoce que los taxones involucrados presentan historias distintas y se recuperan las relaciones entre algunas áreas de endemismo, que habían sido señaladas en estudios previos con otros grupos de organismos.

#### **Abstract**

A checklist of the helminth parasites of freshwater siluriformes from Mexico (families Ictaluridae and Heptapteridae) is presented in chapter I. This checklist includes previous published records by other authors and new information derived from extensive fieldwork carried out from August 2003 to September 2007. Both families are parasitized by 89 species of helminths. Through the

revision of 538 hosts, were established 33 new locations and eight new records for helminth of these groups of fishes. Additionally, in the same chapter a panbiogeographic study was conducted to analyze the distribution patterns of 16 species of helminths, in order to generate a biogeographic hypothesis of this host-parasite association. The hypothesis states that host and parasites have a common biogeographic history and that in some species of *Ictalurus*, the taxonomic composition of their helminths is the result, in part, of the speciation events of their hosts. This manuscript was recently accepted for publication in the *Revista Mexicana de Biodiversidad*, and will be published in the current year.

In Chapter II, a host specificity analysis of the data generated in the first chapter was carried out. In this analysis we tested the hypothesis of the presence of a core helminth fauna associated to particular groups of hosts, which is circumscribed to the taxonomic category of family. We used a host specificity index that was recently proposed by other authors, and we found that a significant portion of the helminth species as adult stages, are associated to the fish fauna as core parasites, presenting a marked host specificity unlike helminths in larval phase.

Chapter III consists of a comparative study between two species of siluriforms belonging to two families, *Ictalurus furcatus* and *Rhamdia guatemalensis*. So, we detect qualitatively that helminth of both taxa are not shared, with the exception of a few larvae. Additionally, an analysis of similarity was made, with the objective to test the hypothesis that helminths of these fish are unique and are not shared even in areas where these fish species coexist. The results confirmed this hypothesis and showed that even under conditions of sympatry, both fish species present and retain the core parasites of each taxon.

Finally, Chapter IV provides the results of two phylogenetic analyses of the populations of *Phyllodistomum lacustri* and *Megathylacoides* spp., based on the mitochondrial marker cytochrome oxidase c subunit I. These two taxa of parasites were previously recognized as

members of the core fauna of ictalurids, so the phylogenetic analysis of their populations allowed us to address the relationship with their hosts from a phylogenetic point of view. Phylogenetic trees showed that the majority of the populations of helminths studied show genetic differences that allow us to differentiate populations involved and, in some cases, to recognize cryptic species. Finally, we present a biogeographic cladistic analysis of the phylogenetic hypothesis previously obtained, which recognizes that both taxa have different histories and recover the relationships between some areas of endemism that had been identified in previous studies with other groups of organisms.



## **Introducción y Antecedentes**

En México, los peces han acaparado la atención de los helmintólogos de manera destacada. En comparación con los anfibios, reptiles, aves y mamíferos, los peces representan el grupo de vertebrados con el mayor número de especies estudiadas y con el mayor registro helmintológico del país (Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001). Los estudios orientados al descubrimiento de helmintos parásitos en peces, y en particular en peces de agua dulce en nuestro país se remontan a ochenta años atrás. Estos estudios comenzaron con publicaciones taxonómicas que fueron llevadas al cabo en los años 30's por investigadores extranjeros, tales como Manter (1936), Pearse (1936), Chitwood (1938) y Stunkard (1938), quienes concentraron sus esfuerzos en algunas especies de peces obtenidos en cenotes de la Península de Yucatán.

A partir de los años 60's y 70's, autores como Price y Henderson (1969), Caballero y Caballero y colaboradores (Caballero y Caballero y Caballero-Deloya, 1975; Caballero y Caballero y Jiménez, 1969; Caballero y Caballero y Winter, 1954), Caballero-Deloya, (1977), Jiménez-Guzmán (1973), Jiménez-Guzmán y Caballero y Caballero (1974), Lamothe-Argumedo (1970, 1974, 1977, por mencionar algunas publicaciones), retomaron los estudios helmintológicos en este grupo de vertebrados, en diferentes partes de la República Mexicana. El número de publicaciones generadas en dicho periodo fue significativo, sin embargo, estos autores no desarrollaron un modelo de estudio parásito-huésped en los peces dulceacuícolas de nuestro país, sino que, de manera eventual, publicaron registros o descripciones de especies nuevas de helmintos.

A principios de los años 80's, varios helmintólogos adquirieron un interés particular hacia los peces de agua dulce. Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León, García-Prieto, Salgado-Maldonado y Pineda-López realizaron estudios principalmente en el centro y sureste del país (ver referencias en Pérez-Ponce de León et al. [1996] y en Salgado-Maldonado [2007]). De esta

manera, a partir de esa década, el estudio de helmintos parásitos de peces de agua dulce se establece como el programa de investigación preferido en los estudios helmintológicos desarrollados en México.

A principios de los años 90's se incrementó de manera notable el descubrimiento de nuevas especies de helmintos en peces de agua dulce e inicia una etapa de constante colaboración con helmintólogos extranjeros como Anindo Choudhury, Tomas Scholz y Frantisek Moravec. Por otro lado, Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo, González-Solís y Mendoza-Franco retomaron en el sureste los estudios de Pearse, Chitwood, Stunkard y Manter en distintos grupos de peces dulceacuícolas de la península de Yucatán (ver Vidal-Martínez et al. 2001 y referencias ahí citadas). Así, en poco más de 70 años, se han estudiado los helmintos de peces dulceacuícolas de México y se ha logrado establecer como el programa de investigación más productivo a la fecha.

Desde otra perspectiva, a pesar de que en las últimas dos décadas los estudios de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas destacan de manera sobresaliente sobre el resto de los estudios en otros vertebrados, no es sino hasta hace seis años que se comenzaron a publicar estudios helmintológicos cuyo interés particular es el conocimiento de los parásitos que ocurren en un grupo de huéspedes en particular a lo largo de su distribución. Algunas familias de peces que han sido elegidos para este tipo de estudio son los peces de la familia Cichlidae (Vidal-Martínez et al. 2001), de la familia Ictaluridae (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002) y de la familia Goodeidae (Mejía-Madrid et al. 2005).

El estudio sistemático de los helmintos que son albergados por especies de una familia de peces en particular ha demostrado mejores resultados en la interpretación de las asociaciones parásito-huésped. Estos estudios han permitido generar inferencias de la historia evolutiva de la asociación, a diferencia de los estudios helmintológicos en donde el enfoque es sobre una región en particular (ver Mejía Madrid et al. 2005 y Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2005). Es

gracias a estos modelos de estudio, que se ha logrado identificar dentro de la diversidad de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas, un grupo de helmintos que están estrechamente relacionados a los huéspedes que parasitan y que, en su mayoría, se circunscriben a una familia de peces. Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) señalaron este patrón de especificidad de algunos helmintos en ciertas especies de ictalúridos y emplearon el término “fauna principal” o, en inglés, “core fauna”. El término es empleado para aquellas especies de helmintos que se hallan circunscritas a un grupo monofilético de huéspedes, principalmente miembros de una familia y que presentan una distribución asociada a estos mismos peces. De esta manera, el presente estudio se enfoca en peces pertenecientes a dos familias de siluriformes dulceacuícolas primarios de México: Ictaluridae y Heptapteridae.

La forma en que se aborda este modelo de estudio consiste, en primer lugar, en el conocimiento de la diversidad de helmintos de la mayor parte de las especies de estas dos familias de peces dulceacuícolas que habitan en México, Ictaluridae (de origen neártico) y Heptapteridae (de origen neotropical), en regiones donde las especies de ambas familias están co-distribuidas (en simpatría) y en regiones aquellas donde habitan exclusivamente, en ocasiones incluso como especies endémicas a las cuencas hidrológicas donde se distribuyen. La zona de simpatría de las especies de estas familias ocurre en una región de México que corresponde a una parte de la denominada Zona de Transición Mexicana (ver Morrone, 2005).

#### *Ictalúridos y heptaptéridos de México*

Los siluriformes representan un orden de peces conocidos comúnmente como “bagres” que habitan ambientes marinos, dulceacuícolas y salobres, distribuyéndose en todo el mundo (De Pinna, 1993). En México, este orden de peces está representado por cuatro familias: Ictaluridae, Heptapteridae, Ariidae y la recién descrita, Lacantuniidae (Miller et al. 2005; Rodiles-Hernández et al. 2005).

La familia Ariidae está representada por especies marinas, salobres y dulceacuícolas secundarias, mientras que Ictaluridae, Heptapteridae y Lacantuniidae, son familias de peces dulceacuícolas primarios. Estas tres últimas familias de siluriformes no representan un grupo monofilético, es decir, no comparten un ancestro común, como lo muestran los análisis filogenéticos más recientes (Hardman 2005; Rodiles-Hernández et al. 2005; Sullivan et al. 2006).

La familia Ictaluridae es la única familia de bagres nativos en Norteamérica, y su distribución se extiende desde el sur de Canadá, pasando por Estados Unidos, hasta el norte de Guatemala y Belice (Lundberg, 1992; Miller et al. 2005) (ver Figura 1). Esta familia de peces constituye, junto con Cyprinidae y Catostomidae, los peces dulceacuícolas neárticos de distribución más sureña. La monofilia de la familia ha sido establecida con evidencia morfológica y molecular (Lundberg, 1992; Hardman, 2005) y recientemente Sullivan et al. (2006) propusieron que Ictaluridae y Cranoglanididae (una familia de bagres distribuidos en Asia) son miembros de la superfamilia Ictaluroidea, asociación intuida previamente por Lundberg (1992). Se conocen más de cuarenta especies de ictalúridos, organizados en siete géneros: *Ameiurus*, *Noturus*, *Pylodictis*, *Satan*, *Trogloglanis*, *Prietella* e *Ictalurus*. Las relaciones filogenéticas entre *Ameiurus*, *Noturus*, *Pylodictis* y *Prietella* y sus respectivas especies son conocidas por análisis filogenéticos moleculares (Hardman y Page, 2003, Hardman, 2004, Wilcox et al. 2004). Sin embargo, las relaciones filogenéticas del género *Ictalurus* permanecen sin resolver. Lundberg (1992) elaboró un análisis filogenético de las especies de *Ictalurus*, pero no logró resolver las relaciones de todas las especies y solo recuperó dos clados, a los cuales denominó como el clado “*furcatus*” y el clado “*punctatus*”. En cuanto a los análisis filogenéticos empleando caracteres moleculares, los estudios de Hardman y Page (2003), Hardman (2004) y Wilcox et al. (2004), solo han incluido tres especies de *Ictalurus*: *I. furcatus*, *I. punctatus* e *I. lupus*.

La lista de especies de ictalúridos distribuidos en México está compuesta por once especies nominales, en donde sobresale el género *Ictalurus*, con siete de ellas, en diferentes cuencas hidrológicas del país y varias de ellas endémicas (ver Tabla 1). Es necesario señalar que este género de ictalúridos es el mejor representado en el país, al grado de que Miller et al. (2005) consideran a México como el centro de diversificación de *Ictalurus*.

Por otro lado, la familia Heptapteridae es una de las más ricas en número de especies dentro de los siluriformes dulceacuícolas de América del Sur y junto con Cichlidae y Characidae, constituyen las familias de peces neotropicales de distribución más norteña. La familia se distribuye desde América del Sur hasta el sureste de México. En nuestro país, esta familia se representa únicamente por el género *Rhamdia*, con seis especies nominales. Éstas especies de bagres tienen la distribución más norteña para la familia y como ocurre de manera similar con algunas especies de ictalúridos, algunas de ellas son endémicas a ciertas cuencas hidrológicas en México (ver Tabla 1 y Figura 1). Recientemente, Perdices et al. (2002) realizaron un análisis filogenético del género *Rhamdia* en América Central, situando su origen en América del Sur con una colonización subsiguiente en América Central hasta el sureste de México por parte de dos clados principales, a los que denominaron “*laticauda*” y “*guatemalensis*”.

La distribución de ambas familias de peces tienen sus límites de distribución (norteños y sureños respectivamente) en nuestro país y en el sureste existe una zona de simpatría para ellos (ver Figura 1). Esta zona de simpatría ocurre en la región Neotropical en México (ver Morrone, 2005), lo que genera gran interés desde el punto de vista biogeográfico.

#### *Helminthos parásitos de siluriformes dulceacuícolas primarios de México*

En cuanto a registros de helmintos parásitos de las tres familias de siluriformes dulceacuícolas de México, para heptaptéridos, solo se ha estudiado una especie del género *Rhamdia* (*R. guatemalensis*) mientras que para ictalúridos se conocen helmintos parásitos para cinco especies

(*Ictalurus balsanus*, *I. dugesii*, *I. furcatus*, *I. mexicanus* e *I. punctatus*). Sin embargo, no existe a la fecha registro de algún helminto parásito de *Lacantunia enigmatica*, única especie de la recién descrita familia Lacantuniidae (Rodiles-Hernández et al, 2005).

En el caso de los helmintos parásitos de heptaptéridos, se han publicado numerosos estudios para registrar el hallazgo de alguna especie de helminto o enlistar las especies en una localidad específica. Todos corresponden a helmintos hallados en *Rhamdia guatemalensis*. Estos estudios se han desarrollado desde el sureste del país en la península de Yucatán hasta el centro en la cuenca del Río Papaloapan. Sin embargo, no existe a la fecha un estudio que comprenda la diversidad, distribución, especificidad y/o afinidades biogeográficas de las especies de helmintos presentes en este grupo de peces.

Por otro lado, Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) estudiaron los helmintos de cuatro especies de *Ictalurus* en ciertas localidades de la República Mexicana y enlistaron los helmintos en estadio adulto que parasitan a este grupo de peces en nuestro país. Sus resultados indican que existe un grupo de helmintos parásitos que presentan una asociación especial con sus huéspedes y los denominaron “fauna principal”. Este término se refiere a que existe una historia en común en la asociación huésped-parásito entre estos helmintos y sus huéspedes a un nivel supraespecífico, en este caso la familia Ictaluridae. La hipótesis se refiere a los peces dulceacuícolas en general y señala que los parásitos, en términos generales, están circunscritos a un grupo particular de huéspedes, por ejemplo una familia, con una historia biogeográfica en común y que existe un intercambio limitado de helmintos entre estos peces y aquellos de distintas familias con los que están co-distribuidos.

La hipótesis de la “fauna principal” y su intercambio entre peces de distintas familias fue puesta a prueba por Pérez-Ponce de León y Choudhury (2005) empleando la información disponible para los peces dulceacuícolas de México. Los resultados del estudio demostraron que

aún cuando algunos grupos de peces se encuentran dentro de la Zona de Transición Mexicana, existen especies de helmintos asociadas exclusivamente a cada familia de peces y que cada familia de huéspedes presenta un mínimo o nulo intercambio de helmintos con aquellos de otras familias.

De esta manera surge la presente propuesta, que tiene como objetivo el poner a prueba esta hipótesis en dos familias de peces pertenecientes a un mismo orden (Siluriformes), distribuidas en una región geográfica particular (México), considerando las regiones donde las especies habitan de manera exclusiva así como aquellas en donde ocurren en simpatría, en ciertas cuencas hidrológicas del sureste de México.

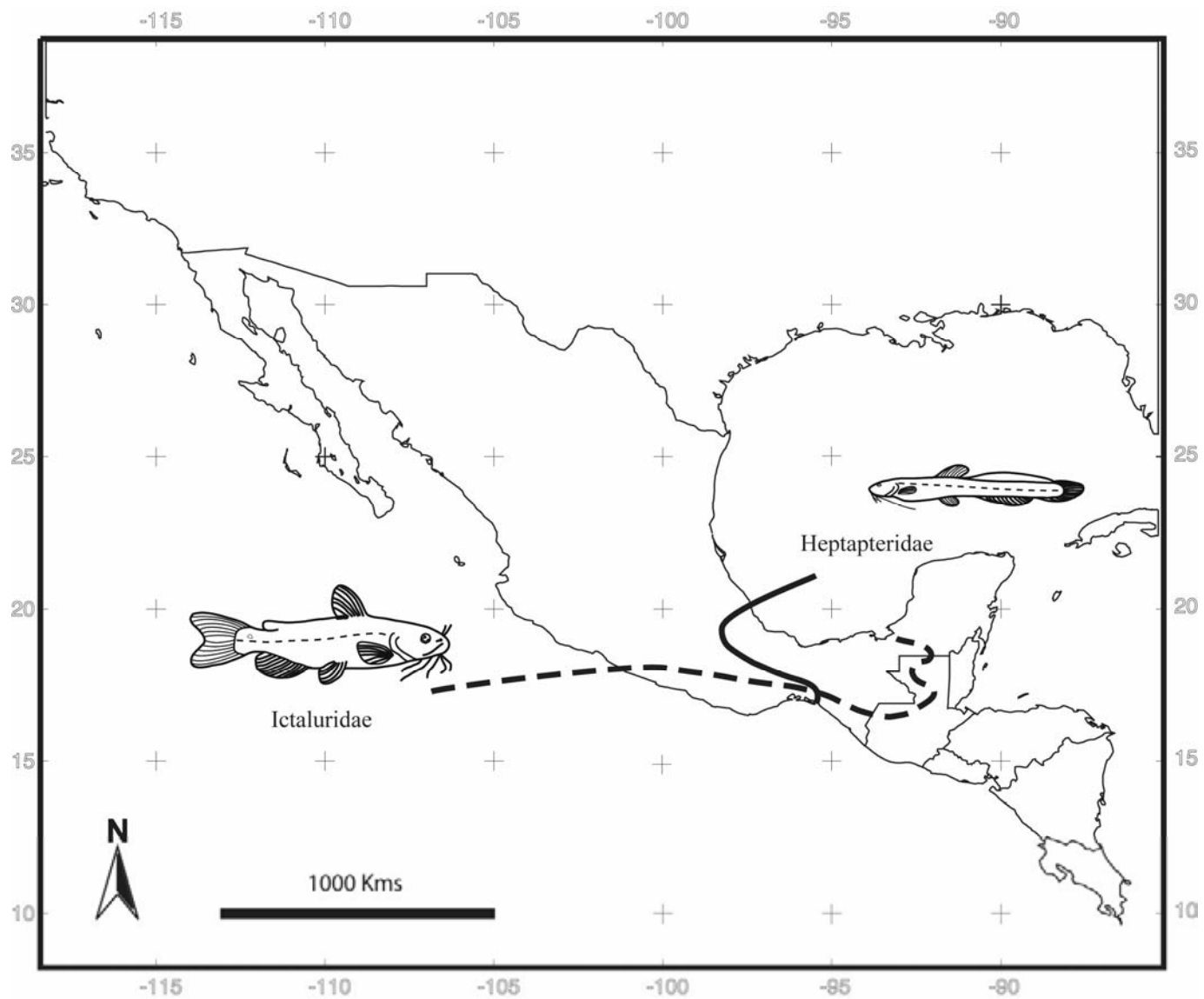
**Tabla 1.** Especies de ictalúridos y heptaptéridos de México y su distribución geográfica, de acuerdo con Miller et al (2005).

<b>Especie</b>	<b>Distribución en México</b>
<b>Ictaluridae</b>	
<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1920)	En la cuenca del Río Bravo
<i>Ictalurus balsanus</i> (Jordan y Snyder, 1900)	Endémica a la cuenca del Río Balsas
<i>I. dugesii</i> (Bean, 1880)	Endémica a las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Ameca
<i>I. furcatus</i> (Lesueur, 1840)	A lo largo de la vertiente del golfo de México, desde el Río Bravo hasta el Río Usumacinta
<i>I. lupus</i> (Girard, 1858)	Al norte del país en los ríos Bravo, Salado, San Juan y Soto la Marina
<i>I. mexicanus</i> (Meek, 1904)	Endémica al Río Gallinas en la Sierra Madre Oriental
<i>I. pricei</i> (Rutter, 1896)	Endémica a los ríos Yaqui, Mayo, Sonora, Fuerte y Casas Grandes
<i>I. punctatus</i> (Rafinesque, 1820)	A lo largo de la vertiente del golfo de México, desde el Río Bravo hasta el Río Cazonces
<i>Prietella phreatophila</i> Carranza, 1954	Cuevas en Coahuila pertenecientes a la cuenca del Río Bravo



**Tabla 1.** Especies de ictalúridos y heptaptéridos de México y su distribución geográfica, de acuerdo con Miller et al (2005) (*Continuación*).

<i>P. lundbergi</i>	Cuevas en Tamaulipas pertenecientes a la cuenca del Río
Walsh y Gilbert, 1995	Tamesí
<i>Pylodictis olivaris</i>	En la vertiente del golfo de México, desde el Río Bravo
(Rafinesque, 1819)	hasta el Río Pánuco
<b>Heptapteridae</b>	
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	En la vertiente del pacífico desde el Río Tehuantepec y en
(Günther, 1864)	la vertiente del Golfo de México desde el Río
	Chachalacas, hasta el Río Usumacinta
<i>R. laluchensis</i> Weber,	Sistema de cuevas La Lucha, Tabasco
Allegrucci y Sbordoni, 2003	
<i>R. laticauda</i> (Kner, 1858)	En la vertiente del Golfo de México desde el Río la
	Antigua hasta el Río Usumacinta
<i>R. macuspanensis</i> Weber y	Grutas de Agua Blanca, Tabasco
Wilkens, 1998	
<i>R. parry</i> Eigenmann y	Desde el Río Tapanatepec hasta el Río Usumacinta
Eigenmann, 1888	
<i>R. reddelli</i> Miller, 1984	Cuevas del sistema del Río Papaloapan



**Figura 1.** Mapa de México donde se muestran los límites generales de distribución de las familias Ictaluridae y Heptapteridae.

## Literatura citada

- Caballero y Caballero, E. y Caballero-Deloya, J. 1975. Helminthos parásitos de peces de la familia Lepisosteidae de aguas dulces de México. 1. Trematoda. *Revista de Biología Tropical* 22: 217–222.
- Caballero y Caballero, E. y Jiménez-Guzmán, F. 1969. Presencia de *Prosthenthystera obesa* (Diesing, 1856) Travassos, 1920 (Trematoda, Digenea) en peces comestibles de agua dulce de México. *Revista de Biología Tropical* 15: 283–287.
- Caballero-Deloya, J. 1977. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, Nematoda II. Descripción de *Spirocamallanus neocaballeroi* sp. nov. (Nematoda: Camallanidae) del intestino de *Astyanax fasciatus* (Cuvier). En: *Excerta parasitológica en memoria del Dr. Eduardo Caballero y Caballero*. Publicación especial No. 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 409–414.
- Caballero y Caballero, E. y Winter, H. A. 1954. Metacercariae of *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1893 in freshwater fishes of Mexico. *Ciencia* 14: 77–80.
- Chitwood, B.G. 1938. Some nematodes from the caves of Yucatán. *Carnegie Institution of Washington Publications*. 491. p. 61–66.
- De Pinna, M. C. C. 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order. Tesis Doctoral. Universidad de Nueva York. Nueva York. 482 p.
- Hardman, M. y L. M. Page. 2003. Phylogenetic relationships among Bullhead Catfishes of the genus *Ameiurus* (Siluriformes: Ictaluridae). *Copeia* 1: 20–33.

- Hardman, M. 2004. The phylogenetic relationships among *Noturus* catfishes (Siluriformes: Ictaluridae) as inferred from mitochondrial gene cytochrome b and nuclear recombination activating gene 2. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 395-208
- Hardman, N. 2005. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Ostariophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 700–720.
- Jiménez-Guzmán, F. 1973. Tremátodos digéneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México I. Dos nuevas especies y un registro nuevo en el carácido *Astyanax fasciatus mexicanus* (Filippi). Cuadernos del Instituto de Investigaciones Científicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. 17. p. 1–13.
- Jiménez, Guzmán, F. y Caballero y Caballero, E. 1974. Tremátodos digéneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México II. *Crassicutis bravoae* n. sp. de la mojarra *Cichlasoma cyanoguttatus* (Baird et Girard). Publicaciones Biológicas Instituto de Investigaciones Científicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. 1. p 65–77.
- Lundberg, J.G. 1992. The phylogeny of ictalurid catfishes: a synthesis of recent work. *In*: Mayden, R.L. (Ed.), *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA. p. 392–420.
- Manter, H.W. 1936. Some trematodes of cenote fish from Yucatan. *In*: Pearse, A.S., Creaser, E.P. y Hall, F.G. (Eds.). *The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey*. Washington, Carnegie Institution, Publication 457. p. 33–38.
- Miller, R. R., Minckley, W. L. y Norris, S. M. 2005. *Freshwater fishes of México*. The University of Chicago Press. 490 p.

- Mejía-Madrid, H. H., Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-Ponce de León, G. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from México with biogeographical considerations. *Comparative Parasitology* 72: 200–211.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207–252.
- Pearse, A. S. 1936. Parasites from Yucatan. En: Pearse, A.S., Creaser, E.P. y Hall, F.G. (Eds.), *The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey*. Washington, Carnegie Institution, Publication. 457. p. 45–59.
- Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. y León-Règagnon, V. 1996. Listados faunísticos de México VI. Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 100 p.
- Pérez-Ponce de León, G. y García-Prieto, L. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas* 6: 7–11.
- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: Empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.
- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32: 645–659.
- Perdices, A. Bermingham, E., Montilla, A. y Doadrio, I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 172–189.
- Price, C. E. y Henderson, A. 1969. Monogenean parasites of Mexican freshwater fishes I. Introductory remarks, with an account of the parasite genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850.

Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 40: 195–204.

Rodiles-Hernández, R., Hendrickson, D. A., Lundberg J. G. y Humphries, J. M.. 2005.

*Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. Zootaxa 1000: 1-24.

Sullivan, J. P., Lundberg, J. G. y Hardman, M. 2006. A phylogenetic analysis of the major groups

of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using *rag1* and *rag2* nuclear gene sequences Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 636-662

Stunkard, H.W. 1938. Parasitic flatworms from Yucatan. The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey. Washington, Carnegie Institution, Publication. 491. p. 33–50.

Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M. L., Scholz, T., González-Solís, D. y Mendoza-

Franco, E. F. 2001a. Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico. Academia, Praha. 165p.

Wilcox, T. P., García de León, F. J., Hendrickson, D. A. y Hillis, D. M. 2004. Convergence

among cave catfishes: long-branch attraction and a Bayesian relative rates test. Molecular Phylogenetics and Evolution 31: 1101–1113.

## **Hipótesis**

Con base en la propuesta de la “fauna principal” en los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas, se planteó la siguiente hipótesis: Los helmintos parásitos de los peces de las familias Ictaluridae y Heptapteridae pertenecientes al orden Siluriformes, presentan una “fauna principal” y no existirá un intercambio de éstas especies en zonas donde ambas familias ocurran en simpatría.

Como mencionamos anteriormente, ambas familias de peces aparentemente no guardan relaciones filogenéticas estrechas y pertenecen a diferentes componentes bióticos (Neártico y Neotropical, respectivamente) y se encuentran distribuidas en México, que representa la zona de transición de ambas biotas (ver Morrone, 2005). Por lo tanto, es posible generar la predicción de que las familias Ictaluridae y Heptapteridae al ser miembros de diferentes componentes bióticos y tener relaciones filogenéticas distantes, posean faunas helmintológicas exclusivas y que presenten limitado o nulo intercambio en zonas de simpatría. Es importante considerar que hasta ahora, la hipótesis de la “fauna principal” no ha sido evaluada en peces de familias que pertenecen al mismo Orden (Siluriformes).

El planteamiento del presente estudio, además de explorar el intercambio de helmintos en huéspedes de diferente familias, también nos permitirá evaluar el intercambio de fauna de orígenes distintos en una zona de transición y por último, mediante el estudio filogenético de algunos grupos de helmintos, con métodos de análisis particulares, obtendremos una hipótesis biogeográfica que nos permita entender su distribución actual y su asociación a un grupo de huéspedes. Bajo esta perspectiva se plantearon los siguientes objetivos.

## Objetivos

### Objetivo general

Establecer el registro helmintológico de ictalúridos y heptaptéridos en distintas localidades de México y descubrir patrones biogeográficos de las asociaciones parásito-huésped.

### Objetivos particulares

1. Evaluar la hipótesis de la existencia de helmintos principales en los siluriformes dulceacuícolas primarios de México, mediante la aplicación de índices de especificidad.
2. Evaluar la predicción de intercambio de las faunas parasitarias de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* en zonas donde ambas especies co-ocurren.
3. Generar una hipótesis de Biogeografía Histórica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos, mediante la aplicación del método panbiogeográfico.
4. Proponer hipótesis filogenéticas para las poblaciones de algunas de las especies principales de ictalúridos y realizar un análisis comparativo de las mismas para obtener una hipótesis de biogeografía histórica.



## **CAPÍTULO 1**

**Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos  
(Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica  
primaria.**

Manuscrito aceptado para su publicación en la Revista Mexicana de Biodiversidad (Fecha de  
aceptación 7 de diciembre de 2007)

## **Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León: Homología biogeográfica de helmintos**

**Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria**

**Taxonomic composition of the helminth parasites of ictalurids and heptapterids (Osteichthyes: Siluriformes) in Mexico, with a hypothesis of biogeographical primary homology**

Rogelio Rosas-Valdez y Gerardo Pérez-Ponce de León

Laboratorio de Helminología, Instituto de Biología, UNAM, Ap. Postal 70-153, 04510 México, D. F., México. Correspondencia: [rrosas@ibiologia.unam.mx](mailto:rrosas@ibiologia.unam.mx)

**Resumen.** Ictaluridae y Heptapteridae (Siluriformes) son dos familias de peces dulceacuícolas distribuidas en México de origen neártico y neotropical, respectivamente. Esto genera un interés particular en el estudio de sus helmintos parásitos desde el punto de vista biogeográfico. El presente estudio tiene como objetivo presentar la información, tanto bibliográfica como aquella resultado del trabajo de campo realizado en los últimos años, sobre los helmintos parásitos de estos peces en México y utilizar dicha información para describir patrones de estas asociaciones huésped-parásito, que contribuyan al entendimiento de la historia biogeográfica de estos asociados. En conjunto, ambas familias de peces están parasitadas por 89 especies de helmintos, incluyendo 49 en estado adulto y 40 formas larvarias, y solo dos se presentan en ambos estados. Se utilizó el análisis de trazos (panbiogeografía) para analizar la distribución de 16 de éstas especies, con el objeto de generar una hipótesis biogeográfica de esta asociación. La hipótesis señala que los asociados tienen una historia biogeográfica en común y que, en el caso de algunas especies de *Ictalurus*, la composición taxonómica de sus helmintos es resultado, en parte, de los

eventos de especiación de sus huéspedes. También se corrobora el patrón observado en relación con los helmintos de peces dulceacuícolas de México, sobre la circunscripción de ciertas especies de helmintos a sus respectivas familias de huéspedes y el intercambio limitado entre ellos, aun ocurriendo en simpatría.

Palabras clave: Ictaluridae, Heptapteridae, helmintos, biogeografía, huésped-parásito, análisis de trazos.

**Abstract.** Ictaluridae and Heptapteridae (Siluriformes) are two families of freshwater fishes distributed in Mexico, with a nearctic and neotropical origin, respectively. This generates a particular interest in the study of its parasitic helminths from the biogeographical point of view. In this study we present a checklist of the helminth parasites of these freshwater fishes, obtained from bibliographical sources as well as field work conducted during the last few years, and we use this information to describe host-parasite patterns, in order to uncover the biogeographical history of these associates. Altogether, both fish families are infected with 89 species of helminths, 49 as adults and 40 as larvae, and only two occur as both, adults and larvae. Track analysis (panbiogeography) is used to propose a biogeographical hypothesis by considering the distribution of 16 of the 89 helminth species recorded in these hosts. The hypothesis indicates that the associates have a common biogeographical history and in the case of some species of *Ictalurus*, the taxonomic composition of their helminth fauna, is partly a result of the speciation events of their hosts. The general pattern of the helminth parasites of freshwater fishes of Mexico about the circumscription of some helminth species to a particular host family, and the limited host-sharing even when hosts occur in sympatry, is also corroborated.

Keywords: Ictaluridae, Heptapteridae, helminths, biogeography, host-parasite, track analysis.

## **Introducción**

Ictaluridae y Heptapteridae (Osteichthyes: Siluriformes) constituyen dos grupos de peces dulceacuícolas primarios (comúnmente denominados como bagres) que tienen representantes distribuidos en México (Miller et al., 2005). Los ictalúridos representan la única familia de bagres existente en América del Norte, donde es endémica, mientras que los heptaptéridos constituyen una de varias familias de bagres que se distribuyen en América Central y del Sur. Desde el punto de vista biogeográfico, estas dos familias de peces representan componentes bióticos de las regiones Neártica y Neotropical, respectivamente, cuyos límites de distribución más sureños y norteños se encuentran en México. Estos patrones de distribución se presentan de manera similar en otros grupos de organismos (ver Halffter, 1987; Brooks y Mayden, 1992; Marshall y Liebherr, 2000; Morrone y Márquez, 2001) y por ello México es considerado como una zona de transición entre dichas regiones biogeográficas, lo cual, aunado a su compleja historia geológica y gran variedad de ambientes, sitúa al país como una región megadiversa.

El análisis biogeográfico de la diversidad biológica con la que cuenta México se ha realizado utilizando diferentes métodos, mismos que han permitido detectar patrones biogeográficos complejos (ver Morrone, 2005). La mayoría de los estudios han abordado el tema en cuestión con grupos que se distribuyen en ambientes terrestres y es hasta recientemente, que se han elaborado estudios considerando grupos distribuidos en sistemas acuáticos (Aguilar-Aguilar et al., 2003b; Gesundheit y Macías García, 2005; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2005; Domínguez-Domínguez et al., 2006; Huidobro-Campos et al., 2006). En particular, los peces dulceacuícolas representan excelentes modelos de estudio para entender la evolución de las cuencas hidrológicas de la compleja zona de transición que representa México. Por ello, la ictiofauna dulceacuícola ha sido abordada en este contexto biogeográfico desde los estudios pioneros de Álvarez del Villar (1972), Barbour (1973), Miller y Smith (1986), entre otros. Recientemente, se ha abordado la

biogeografía de distintos grupos de peces dulceacuícolas en México implementando nuevos métodos y empleando otras fuentes de información; estos estudios demuestran que la historia de estos peces está asociada a la historia geológica de ciertas regiones (Gesundheit y Macías García, 2005; Mateos, 2005; Huidobro-Campos et al., 2006; Domínguez-Domínguez et al., 2006).

En este contexto, los parásitos de peces dulceacuícolas aportan elementos nuevos a la explicación de los patrones biogeográficos de los huéspedes a los que parasitan, ya que éstos son fundamentales como una etapa de su ciclo biológico. Con base en esto, en los últimos años se empezó a abordar el análisis de los patrones de distribución de los helmintos que parasitan a peces dulceacuícolas de México, con la intención de aportar una fuente de información adicional derivada de la asociación parásito-huésped, para entender la evolución de la asociación, así como también de las cuencas hidrológicas en la que ambos asociados habitan. Recientemente, Pérez-Ponce de León y Choudhury (2005) realizaron un análisis de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de México en el cual tres predicciones fueron corroboradas: a) los helmintos están circunscritos a un grupo taxonómico de huéspedes (principalmente al nivel de la categoría de familia) y este patrón es independiente al área donde se distribuyen; b) las áreas dentro de una cierta región biogeográfica (consecuentemente con composición de peces similar) tienen faunas de helmintos similares, en comparación con áreas con menor similitud en su composición ictiofaunística y c) las “faunas principales” (“core faunas”) de helmintos persisten en zonas de transición con un limitado intercambio de helmintos entre huéspedes.

Con base en los antecedentes anteriormente descritos, se ha establecido un escenario general en el conocimiento de los helmintos que parasitan a peces dulceacuícolas en México, con información relevante para el entendimiento de los patrones de distribución de la diversidad biológica en las distintas regiones de nuestro país. Algunos de estos estudios le han dado un mayor énfasis al componente neotropical (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguilar-Aguilar et

al., 2003b, 2005), en la zona de transición del centro de México (Pérez-Ponce de León et al., 2000; Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2001; Pérez-Ponce de León, 2003; Mejía-Madrid et al., 2007), o en el componente neártico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005). El presente trabajo pretende contribuir en ese sentido al integrar información derivada de elementos neárticos como los ictalúridos, junto con elementos neotropicales como los heptaptéridos, con la consideración de que ambos grupos son miembros de un mismo taxón monofilético (Siluriformes).

En México se han registrado 11 especies de Ictaluridae y seis de Heptapteridae (Miller et al. 2005), de las cuales *Ictalurus balsanus*, *I. mexicanus*, *I. dugesii*, *I. furcatus* e *I. punctatus*, así como *Rhamdia guatemalensis* han sido estudiadas desde el punto de vista helmintológico en cierto detalle, en diferentes zonas del país (Pérez-Ponce de León et al., 1992, 1996; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Rosas-Valdez et al., 2007b; Salgado-Maldonado, 2006). De esta manera, nuestros objetivos son: 1) elaborar un listado de las especies de helmintos que parasitan a ictalúridos y heptaptéridos de México, con base en trabajo de campo reciente y en la recopilación bibliográfica de los estudios previos, y 2) emplear esta base de datos para describir patrones biogeográficos y de asociación huésped-parásito de los helmintos parásitos de estos siluriformes, para generar una hipótesis de homología biogeográfica primaria.

### **Material y métodos**

Entre los meses de septiembre del 2002 y diciembre del 2006 se recolectaron 538 ejemplares de bagres correspondientes a seis especies: *I. dugesii*, *I. furcatus*, *I. punctatus*, *Ameiurus melas*, *Pylodictis olivaris* (Ictaluridae) y *Rhamdia guatemalensis* (Heptapteridae). Algunos ejemplares con estatus incierto, fueron registrados como *Ictalurus* sp. En total se recolectaron peces en 33 localidades de nueve estados de la República Mexicana (Tabla 1). Los ejemplares fueron capturados con diferentes artes de pesca, tales como redes agalleras, anzuelos, nasas y

chinchorros. Los peces capturados se conservaron en hielo y en algunos casos en bolsas con agua hasta su posterior disección y revisión bajo el microscopio estereoscópico. Los gusanos recolectados fueron fijados y conservados con técnicas convencionales para su posterior procesamiento e identificación. Una vez en laboratorio, los platelmintos fueron teñidos con hematoxilina de Delafield o paracarmín de Meyer, mientras que los nematodos fueron aclarados con lactofenol de Amman o con glicerina diluida al 70% en alcohol al 96%; por último, se emplearon claves taxonómicas y bibliografía especializada para identificar a cada grupo de helminto (ver Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

A partir de los datos generados por el trabajo de campo y de publicaciones previas con al menos un registro de helminto como parásito de un miembro de estas familias de peces, se elaboró un listado de las especies de helmintos que las parasitan, en estado adulto y/o larvario. La lista de especies fue ordenada por grupo de parásito (Monogenea, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala y Nematoda) y, dentro de cada uno de estos, en orden alfabético por familia de parásito; para cada especie de parásito se indica el autor y el año de publicación. Cada especie de parásito contiene a su vez, a la especie de huésped o huéspedes a los que parasitan, seguido por el hábitat en que se encuentra. Para cada especie de huésped se presentan las localidades donde se distribuye el parásito, agrupadas por estado de la República Mexicana en orden alfabético y, para cada una de las localidades se incluye además las referencias bibliográficas correspondientes. Al final de cada sección se incluyen los registros nuevos, derivados del trabajo de campo realizado en el presente estudio, indicando el número de catálogo de la Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, UNAM (CNHE) correspondiente a los ejemplares de respaldo. Asimismo, se elaboró un listado huésped-parásito con la intención de analizar la información desde otra perspectiva (Anexo 1) y se elaboró un mapa con la información recabada donde se observa la cobertura de los registros de estos parásitos en México (Figura 1).

Para el análisis biogeográfico se emplearon los registros recopilados en la lista de huéspedes y parásitos. En primer término se realizó una selección de las especies de helmintos que parasitan en estado adulto a varias especies de ictalúridos y al heptaptérido *Rhamdia guatemalensis*. En la actualidad se reconoce que las larvas de helmintos de peces dulceacuícolas son poco específicas, es decir, son parásitas de peces de diferentes familias e inclusive algunas de ellas se han encontrado en ambientes estuarinos (ver Pérez-Ponce de León et al, 1996; Salgado-Maldonado, 2006). Adicionalmente, en su mayoría son parásitas en estado adulto de vertebrados que poseen una vagilidad diferente a la de los peces y por consecuencia obscurecen cualquier posible patrón biogeográfico y por tanto escapan al alcance del presente estudio. Por estas razones, tales registros fueron excluidos. Posteriormente se detectaron aquellas especies de helmintos que solo parasitan a estas dos familias de peces. Dado que el análisis pretende describir la asociación entre estos huéspedes y sus helmintos asociados, las especies de helmintos que también son parásitas de peces de otras familias fueron excluidos, para solo considerar así aquellos helmintos que presumiblemente son específicos a estas dos familias de peces. Un caso que ejemplifica este problema metodológico, por el cual dichas especies fueron excluidas es el referido al digéneo *Genarchella isabellae* descrito originalmente por Lamothe-Argumedo (1977a) como parásito de *Rhamdia guatemalensis* en el Lago de Catemaco, Veracruz. La descripción original de la especie corresponde al único registro en *R. guatemalensis*, sin embargo, este trematodo es un parásito común del tubo digestivo de cíclidos y eleótridos, entre otras familias de peces en diferentes partes de nuestro país (ver Pérez Ponce de León et al. 2007). Si se incluyera a esta especie de helminto en el análisis, entonces deberíamos considerar a todas las localidades en México donde ha sido registrada, aun cuando en éstas no se encuentre distribuido *R. guatemalensis*.



De esta manera, se utilizaron 16 especies de helmintos que corresponden a distintos grupos: digéneos (4 especies), monogéneos (2 especies), cestodos (4 especies) y nemátodos (6 especies). Estas especies han sido encontradas en localidades de 13 de las cuencas hidrológicas más importantes de México, las cuales corresponden a siete de las ocho provincias ictiofaunísticas que comprende el territorio mexicano, de acuerdo con Miller et al. (2005) (ver Figuras 2a, 2b). Para el análisis de los datos se empleó el método general de la panbiogeografía, que consiste en la representación de la distribución de las especies involucradas en un mapa, para encontrar repetición de patrones entre especies. La repetición de patrones es considerada como un componente biótico, es decir un conjunto de organismos o componentes que han sido fragmentados por eventos geológicos o climáticos. La forma en la que se implementa un estudio panbiogeográfico se describe en detalle en los trabajos de Craw et al. (1999) y Morrone (2004a, b). Las coordenadas geográficas de las localidades para cada especie de parásito fueron situadas en un mapa de México y posteriormente fueron unidas mediante un árbol de tendido mínimo para obtener un trazo individual. Los trazos individuales se compararon en su conjunto para obtener trazos generalizados. Estos trazos generalizados representan componentes bióticos o zonas biogeográficas, es decir, dos o más especies que comparten una historia biogeográfica en común (Morrone, 2001). Estos trazos fueron analizados con base en la propuesta de provincias ictiofaunísticas de Miller et al. (2005). Finalmente, se conjuntó la información disponible sobre la historia de los huéspedes y se generó una hipótesis de homología biogeográfica primaria para explicar la distribución de los helmintos o componentes bióticos y su asociación al grupo de huéspedes que parasitan.

## **Resultados**

### ***Composición taxonómica***

En total, 538 bagres fueron colectados y revisados en busca de helmintos. Estos bagres corresponden a seis especies de ictalúridos (*Ictalurus* sp., *I. dugesii*, *I. punctatus*, *I. furcatus*, *Ameiurus melas* y *Pylodictis olivaris*) y un heptaptérido (*Rhamdia guatemalensis*). Se adicionaron 33 registros nuevos de localidad, que corresponden a una especie de helminto en una localidad en particular, así como 8 registros nuevos de huésped.

La lista de parásitos y huéspedes que se presenta a continuación contiene los registros que se realizaron como resultado del trabajo de campo, junto con aquellos obtenidos de una detallada recopilación bibliográfica. En ésta, se registra por primera vez a los helmintos parásitos de *Pylodictis olivaris* y *Ameiurus melas* en México. Conjuntando los resultados de nuestras colectas y la búsqueda retrospectiva, los datos indican que siete especies de ictalúridos se hallan parasitadas al menos por una especie de helminto, mientras que para heptaptéridos solo se tienen registros para el jufl, *Rhamdia guatemalensis*. El listado incluye más de 400 registros que corresponden a una especie de helminto, en una especie de huésped, en una localidad determinada. Los registros incluyen 129 localidades en 16 estados de la República Mexicana; algunas regiones se han estudiado con un mayor esfuerzo de muestreo como es el centro y sureste del país, mientras que el norte permanece como la región menos explorada para estos huéspedes (ver Figura 1). Las localidades incluidas en el listado corresponden a ambientes dulceacuícolas distintos, mismos que incluyen cenotes, arroyos, lagos, presas, ríos y centros acuícolas.

En total, la lista de parásitos y huéspedes contiene 89 especies de helmintos que parasitan siluriformes dulceacuícolas primarios de México. El número de especies de helmintos en estado adulto se distribuye de manera asimétrica por grupo de parásitos, pues 12 pertenecen a digéneos, 23 a los nematodos, 7 a los cestodos, 7 a los monogéneos y 2 a los acantocéfalos, mientras que para las larvas se han registrado 18 especies de digéneos, 8 de cestodos, 2 de acantocéfalos y 12 de nematodos. Dos helmintos están presentes en estado adulto y en forma de larva: *Stunkardiella*

*minima* y *Proteocephalus brooksi* en *Rhamdia guatemalensis*. La diversidad de helmintos de ictalúridos comprende 33 especies de helmintos en estado adulto y 18 en estado larvario, mientras que *Rhamdia guatemalensis* presenta una diversidad de 20 especies de helmintos en estado adulto y 32 en estado larval. A continuación se presenta la lista donde se incluyen todos los registros de helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México.

**Helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México. Lista Parásito-Huésped (adultos)**

**Phylum PLATYHELMINTHES**

Clase TREMATODA

Familia Acanthostomidae Poche, 1926

*Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938)

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Oaxaca:** Puente Valle Nacional, Río Valle Nacional (Salgado-Maldonado et al. (2005a).

**Quintana Roo:** Cenote San Pedro 1, Cenote San Pedro 2. **Yucatán:** Cenote Scan Yui, Cenote Xmucuy (Scholz et al. (1995b). **Tabasco:** Pantanos de Centla (López-Jiménez, 2001). **Veracruz:** Lago de Catemaco (Lamothe-Argumedo y Ponciano-Rodríguez, 1986; Pérez-Ponce de León et al., 1992; Salgado-Maldonado et al., 2005a); Río Papaloapan, Tlacotalpan, Río San Juan, Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Caverna Kaua, Caverna San Isidro (Stunkard, 1938); Cenote Chen-há, Cenote Ixin-há, Cenote Sacamucuy (Scholz et al., 1995b); Cenote Ixin-há (Moravec et al., 2002b).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5943), Tab.; Paso Canoa (CNHE 5942), Oax.; Tlacotalpan (CNHE 5941), Ver.

Familia Allocreadiidae Looss, 1902

*Creptotrema agonostomi* Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza y Caspeta-Mandujano, 1998

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Guerrero:** Chontalcoatlán (Salgado-Maldonado et al., 1998). **Michoacán:** Las Animas; Las Trojes (Rosas-Valdez et al., 2007b). **Morelos:** Huixastla; Nexpa (Rosas-Valdez et al., 2007b).

*Megalogonia ictaluri* (Surber, 1928)

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Río El Salado (CNHE 5940), Tamps.

*Ameiurus melas* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Río El Salado (CNHE 5939), Tamps.

*Polylekithum* sp.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Buenavista (CNHE 5937), Ver.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Presa Temascal (CNHE 5938) Oax.

Familia Aspidogastridae Poche, 1907

*Cotylogaster* sp.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Río Usumacinta, Tenosique (López-Jiménez, 2001).

**Registros del presente estudio:** Pantanos de Centla (CNHE 5936), Tab.

Familia Callodistomidae (Odhner, 1910)

*Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1850)

*Ictalurus furcatus* (Vesícula biliar).

**Tabasco:** Río San Pedro, San Pedro (Pineda-López et al., 1985; Salgado-Maldonado et al., 2005b).

Familia Cryptogonimidae

*Campechetrema* sp.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

Familia Derogenidae Lühe, 1910

*Genarchella isabellae* (Lamothe-Argumedo, 1977)

*Rhamdia guatemalensis* (Estómago).

**Veracruz:** Lago de Catemaco (Lamothe-Argumedo, 1977)

*Genarchella tropica* (Manter, 1936)

*Rhamdia guatemalensis* (Estómago).

**Quintana Roo:** Cenote San Pedro 2, (Scholz et al., 1995b). **Yucatán:** Caverna San Bulha Motul, Cenote Scan Yui, (Manter, 1936); Cenote Chen-há, Cenote Homún, Cenote Sacamucuy, Cenote Tixkanka (Scholz et al., 1995b); Cenote Ixin-há, (Scholz et al. 1995b, 1995d; Moravec et al., 2002b); Cenote Scan Yui, Cenote Xcangachén, Cenote Xmucuy (Scholz et al., 1995b, 1995d); Cenote Xkeken (Scholz et al., 1995b).

*Ictalurus furcatus* (No determinado).

**Oaxaca:** Río Tuxtepec, Tuxtepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

Familia Gorgoderidae Looss, 1901

*Phyllodistomum centropomi* Mendoza-Garfías y Pérez-Ponce de León, 2005

*Rhamdia guatemalensis* (Vejiga urinaria).

**Registros del presente estudio:** Tlacotalpan (CNHE 5935), Ver.

*Phyllodistomum lacustri* (Loewen, 1929)

*Ictalurus dugesii* (Vejiga urinaria).

**Jalisco:** Lago de Chapala (Lamothe-Argumedo, 1988). **Michoacán:** Presa San Juanico, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

*Ictalurus furcatus* (Vejiga urinaria).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

*Ictalurus punctatus* (Vejiga urinaria).

**Michoacán:** Presa San Juanico, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Buenavista (CNHE 5934), Ver.; Presa Falcón (CNHE 5933), Tamps.

*Ictalurus* sp. (Vejiga urinaria).

**Registros del presente estudio:** El Olote (CNHE 5932), Río el Tunal (CNHE 5931), Dur.

Familia Macroderoididae McMullen, 1937

*Alloglossidium corti* (Lamont, 1921)

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Coahuila.** Centro acuícola la Rosa (Caballero-Padilla, 1988). **Veracruz:** Río Pánuco (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Nuevo León:** Centro acuícola Salinillas (Pérez-Ponce de León et al., 1996).

*Ictalurus dugesii* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Belén (CNHE 5930), Tenanguillo (CNHE 5929), Jal. Río Bavispe (CNHE 5928), Son.

Clase MONOGENEA

Familia Dactylogyridae Bychowsky, 1933

*Ameloblastella chavarriai* (Price, 1938)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias).

**Tabasco:** Arroyo Sones, (López-Jiménez, 2001), Pantanos de Centla (Texta-Camacho, 2003).

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Evangelista. **Veracruz:** Lago de Catemaco, Tlacotalpan (Salgado-

Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Cenote Ixin-há (Kritsky et al.2000; Mendoza-Franco et al., 1999).

*Aphanoblastella travassosi* (Price, 1938)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias).

**Tabasco:** Pantanos de Centla, Tab. (López-Jiménez, 2001), Laguna el Rosario (M306).

**Veracruz:** Lago de Catemaco, Tlacotalpan, Ver. (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Cenote Homún, Cenote Hubiku, Cenote Hunucmá, Cenote Ixin-há, Cenote Scan-Yui, Cenote Tixkanka, Cenote Xcanganchén, Cenote Xmucuy (Kritsky et al., 2000; Mendoza-Franco et al., 1999).

*Ligictaluridus floridanus* Mueller, 1936

*Ictalurus furcatus* (Branquias).

**Chiapas:** Presa La Angostura, (Pineda-López, 1985a)

*Ictalurus punctatus*. **Nuevo León:** Laguna Salinillas (Galavíz-Silva et al., 1990), Centro acuícola Salinillas (Reynaga-Piña, 1988). **Tamaulipas:** Centro acuícola Vicente Guerrero (Galaviz-Silva et al., 1990).

*Ligictaluridus mirabilis* (Mueller, 1937)

*Ictalurus furcatus* (Branquias).

**Tabasco:** Río San Pedro, San Pedro (López-Jiménez, 2001); El recreo, Tenosique (M306).

*Pavanelliella scaphiocotylus* Kritsky y Mendoza-Franco, 2003

*Rhamdia guatemalensis* (Cavidad nasal).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Kritsky y Mendoza Franco, 2003)

Familia Gyrodactylidae

*Gyrodactylus* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Aletas y branquias).

**Veracruz:** Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a)

*Ictalurus punctatus* (Branquias).

**Tamaulipas:** Granja piscícola, (Flores-Crespo y Flores-Crespo, 2003)

*Microcotyle* sp.

*Ictalurus furcatus* (Branquias).

**Tabasco:** Tenosique (López-Jiménez, 2001)

Clase CESTODA

Familia Bothriocephalidae

*Bothriocephalus pearsei* Scholz, Vargas-Vázquez y Moravec, 1996

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Yucatán:** Caverna San Bulha Motul (Pearse, 1936); Cenote Xmucuy (Scholz et al. 1996b, c)

Cenote Zací (Scholz, 1997; Scholz et al., 1996b, c)

Familia Proteocephalidae La Rue, 1911

*Corallobothrium fimbriatum* Essex, 1927

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Guerrero:** Presa La Villita, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002)

*Ictalurus dugesii* (Intestino).

**Jalisco:** Lago de Chapala, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002)

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Presa El Novillo (CNHE 5927), Son; Presa Falcón (CNHE 5926), Tamps.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).



**Coahuila:** Centro acuícola la Rosa (Caballero-Padilla, 1988). **Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002); **Tamaulipas:** Presa Falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002); **Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Presa Falcón (CNHE 5925), Presa Vicente Guerrero (CNHE 5924), Tamps.; Presa El Novillo (CNHE 5944); Río Bavispe (CNHE 5945), Son.

*Pyloodictis olivaris* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Presa Vicente Guerrero (CNHE 5946), Tamps.

*Megathylacoides giganteum* (Essex, 1928)

*Ictalurus dugesii* (Intestino).

**Jalisco:** Lago de Chapala (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). Notas: Ejemplares depositados en la CNHE como *Corallobothrium fimbriatum* corresponden a *Megathylacoides giganteum* (CNHE).

**Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Buenavista (CNHE 5950), Ver; Presa Falcón (CNHE 5949), Tamps.

*Ictalurus* sp. (Intestino).

**Registros del presente estudio:** El Olote (CNHE 5948), Río El Tunal (CNHE 5951), Dur.

*Megathylacoides lamothei* (García-Prieto, 1990)

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Oaxaca:** Presa Cerro de Oro (Scholz et al., 2003); Presa Temascal (García-Prieto 1990); Río Tuxtepec, Tuxtepec, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Veracruz:** Tlacotalpan, (Scholz et al., 2003). **Tabasco:** Aztlán, Río Carrizal (Rosas-Valdez et al., 2004).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5947).

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Michoacán:** Huetamo, Tziritzícuaró, (Rosas-Valdez et al., 2007b)

*Proteocephalus brooksi* García-Prieto, Rodríguez y Pérez-Ponce de León, 1996

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Quintana Roo:** Cenote San Pedro 2 (Scholz et al., 1996c). **Veracruz:** Lago de Catemaco (García-Prieto et al., 1996; Pérez-Ponce de León et al., 1992), Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Cenote Ixin-há, Cenote Sacamucuy, Cenote Xmucuy (Scholz et al. 1996c); Cenote Ixin-há (Moravec et al., 2002b).

*Proteocephalus* sp.

*Ictalurus dugesii* (Intestino).

**Jalisco:** Lago de Chapala, San Antonio Tlayacapan (Rodríguez-Hernández, 1985).

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Ocaña-Nuñez, 1992). **Tabasco:** Emiliano Zapata, Jonuta, Río San Pedro, San Pedro (Pineda-López et al., 1985)

Familia Monticellidae La Rue, 1911

*Chambriella peregrina* Rosas-Valdez, Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2008

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Morelos:** Huixastla, Nexpa, Xicatlacotla (Rosas-Valdez et al., 2007, 2008)

## **Phylum ACANTHOCEPHALA**

Familia Cavisomidae Meyer, 1932

*Caballerorhynchus lamothei* Salgado-Maldonado, 1977

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Bautista, (Salgado-Maldonado et al., 2005a)

Familia Neoechinorhynchidae Ward, 1917

*Neoechinorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Veracruz:** Tlacotalpan, (Salgado-Maldonado et al., 2005a)

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Lago El Chiribital, Lago El Espino, Río San Pedro, San Pedro, Río Vicente Guerrero, (Salgado-Maldonado, 1985).

## **Phylum NEMATODA**

Familia Anisakidae Railliet y Henry, 1912

*Goezia nonipapillata* Osorio-Sarabia, 1982

*Ictalurus furcatus* (Estómago).

**Chiapas:** Presa Chicaosén (Ocaña-Núñez, 1992).

*Goezia* sp.

*Ictalurus dugesii* (Estómago).

**Jalisco:** Lago de Chapala (Rodríguez-Hernández, 1985; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Garrido-Olvera et al., 2006). **Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Garrido-Olvera et al., 2006).

*Ictalurus punctatus* (Estómago).

**Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Garrido-Olvera et al., 2006).

*Hysterothylacium cenotae* (Pearse, 1936)

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Quintana Roo:** Caverna Nohoch Tulum (Moravec et al., 1996); Cenote Kawash (Moravec et al., 1995d; 1996). **Yucatán:** Caverna San Bulha Motul, Cenote Ciruak Chichen Itzá (Pearse, 1936); Cenote Xmucuy (Moravec et al., 1995d; 1996).

*Hysterothylacium* sp.

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Michoacán:** Presa Infiernillo (Osorio-Sarabia, 1982).

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Tenosique (López-Jiménez, 2001).

Familia Camallanidae Railliet y Henry, 1915

*Camallanus oxycephallus* Ward y Magath, 1916

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Mancías-Hinojosa, 1984)

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Casanova-Bustillos, 1984)

*Procamallanus (Spirocamallanus) neocaballeroi* (Caballero-Deloya, 1977)

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Veracruz:** Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al. (1992), Salgado-Maldonado et al. (2005a).

*Procamallanus (Spirocamallanus) pereirai*

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Michoacán:** Presa Infiernillo (Osorio-Sarabia, 1982).

*Procamallanus (Spirocamallanus) sp.*

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Vidal-Martínez, 1995)

Familia Capillariidae Railliet, 1915

*Paracapillaria rhamdiae* Moravec, González-Solís y Vargas-Vázquez, 1995

*Rhamdia guatemalensis* (Estómago).

**Yucatán:** Cenote Chen-há, Cenote Hubiku, Cenote Ixin-há (Moravec et al., 1995a, f).

*Pseudocapillaria yucatanensis* Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Yucatán:** Cenote Chen-há, Cenote Ixin-há, Cenote Tixkanka, Cenote Xmucuy (Moravec et al., 1995b; 1995d).

Familia Cucullanidae Cobbold, 1864

*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 1999

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Guerrero:** Chontalcoatlán (Caspeta-Mandujano et al., 1999); Ciudad Altamirano (Rosas-Valdez et al., (2007b). **Michoacán:** Huetamo, Las Animas, Las Trojes (Rosas-Valdez et al., 2007b).

**Morelos:** Huixastla (Rosas-Valdez et al., 2007b).

**Registros del presente estudio:** Pantanos de Centla (CNHE 5952), Tab.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Oaxaca:** Presa Cerro de Oro, Río Tonto (Garrido-Olvera et al., 2006); Presa Temascal (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Garrido-Olvera et al., 2006). **Tamaulipas:** Presa Falcón

(Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Veracruz:** Tlacotalpan (Garrido-Olvera et al., 2006).

**Registros del presente estudio:** Presa Falcón (CNHE 5953), Tamps.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** San José del Limón (CNHE 5954), S. L. P.; Presa Vicente Guerrero (CNHE 5955), Río El Salado (CNHE 5956), Tamps.; Buenavista (CNHE 5957), Ver. *Pyloodictis olivaris* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Presa Vicente Guerrero (CNHE 5958), Tamps. *Dichelyne* sp.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Mancías-Hinojosa, 1984)

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Casanova-Bustillos, 1984). **Nuevo León:** Salinillas (Pérez-Ponce de León et al., 1996).

*Cucullanus (Cucullanus) caballeroi* Petter, 1977

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Evangelista. **Veracruz:** Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

*Cucullanus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Aguilar-Aguilar, 2000

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Oaxaca:** Puente Valle Nacional (Salgado-Maldonado et al., 2005a); Arroyo San Juan Bautista (Caspeta-Mandujano et al., 2000); Arroyo Valle Nacional (Caspeta-Mandujano et al., 2000; Salgado-Maldonado et al., 2005a); Arroyo El Saltillo (Caspeta-Mandujano et al., 2000), Cerro de Oro (Garrido-Olvera et al., 2006).

*Cucullanus* sp.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Vidal-Martínez, 1995)

*Ictalurus mexicanus* (Intestino).

**Hidalgo:** Río Atlapexco (Aguilar-Aguilar et al., 2004)

Familia Capillariidae Railliet

Capillaridae gen. sp.

*Ictalurus furcatus* (No determinado).

**Oaxaca:** Presa Temascal (Garrido-Olvera et al., 2006)

Family Cosmocercidae Railliet, 1916

*Raillietnema kritscheri* Moravec, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1993

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Michoacán:** Las Trojes (Rosas-Valdez et al., 2007b)

Familia Cystidicolidae Skrjabin, 1946

*Spinitectus tabascoensis* Moravec, García-Magaña y Salgado-Maldonado, 2002

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Boca del Cerro (Del Río-Rodríguez, 1994; Moravec et al., 2002a)

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Río El salado (CNHE 5959), Tamps.

*Spinitectus* sp.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Lago El Rosario (Fucugauchi-Suárez del Real et al., 1988); Río Carrizal (Garrido-Olvera et al., 2006); Río San Pedro (Balancán) (Pineda-López et al., 1985); Río Usumacinta (Tenosique) (López-Jiménez, 2001). **Tamaulipas:** Presa Falcón (Mancías-Hinojosa, 1984).

**Veracruz:** Tlacotalpan (Garrido-Olvera et al., 2006). Nota: Garrido-Olvera et al. (2006) registraron a esta especie como *Spinitectus mexicanus*, nuestras observaciones sugieren que pueden pertenecer a *S. tabascoensis*, desafortunadamente solo se depositaron hembras.

**Registros del presente estudio:** Tlacotalpan (CNHE 5960), Ver.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Casanova-Bustillos, 1984).

Familia Philometridae Baylis y Daubney, 1926

*Neophilometroides caudatus* (Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995)

*Rhamdia guatemalensis* (Vejiga natatoria y cavidad abdominal).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há, (Moravec et al., 1995c, f, 2002b); Cenote Xmucuy, (Moravec et al., 1995c; (1995d). **Veracruz:** Tlacotalpan (Moravec et al., 2002c, Salgado-Maldonado et al., 2005a)

Familia Rhabdochonidae Travassos, Artigas y Pereira, 1928

*Rhabdochona canadensis* Moravec y Arai, 1971

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Guerrero:** Ciudad Altamirano (Rosas-Valdez et al., 2007b). **Michoacán:** Huetamo, Las Animas, Las Trojes, Tziritzícuaró (Rosas-Valdez et al., 2007b). **Morelos:** Huixastla, Nexpa, Xicatlacotla (Rosas-Valdez et al., 2007).

*Rhabdochona kidderi* Pearse, 1936

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Quintana Roo:** Cenote Gran Cenote, Cenote San Pedro 1, Cenote San Pedro 2 (Moravec et al., 1995d). **Yucatán:** Caverna Luchil, Caverna San Bulha Motul, Cenote Ciruak Chichén Itzá, Cenote Hotu, Cenote Piste, Cenote Scan Yui, Cenote Xanaba, (Pearse, 1936); Cenote Homún, Cenote Hubiku, Cenote Noc-ac, Cenote Sacamucuy, Cenote Sahkaba, Cenote Scan Yui, Cenote Tixkanka, Cenote Xcanganchén, Cenote Xkeken, Cenote Xmucuy, Cenote Yokdzonot, Cenote Zací, Chelentún (Moravec et al., 1995d); Cenote Ixin-há (Moravec et al., 1995d, 2002b); Cueva San Isidro, Mérida, Cueva Balaam Canche, Chichen Itza (Chitwood, 1938).

*Ictalurus balsanus* (Intestino).

**Guerrero:** Chontalcoatlán (Caspeta-Mandujano, 2005).



*Ictalurus mexicanus* (Intestino).

**Hidalgo:** Río Atlapexco (Aguilar-Aguilar et al., 2004)

*Rhabdochona* sp.

*Ictalurus dugesii* (Intestino).

**Registros del presente estudio:** Jalpa (CNHE 5961), Jal. San Blasito (CNHE 5962), Nay.

*Ictalurus furcatus* (Intestino).

**Tabasco:** Boca del Cerro (Del Río-Rodríguez, 1994); Laguna Emiliano Zapata, Río San Pedro (Balancán) (Pineda-López et al., 1985); Laguna El Rosario (Fucugauchi-Suárez del Real et al., 1988); Río Carrizal (Garrido-Olvera et al., 2006). **Tamaulipas:** Presa Falcón (Mancías-Hinojosa, 1984).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5963), Tab.

*Ictalurus punctatus* (Intestino).

**Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Buenavista (CNHE 5964), Ver.

*Ictalurus* sp. (Intestino).

**Registros del presente estudio:** El Olote (CNHE 5965), Río el Tunal (CNHE 5966) Dur., San José del limón (CNHE 5967), Tamuin (CNHE 5968), S. L. P.

**(larvas)**

## **Phylum PLATYHELMINTHES**

Clase TREMATODA

Familia Acanthostomidae Poche, 1926

*Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938)

*Rhamdia guatemalensis* (Aletas, ojos y escamas).

**Quintana Roo:** Cenote Dos Bocas, (Scholz et al. 1995c). **Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b). **Yucatán:** Cenote Chelentún, Cenote Homún, Cenote Hunucmá, Cenote Ixin-há, Cenote Sacamucuy, Cenote Sahkaba, Cenote Xmucuy, Cenote Yokdzonot (Scholz et al., 1995c).

Familia Clinostomidae Lühe, 1901

*Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias, Aletas, músculo, boca, piel, ojos, gónadas, vesícula biliar, cavidad del cuerpo).

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Vidal-Martínez, 1995). **Oaxaca:** Arroyo San Juan Bautista, Puente Valle Nacional (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Tabasco:** Lago El Rosario (López-Jiménez, 2001); Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b). Arroyo San Juan Evangelista, Salgado-Maldonado et al. (2005a). **Veracruz:** Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al., 1992; Salgado-Maldonado et al., 2005a); Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

**Yucatán:** Cenote Dzonot Cervera, Cenote Ixin-há, Cenote Sacamucuy, Cenote Xmucuy, Cenote Yokdzonot (Scholz et al., 1995c).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5970), Tab.; Tlacotalpan, Ver.

*Ameiurus melas* (Aletas).

**Registros del presente estudio:** Mesa Tres Ríos (CNHE 5969), Son.

*Ictalurus balsanus* (Aletas, piel).

**Michoacán:** Las Trojes (Rosas-Valdez et al., 2007b); Presa el Infiernillo (Osorio-Sarabia, 1982).

*Ictalurus furcatus*

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Ocaña-Nuñez, 1992). **Tabasco:** Boca del Cerro (Del Río Rodríguez, 1994).

*Ictalurus mexicanus*

**San Luis Potosí:** Río Verde, La Plazuela (Salgado-Maldonado et al., 2004a) S. L. P.

*Ictalurus punctatus*

**Sonora:** Esperanza (Hernández-Martínez, 1992).

Familia Cryptogonimidae Ward, 1917

*Oligogonotylus manteri* Watson, 1976

*Rhamdia guatemalensis* (No determinado).

**Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b).

*Tabascotrema verai* Lamothe-Argumedo y Pineda-López, 1989

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias, cavidad ocular).

**Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b).

Familia Diplostomidae Poirier, 1886

“Diplostomulum”

*Ictalurus punctatus* (Ojos y cerebro, mesenterio, vejiga natatoria, aletas, músculo)

**Coahuila:** Centro acuícola La Rosa (Caballero-Padilla, 1988). **Nuevo León:** Centro acuícola Salinillas (Reynaga-Piña, 1988).

*Austrodiplostomum compactum* (Lutz, 1928)

*Rhamdia guatemalensis* (Ojos y cerebro, mesenterio, vejiga natatoria, aletas, músculo)

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Moreno, 1993). **Veracruz:** Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al., 1992); Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

*Ictalurus furcatus* (Ojos)

**Chiapas:** Presa Chicoasén, Presa La Angostura (Pineda-López, 1985a; Vidal-Martínez, 1995).

**Oaxaca:** Presa Temascal (Ramos-Ramos, 1994), Río Tuxtepec, Tuxtepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Tabasco:** Tenosique (Del Río-Rodríguez, 1994); Laguna Emiliano Zapata, Río San Pedro, (Balancán) (Pineda-López, 1985b; Pineda-López et al., 1985).

*Diplostomum* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Cerebro, ojos, músculo, gónadas y mesenterio)

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

*Ictalurus furcatus*

**Chiapas:** Presa La Angostura (Pineda-López, 1985a). **Tabasco:** Jonuta (Pineda-López (1985b).

*Ictalurus punctatus*

**Sonora:** Esperanza (Hernández-Martínez, 1992). **Tamaulipas:** Vicente Guerrero (Pérez-Ponce de León et al., 1996).

*Hysteromorpha triloba* (Rudolphi, 1819)

*Rhamdia guatemalensis*

Chiapas: Presa Chicoasén (Vidal-Martínez, 1995)

*Ictalurus furcatus*

Chiapas: Presa Chicoasén (Ocaña-Núñez, 1992)

*Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921)

*Ictalurus mexicanus* (Mesenterio).

**San Luis Potosí:** Río Verde, La Plazuela (Salgado-Maldonado et al., 2004a)

*Posthodiplostomum* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Músculo, branquias, cavidad corporal, mesenterio, ojos, hígado, cerebro, riñón)

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Vidal-Martínez, 1995).

*Ictalurus furcatus* (Mesenterio).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Vidal-Martínez, 1995). **Tabasco:** Río San Pedro, San Pedro (Pineda-López et al., 1985).

*Tylodelphys* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Cerebro).

**Chiapas:** Chicoasén (Vidal-Martínez, 1995).

*Ictalurus furcatus* (Cerebro).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Vidal-Martínez, 1995). **Tabasco:** Río San Pedro (Pineda-López et al., 1985).

*Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias, aletas, piel, músculo, mesenterio y tejido adiposo).

**Veracruz:** Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

*Uvulifer* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Aletas, piel, branquias y músculo).

**Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b).

Heterophyidae Odhner, 1914

*Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias).

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Tabasco:** Laguna El Rosario (Salgado-Maldonado et al., 2005b).

**Registros del presente estudio:** Lago El Espino, Tab.

*Ictalurus punctatus* (Branquias).

**Hidalgo:** Tezontepec (López-Jiménez, 1987; Scholz y Salgado-Maldonado, 2000).

Familia Macroderoididae McMullen, 1937

*Perezitrema bychowskyi* (Caballero y Caballero, 1975)

*Rhamdia guatemalensis* (Branquias, aletas, mesenterio, intestino, estómago, corazón, hígado, peritoneo)

**Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado-Maldonado et al., 2005b).

*Cladocystis trifolium* (Braun, 1901)

*Ictalurus furcatus* (Branquias, opérculos y escamas).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Vidal-Martínez, 1995) .

Family Proterodiplostomidae Dubois, 1936

*Crocodicicola pseudostoma* (Willemoes-Suhm, 1870)

*Rhamdia guatemalensis* (Cavidad corporal, intestino).

**Quintana Roo:** Laguna Paiyegua (Scholz y Vargas-Vázquez, 1998). **Tabasco:** Laguna del Rosario (López-Jiménez, 2001; Río San Pedro (Texta-Camacho). **Veracruz:** Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al., 2005a), Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al., 1992). **Yucatán:** Cenote Xmucuy (Scholz et al., 1995c).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5970), Tab.; Temascal (CNHE 5971), Oax.; Tlacotalpan (CNHE 5972), Ver.

Proterodiplostomidae gen. sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Vejiga natatoria, branquias, músculo, hígado y gónadas)

**Tabasco:** Pantanos de Centla (Salgado Maldonado et al., 2005c).

*Ictalurus furcatus*

**Tabasco:** Jonuta (Pineda-López, 1985b).

Clase CESTODA

Familia Dilepididae

*Dendrouterina papillifera* (Fuhrmann, 1908)

*Rhamdia guatemalensis* (Vesícula biliar)

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Moravec et al. 2002)

*Dendrouterina pilherodidae* Mahon, 1956

*Rhamdia guatemalensis* (Vesícula biliar)

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Scholz et al., 1996c; Scholz y Salgado-Maldonado, 2001, Moravec et al. 2002)

*Valipora campylancristrota* (Wedl, 1855)

*Rhamdia guatemalensis* (Vesícula biliar).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Scholz y Salgado-Maldonado, 2001).

*Valipora minuta* (Coil, 1950)

*Rhamdia guatemalensis* (Vesícula biliar e hígado).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Scholz et al., 1996c; Scholz y Salgado-Maldonado, 2001). **Quintana**

**Roo:** Cenote San Pedro 2 (Scholz et al., 1996c; Scholz y Salgado-Maldonado, 2001).

*Valipora mutabilis* Linton, 1927

*Rhamdia guatemalensis* (Vesícula biliar).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há (Scholz y Salgado-Maldonado, 2001).

Dilepididae gen. sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Riñón, músculo e intestino).

**Veracruz:** Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

Familia Proteocephalidae La Rue, 1911

*Proteocephalus brooksi* García-Prieto, Rodríguez y Pérez-Ponce de León, 1996

*Rhamdia guatemalensis* (Mesenterio, pared intestinal, cavidad corporal).

**Yucatán.** Cenote Hubiku, Cenote Ixin-há, Cenote Sacamucuy, Cenote Scan Yui, Cenote

Xmucuy, Cenote Zací, (Scholz et al., 1996c). **Quintana Roo:** Cenote Dos Bocas, Cenote San

Pedro 1, Cenote San Pedro 2, (Scholz et al., 1996c). **Veracruz:** Lago de Catemaco (García-Prieto et al., 1996).

Tetrabothriidae, gen sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino y mesenterio).

**Yucatán:** Cenote Chotch, Cenote Huntun, Cenote Ixil, Cenote Sisal, Cenote Xanaba, (Pearse, 1936).

### **Phylum ACANTHOCEPHALA**

Familia Polymorphidae Meyer, 1931

*Polymorphus brevis* (Van Cleave, 1916)

*Rhamdia guatemalensis* (Mesenterio)

**Veracruz:** Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al., 1992)

*Ictalurus dugesii* (No determinado)

**Jalisco:** Lago de Chapala (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002)

*Polymorphus* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Mesenterio)

**Veracruz:** Lago de Catemaco (Salgado-Maldonado et al. (2005a).

### **Phylum NEMATODA**

Familia Acuariidae Railliet, Henry y Sisoff, 1912

Acuariidae gen. sp. (Mesenterio)

*Rhamdia guatemalensis* (No determinado).

**Yucatán:** Cenote Ixin-há, Cenote Sahkaba (Moravec et al., 1995e).

Familia Anisakidae Railliet y Henry, 1912

*Contracaecum* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Peritoneo, cavidad abdominal, mesenterio e hígado).

**Chiapas:** Presa Chicoasén (Vidal-Martínez, 1995). **Oaxaca:** Arroyo San Juan Bautista, Puente

Valle Nacional, Río Valle Nacional, Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al.,

2005a), Presa Temascal (Garrido-Olvera et al., 2006). **Quintana Roo:** Cenote Gran Cenote

(Moravec et al., 1995e). **Veracruz:** Lago de Catemaco, Tlacotalpan (Pérez-Ponce de León et al.,



1992; Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Cenote Chen-há, Cenote Ixin-há, Cenote Xmucuy, (Moravec et al., 1995e); Cenote Xtoloc, Chichén Itzá (Pearse, 1936); Cenote Yokdzonot (González-Solís, 1995).

**Registros del presente estudio:** El Zapote (CNHE 5973), Río Carrizal (CNHE 5974), Tab. *Ameiurus* sp. (Mesenterio).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Garrido-Olvera et al., 2006).

*Ictalurus dugesii* (Mesenterio).

**Jalisco:** Lago de Chapala (Rodríguez-Hernández, 1985; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

*Ictalurus balsanus* (Mesenterio).

**Michoacán:** Carácuaro, Huetamo, Tziritzícuaró (Rosas-Valdez et al., 2007b); Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Guerrero:** Ciudad Altamirano (Rosas-Valdez et al., 2007b).

*Ictalurus furcatus* (Mesenterio).

**Chiapas:** Presa La Angostura (Pineda-López, 1985a; Vidal-Martínez, 1995); Presa Chicoasén (Ocaña-Nuñez, 1992). **Oaxaca:** Río Tonto, (Garrido-Olvera et al., 2006); Río Tuxtepec, Tuxtepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002); Presa Temascal (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Tabasco:** Río San Pedro, San Pedro, Laguna Emiliano Zapata (Pineda-López et al., 1985); Boca del Cerro (Tenosique)(Del Río-Rodríguez, 1994). **Tamaulipas:** Presa Falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Veracruz:** Tlacotalpan, (Garrido-Olvera et al., 2006).

**Registros del presente estudio:** Pantanos de Centla (CNHE 5975), Tab.; Río Carrizal (CNHE 5976), Tab.

*Ictalurus mexicanus* (Mesenterio).

**Hidalgo:** Río Tempoal, Atlapexco (Aguilar-Aguilar et al., 2004). **San Luis Potosí:** Río Verde, La Plazuela (Salgado-Maldonado et al., 2004a)

*Ictalurus punctatus* (Mesenterio).

**Coahuila:** Centro acuícola La Rosa (Caballero-Padilla, 1988). **Michoacán:** Presa San Juanico (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). **Sonora:** Esperanza (Hernández-Martínez, 1992).

**Tamaulipas:** Presa Falcón (Pérez-Ponce de León y Choudhury, (2002). **Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

**Registros del presente estudio:** Presa Falcón (CNHE 5977), Presa Oyul (CNHE 5978), Presa Vicente Guerrero (CNHE 5983), Tamps.; Buenavista (CNHE 5979), Ver.; San Pedro Lagunillas (CNHE 5980), Nay.

*Ictalurus sp.*

**Registros del presente estudio:** San José del limón, (CNHE 5981) S. L. P.

*Pylodictis olivaris* (Mesenterio).

**Registros del presente estudio:** Presa Vicente Guerrero (CNHE 5982), Tamps.

*Goezia sp.*

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Yucatán:** Cenote Chen-há (Moravec et al., 1995e).

*Hysterothylacium sp.*

*Ictalurus furcatus* (Mesenterio).

**Michoacán:** Presa Temascal, (Pérez-Ponce de León y Choudhury, (2002). **Tabasco:** Tenosique (Del Río-Rodríguez, 1994).

Familia Camallanidae

*Procamallanus sp.*

*Rhamdia guatemalensis* (Mesenterio).

**Veracruz:** Lago de Catemaco (Pérez-Ponce de León et al., 1992).

*Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852)

*Rhamdia guatemalensis* (Intestino).

**Veracruz:** Tlacotalpan (Aguilar-Aguilar et al., 2003a; Salgado-Maldonado et al., 2005a)

*Ictalurus balsanus* (Intestino)

**Michoacán:** Las Trojes (Rosas-Valdez et al. 2007b).

Familia Dioctophymatidae Railliet, 1915

*Eustrongylides* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Músculo, mesenterio).

**Yucatán:** Cenote Chen-há, Cenote Xmucuy (González-Solís, 1995) Cenote Dzonot Cervera,  
Cenote Ixin-há,(Moravec et al., 1995e).

*Ictalurus balsanus* (Mesenterio).

**Morelos:** Huixastla, Nexpa, Xicatlacotla (Rosas-Valdez et al., 2007b).

*Ictalurus dugesii* (Mesenterio).

**Jalisco:** Lago de Chapala (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

Familia Gnathostomatidae Railliet, 1895 (Músculo)

*Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991

*Ictalurus furcatus* (Músculo).

**Oaxaca:** Presa Cerro de Oro, (Lamothe-Argumedo, 1997; Osorio-Sarabia et al., 2003).

*Gnathostoma* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Músculo)

**Tabasco:** Pantanos de Centla (López-Jiménez y García-Magaña, 2000).

*Ictalurus furcatus* (Músculo).

**Chiapas:** Catazajá, Presa la Angostura (León-Règagnon et al. 2005). **Oaxaca:** Presa Temascal (Lamothe-Argumedo, 1997); Jalapa de Márquez, Sarabia, (León-Règagnon et al. 2005)

*Spiroxys* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Cavidad abdominal, mesenterio, pared intestinal).

**Oaxaca:** Arroyo San Juan Evangelista (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Veracruz:** Tlacotalpan (Salgado-Maldonado et al., 2005a). **Yucatán:** Cenote Chen-há (Moravec et al., 1995e).

*Ictalurus punctatus* (Pared intestinal).

**Veracruz:** Río Pantepec (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002).

*Falcaustra* sp.

*Rhamdia guatemalensis* (Cavidad abdominal, hígado, vesícula biliar, mesenterio, cerebro).

**Yucatán:** Cenote Chen-há (Moravec et al., 1995e).

Familia Spirocercidae Chitwood y Wehr, 1932

*Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860)

*Ictalurus balsanus* (Mesenterio).

**Guerrero:** Chontalcoatlán (Caspeta-Mandujano, 2005).

*Rhamdia guatemalensis* (Mesenterio).

**Yucatán:** Cenote Hubiku, Cenote Sahkaba (Moravec et al., 1995e).

### ***Homología biogeográfica primaria***

Los trazos individuales correspondientes a las 16 especies de helmintos se presentan en las Figuras 3 y 4. A partir de la superposición de los trazos individuales se obtuvieron 3 trazos generalizados que se entrecruzan en 2 nodos (a y b) (Figura 5). Como se mencionó anteriormente, la composición de los trazos generalizados se realizó en función de las provincias biogeográficas propuestas por Miller et al. (2005).

El primer trazo generalizado (Trazo 1, Figura 5), al cual nos referiremos como Norte de México, corresponde a varias provincias del centro y norte del país: Río Bravo (Mesa del Norte), las cuencas del Noroeste de la Vertiente del Pacífico, el Complejo de los Ríos Tamesí-Pánuco y la Mesa Central, y lo componen los digéneos *Phyllodistomum lacustri* y *Alloglossidium corti* y los cestodos *Megathylacoides giganteum* y *Corallobothrium fimbriatum*. Este trazo representa algunas provincias típicamente neárticas en su composición de peces dulceacuícolas y los taxones de helmintos que lo conforman, también son típicos de la región Neártica ya que se encuentran en ictalúridos en otras partes de América del Norte (ver Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002 y Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005). Algunas de las cuencas de estas regiones hidrológicas han estado en contacto en diferentes épocas (Smith y Miller, 1986; Miller et al. 2005), lo que explica la presencia de estas cuatro especies de helmintos como un componente biótico.

El segundo trazo (Trazo 2, Figura 5) corresponde a las regiones ictiofaunísticas Río Bravo, del Complejo Río Tamesí-Pánuco, Río Balsas y Río Usumacinta. Designamos este trazo como Balsas-Golfo de México y está compuesto por el nematodo *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* y el cestodo *Megathylacoides lamothei*. El trazo involucra regiones que tienen afinidades por distintas regiones biogeográficas. Por un lado, la provincia del Río Bravo presenta afinidades Neárticas, mientras que las provincias del Complejo Río Tamesí-Pánuco y Balsas, representan una mezcla de elementos de origen neártico y neotropical; éstas dos provincias son un claro ejemplo de la zona de transición en cuanto a peces dulceacuícolas (ver Miller et al., 2005). Sin embargo, en la provincia Usumacinta predominan los peces de origen neotropical tales como cíclidos, heptaptéridos, carácidos y poecílicos; únicamente dos especies, el ictalúrido *Ictalurus furcatus* y el catostómido *Ictiobus meridionalis* representan elementos neárticos que extienden su rango de distribución hasta dicha región. Este trazo está asociado con la distribución

de las especies hermanas *I. furcatus* e *I. balsanus* (ver Figura 6). La primera es la especie del género con más amplia distribución en México, que incluye diferentes cuencas hidrológicas a lo largo de la vertiente del Golfo de México, mientras que la segunda es endémica del Río Balsas, que desemboca a la vertiente del Pacífico.

El tercer trazo (Trazo 3, Figura 5), al que llamamos Sureste de México, está compuesto exclusivamente por especies de helmintos parásitas de *Rhamdia guatemalensis*. Este trazo concuerda con la provincia Usumacinta que se encuentra fraccionada en tres divisiones: Papaloapan-Coatzacoalcos, Yucatán y Grijalva-Usumacinta. Como mencionamos anteriormente, esta provincia presentan una composición de peces dominada por elementos neotropicales, situación que ocurre de manera similar con los helmintos de *R. guatemalensis* que conforman un trazo neotropical concordante con la provincia Usumacinta.

La superposición de estos tres trazos generalizados origina dos nodos (ver Figura 5): Nodo a, neártico en la provincia Complejo Tamesí-Pánuco y Nodo b, neártico-neotropical en las divisiones Papaloapan-Coatzacoalcos y Usumacinta de la provincia Usumacinta).

## **Discusión**

### ***Composición taxonómica***

Los datos que se presentan en este trabajo nos permiten reconocer que la fauna de helmintos que parásita siluriformes dulceacuícolas de México es dominada por nemátodos y digéneos, que presentan el mayor número de especies, seguidos por monogéneos y cestodos y por último, los acantocéfalos que son el grupo con la menor riqueza específica. Esta distribución de especies de helmintos por grupo de parásitos es un patrón que ocurre de manera general en los vertebrados de México (ver Pérez-Ponce de León y García Prieto, 2001; Garrido-Olvera et al., 2006; Pérez-Ponce de León et al., 2007).

Los helmintos en estado adulto con distribución más amplia en estos huéspedes son *Stunkardiella minima* y *Dichelyne (D.) mexicanus*. Estas especies de helmintos se distribuyen en 18 localidades cada una, mientras que las larvas de nemátodos del tercer estado de *Contracaecum* sp. son las que tienen el mayor número de registros, con 41 localidades en distintas regiones de México. Estas larvas son comunes en peces de otras familias y son helmintos que emplean a los peces como huéspedes intermediarios, las especies de este género se encuentran en estado adulto en aves y algunos mamíferos (Nadler et al. 2000).

Comparando el número de especies de helmintos entre ambas familias de peces, el “juil” *Rhamdia guatemalensis* es quien presenta la mayor riqueza específica, con 52 especies de helmintos, a diferencia de las 51 especies que parasitan a las siete especies de ictalúridos, donde *Ictalurus furcatus* presenta la mayor riqueza, con 31. La mayor parte de las especies que parasitan a *R. guatemalensis* son claramente de afinidad neotropical. Pérez-Ponce de León (2003) estableció algunos criterios para establecer la afinidad neártica o neotropical de la fauna helmintológica en vertebrados dulceacuícolas del centro de México, considerando la distribución de cada especie o en su defecto, de las especies congénéricas y además mediante el empleo de información sobre las relaciones filogenéticas, cuando éstas estuvieran disponibles. Siguiendo la misma línea de razonamiento, es posible identificar algunos elementos en la diversidad de helmintos de *R. guatemalensis* que nos permiten argumentar sobre su origen neotropical. Éste es el caso para *Genarchella tropica*, *Stunkardiella minima*, *Crocodilicola pseudostoma*, *Ameloblastella chavarriai* y *Aphanoblastella travassosi*.

Por su parte, los ictalúridos representan un grupo de peces bien estudiado en otras partes de América del Norte en cuanto a helmintos parásitos se refiere (Margolis y Arthur, 1979; McDonald y Margolis, 1995; Hoffman, 1999). La presencia de los cestodos *Megathylacoides* spp. y *Corallobothrium fimbriatum*, y de los digéneos *Alloglossidium corti*, *Phyllodistomum*

*lacustri* y *Crepidostomum ictaluri* en ictalúridos distribuidos en cuencas hidrológicas de México, permiten corroborar su afinidad neártica, pues estas mismas especies son comúnmente encontradas en ictalúridos de los Estados Unidos y Canadá.

También es posible señalar que a lo largo de la distribución de cada familia de huéspedes, existen helmintos en estado adulto que siguen un patrón de distribución muy similar. Por un lado, en el caso de ictalúridos, los cestodos *C. fimbriatum* y *M. giganteum*, así como los digéneos *Ph. lacustri* y *C. ictaluri*, son ejemplos de especies de helmintos que se distribuyen ampliamente en más de una especie de *Ictalurus* y lo hacen a lo largo de su distribución desde el sur de Canadá, Estados Unidos, hasta el centro de México; las especies *Megathylacoides lamothei*, *Spinitectus tabascoensis* y la recientemente descrita *Chambriella peregrina*, son elementos endémicos en ictalúridos de cuencas hidrológicas de México (Moravec et al. 2002, Scholz et al., 2003, Rosas-Valdez et al. 2008).

Las especies que han sido mencionadas en los párrafos anteriores ocurren en estado adulto en estos peces, y son parásitas exclusivamente de ictalúridos o bien, de *R. guatemalensis*, y hasta el momento, no se han reportado en peces de otras familias, aún cuando éstas se distribuyen en la misma región geográfica, como son las familias Cichlidae, Goodeidae o Characidae (ver Pérez-Ponce de León et al., 1996; Garrido-Olvera et al., 2006; Salgado-Maldonado, 2006). *Genarchella tropica* es la única especie de helminto en estado adulto que ha sido hallado tanto en *Ictalurus furcatus* como en *Rhamdia guatemalensis*, lo que podría representar un caso excepcional de intercambio de helmintos entre ambos huéspedes, sin embargo, solo se encontró un ejemplar de dicha especie de digéneo en el intestino de *R. guatemalensis* (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). Es preciso señalar que *I. furcatus* y *R. guatemalensis* son los únicos representantes de ambas familias de peces que tienen una zona de simpatría en su área de distribución en el sureste del país (Miller et al., 2005).



### ***Homología biogeográfica primaria***

Entre los numerosos estudios realizados sobre la fauna helmintológica de peces dulceacuícolas de México, existen tan solo nueve en donde se aborda algún aspecto de la biogeografía histórica de las asociaciones huésped-parásito. Estos estudios se circunscriben a distintas escalas geográficas como son cuencas hidrológicas o a grupos de huéspedes como cíclidos, atherínidos y goodeidos entre otros (Pérez-Ponce de León et al., 2000; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2001; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Pérez-Ponce de León, 2003; Aguilar-Aguilar et al., 2003b, 2005; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005; Mejía-Madrid et al., 2007). En nuestra opinión, cinco de estas contribuciones han establecido las bases para comprender la biogeografía histórica de estos sistemas huésped-parásito en la compleja zona de transición que representa México y sirven como punto de partida para contar con datos empíricos que apoyen una hipótesis de homología primaria.

Vidal-Martínez y Kennedy (2000) realizaron un estudio zoogeográfico aplicando algoritmos de similitud a la información de los helmintos parásitos de cíclidos de México, América Central y del Sur, detectando los factores que aparentemente determinan la composición taxonómica de los helmintos que parasitan a cíclidos. Entre ellos, la distribución es la que determina que los peces pierdan y adquieran helmintos especialistas y/o generalistas, dependiendo de la distancia a la que se encuentran de su región de origen (“heartland”). De esta manera, su propuesta radica en reconocer, bajo el estudio de los helmintos parásitos de cíclidos, que el sureste del país y América Central conforman una región llamada Mesoamérica. Aguilar-Aguilar et al. (2003b) aplicaron un análisis de parsimonia de endemismos a una base de datos de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en algunas cuencas hidrológicas, principalmente del sur de México, con el objetivo de encontrar las relaciones entre dichas cuencas hidrológicas. Una de sus conclusiones fue que existe una clara relación entre la mayoría de las cuencas

involucradas con las de América Central, sumándose a la propuesta de que las regiones del Centro y Sureste de México pertenecen a una provincia Mesoamericana. En un segundo análisis, donde una cuenca hidrológica del norte del país fue adicionada, Aguilar-Aguilar et al. (2005) encontraron esencialmente los mismos resultados.

Posteriormente, Pérez-Ponce de León y Choudhury (2005) describieron patrones biogeográficos de los helmintos de peces dulceacuícolas de México tomando en cuenta seis regiones que incluyen distintas cuencas hidrológicas. Estos autores hicieron uso de la composición de especies de helmintos en sus huéspedes y emplearon métodos de similitud y análisis de cúmulos para describir la semejanza entre las áreas, en función de la respectiva composición taxonómica de helmintos. Concluyeron que la diversidad de helmintos en peces de agua dulce esta determinada por la biogeografía histórica y contemporánea de sus huéspedes, pero además, que existe una especificidad hospedatoria, principalmente al nivel de familia, como un factor importante en la distribución de parásitos y por último, que la mayoría de los huéspedes exhiben una “fauna principal” de helmintos con un escaso intercambio en áreas transicionales. Finalmente, empleando una aproximación filogeográfica, Mejía-Madrid et al., (2007) recientemente describieron algunos aspectos de la biogeografía histórica de las cuencas hidrológicas del centro de México, utilizando secuencias de genes mitocondriales de *Rhabdochona lichtenfelsi*, un nematodo parásito altamente específico de goodeidos. Sus resultados muestran que la distribución de haplotipos de *R. lichtenfelsi* refleja la distribución de las cuencas en el Pleistoceno, como resultado de una historia antigua donde existieron conexiones entre cuerpos de agua que están ahora separados como resultado de la actividad tectónica.

Estas aportaciones muestran que la información derivada de los parásitos, en conjunto con la de sus huéspedes, es muy útil para reconstruir la biogeografía histórica entre las cuencas hidrológicas de México, e incluso dentro de cada una de ellas. El caso de los helmintos de

ictalúridos y heptaptéridos que aquí se presenta es muy relevante en ese sentido pues ambos grupos de peces forman parte de un grupo monofilético (Siluriformes), aunque se conoce que no están estrechamente relacionados filogenéticamente (Hardman, 2005), y representan componentes bióticos de regiones biogeográficas distintas, que además, tienen una zona de co-ocurrencia en el sur de México. Esto los convierte en un sistema ideal para explorar hipótesis de biogeografía histórica.

En el presente estudio se presenta una hipótesis de biogeografía histórica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México, misma que está basada en los patrones que muestran los componentes de sus “faunas principales”. La hipótesis aquí generada corresponde a la homología biogeográfica primaria que puede ser corroborada mediante el análisis de estas faunas principales en un contexto filogenético, es decir a través de una búsqueda de la homología biogeográfica secundaria (Morrone, 2001).

En este estudio se reconocieron tres trazos generalizados que coinciden parcialmente con los resultados de estudios previos en distintos grupos de animales y plantas. En principio, el trazo Norte de México representa un componente biótico compuesto por cuatro especies de helmintos en un grupo de huéspedes monofilético (clado “punctatus”), que concuerda con lo que Miller y Smith (1986) denominaron como “trazo Meseta” (*Plateau track*). Lo anterior resulta del hecho de que las cuencas de los ríos Mezquital, Tunal, Santiago y Bravo, estuvieron conectadas en el pasado (ver Miller y Smith, 1986; Smith y Miller, 1986), aun cuando actualmente forman parte de provincias biogeográficas distintas (ver Morrone, 2005). Además, otros análisis biogeográficos concuerdan, en parte, con el reconocimiento de ésta como una zona de endemismo, como es el caso del denominado trazo Septentrional de Morrone y Márquez (2001), o bien con el estudio realizado por Marshall y Liebherr (2000).

En cuanto al trazo Golfo de México-Balsas, resulta más difícil correlacionarlo con estudios previos; este trazo incluye regiones costeras de baja elevación en la vertiente del Golfo de México que incluyen la provincia de Tamaulipas y del Golfo de México, y la provincia denominada depresión del Balsas, flanqueada por La Sierra Madre del Sur y el Eje Volcánico Transmexicano. Sin embargo, estas tres provincias han sido consideradas como parte de la Zona de Transición Mexicana (para el caso de la depresión del Balsas), como parte de la región Neotropical (para el Golfo de México) y como parte de la región Neártica (para Tamaulipas) (ver Morrone, 2005). Estudios futuros, sustentados en otros grupos de organismos, revelarán la posible conexión de estas tres provincias o, al menos, entre la provincia del Golfo de México y la depresión del Balsas, considerando que un posible contacto haya ocurrido en el Norte de Oaxaca, zona con historia geológica compleja (ver Ferrusquía, 1998).

Por otro lado, las regiones que incluye el trazo Sureste de México, de afinidad Neotropical, han sido designadas como parte de la Provincia Golfo de México. La afinidad de esta provincia con el neotrópico ha sido establecida en diferentes estudios panbiogeográficos previos. Este trazo (Sureste de México) puede considerarse parte del trazo Sudamericano (Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001), del trazo Meridional (Morrone y Márquez, 2001) o del Mesoamericano (Morrone y Márquez, 2003) y del Trazo Pacífico-Central Mexicano (Huidobro-Campos et al., 2006), todos ellos de afinidad neotropical. Asimismo, el trazo también concuerda con los resultados de los estudios basados en helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de Aguilar-Aguilar et al. (2003b, 2005), donde estas cuencas hidrológicas forman parte de la llamada provincia Mesoamericana.

Heads (2004) señaló que un nodo puede ser interpretado desde distintas perspectivas o niveles, y puede ser caracterizado de diferentes formas. De acuerdo con esto, podemos señalar que el nodo a del presente estudio se interpreta como una zona de disyunción, donde ocurre la

fragmentación del componente neártico (Norte de México y Balsas-Golfo de México). Por otro lado, el Nodo b lo interpretamos como la zona donde se sitúan los límites de distribución más sureños y norteños de las faunas neárticas y neotropicales respectivamente, que en este caso sucede por la concurrencia de biotas distintas representadas por el trazo neártico Golfo de México y el trazo neotropical Sureste de México.

### ***Consideraciones biogeográficas sobre los helmintos parásitos de ictalúridos***

De acuerdo con Lundberg (1992), la historia evolutiva de los ictalúridos se remonta al Paleoceno temprano, hace aproximadamente 60 millones de años. Para el género *Ictalurus* en particular la edad mínima se ha datado en el Oligoceno temprano (~38 millones de años) y para el “bagre de canal”, *I. punctatus*, se tienen registros para el Mioceno medio (~17 millones de años). Sin embargo, debido a que en el análisis filogenético presentado por dicho autor el llamado clado “punctatus” no tiene resolución, no es posible inferir con claridad la fecha mínima de su diversificación en México, no obstante ésta ocurrió posiblemente en el Terciario tardío o Cuaternario temprano (~4 millones de años) y pudo deberse a eventos de vicarianza que resultaron de la fragmentación de los ambientes acuáticos (Miller y Smith 1986; Lundberg, 1992). Por otra parte, es probable que la especiación del ancestro que dió origen a *I. furcatus* e *I. balsanus*, posiblemente ocurrió en el Mioceno medio (Lundberg, 1992).

En la Figura 6 se muestra la hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies de *Ictalurus*, propuesta por Lundberg (1992), en donde se señalan los clados que Lundberg designó como “punctatus” (conformado por *I. punctatus*, *I. dugesii*, *I. mexicanus*, *I. lupus* e *I. pricei*) y “furcatus” (compuesto por *I. furcatus* e *I. balsanus*). La optimización de los helmintos que son parte de la denominada “fauna principal” de ictalúridos en el cladograma de los huéspedes permite postular dos predicciones para explicar la distribución de los helmintos parásitos de ictalúridos en México y su asociación con ciertas especies de huéspedes: 1) la “fauna principal”

de helmintos estará compartida entre las diferentes especies de ictalúridos en zonas donde se distribuyen dos o más de especies de éstos; y 2) en zonas donde se distribuye una sola especie de ictalúrido, solo se presentarán especies de helmintos que sean característicos de sus respectivos clados (“punctatus” o “furcatus”).

La primera predicción es apoyada por el hecho de que *Dichelyne (D.) mexicanus*, *Phyllodistomum lacustri*, *Megathylacoides giganteum* y *Corallobothrium fimbriatum* parasitan tanto a *I. furcatus* como a *I. punctatus*. Ambas especies de peces se distribuyen simpátricamente en el río Bravo. Otro ejemplo lo constituye la presencia de *Dichelyne (D.) mexicanus* y *C. fimbriatum* como parásitos de *Pylodictis olivaris* en la Presa Vicente Guerrero, Tamaulipas, donde esta especie ocurre en simpatria con *I. punctatus*. La segunda predicción es apoyada a su vez por dos hechos. Por un lado, el trazo Norte de México esta compuesto por *Phyllodistomum lacustri*, *Megathylacoides giganteum*, *Corallobothrium fimbriatum* y *Alloglossidium corti* que son parásitos de *I. punctatus*, *I. dugesii* e *Ictalurus* sp.; estos tres últimos son miembros del clado “punctatus” en sus respectivas zonas de distribución. Por otra parte, el trazo Golfo de México-Balsas se compone de las especies *Dichelyne (D.) mexicanus* y *Megathylacoides lamothei*, que se encuentran parasitando a *Ictalurus furcatus* e *I. balsanus* (los dos miembros del clado “furcatus”).

Todo lo anterior refleja que los helmintos parásitos de ictalúridos en México conforman un componente biótico fragmentado por los eventos de especiación que condujeron a la diversificación del género *Ictalurus*, al menos en la separación de los clados furcatus y punctatus, resultados todos ellos posiblemente de eventos vicariantes, por la separación de cuencas hidrológicas (ver Lundberg, 1992). De esta forma, si consideramos la edad mínima para los miembros de cada clado y asumimos que sus helmintos parásitos han estado asociados con la misma historia biogeográfica (para el clado “punctatus”: *Phyllodistomum lacustri*, *Megathylacoides giganteum*, *Corallobothrium fimbriatum* y *Alloglossidium corti*; para el clado

“furcatus”: *Dichelyne (D.) mexicanus* y *Megathylacoides lamothei*), entonces se podría hipotetizar que su fauna helmintológica principal tiene la misma edad y que la asociación parásito-huésped en este grupo de *Ictalurus* se puede establecer desde el Mioceno medio. En este caso los ictalúridos experimentaron un proceso de diversificación en cuencas hidrológicas de México, pero sus helmintos lo han hecho a una tasa evolutiva mucho más lenta.

Las especies hermanas *Megathylacoides giganteum* y *M. lamothei* son un ejemplo de lo anterior. La primera es una especie típicamente neártica cuyo intervalo de distribución se extiende desde el sur de Canadá, pasando por muchas cuencas hidrológicas de los Estados Unidos, hasta el centro de México, encontrándose como parásito del “bagre del Lerma” *I. dugesii* a lo largo de la cuenca del río Lerma-Santiago, mientras que su especie hermana, *M. lamothei*, se distribuye en localidades al sur del Eje Volcánico Transmexicano, donde se distribuyen las especies hermanas *I. furcatus* e *I. balsanus*; esto sugiere que el ancestro de estos últimos estuvo infectado con *M. lamothei*. Esta situación puede correlacionarse con la presencia del nodo a del presente estudio que, como se señaló previamente puede representar la fragmentación del componente neártico. La explicación de estos patrones de distribución plantea dos posibles escenarios: El primero que *M. lamothei* se originara en *I. furcatus* como un evento de especiación por cambio de huéspedes (“host-switching”) y de esta manera se mantuviera presente en la extensión del rango de distribución de su huésped hacia al sur de México y así, durante el evento de especiación de *I. balsanus* el cestodo se mantuviera, lo que representaría una extensión ecológica de huésped. El segundo escenario es que ambas especies de *Ictalurus* hubieran especiado por vicarianza a partir de una población ancestral, quedando aislada la población al sur del Eje Volcánico Transmexicano, lo que condujo a la especiación del cestodo y donde ambos ictalúridos, *I. furcatus* e *I. balsanus*, una vez que especieron, heredaron la asociación. En cualquier caso, la presencia de *Megathylacoides lamothei* en la cuenca de los ríos Papaloapan

(donde se encuentra *I. furcatus*) y Balsas (donde esta *I. balsanus*) sugiere una conexión ancestral entre ambas cuencas, mismas que en la actualidad son independientes y que desembocan al Golfo de México y Pacífico, respectivamente. Esta conexión ancestral se sustenta, además, en la presencia misma de las especies hermanas de *Ictalurus*, *I. furcatus* e *I. balsanus*, así como también por otros pares de especies hermanas de peces dulceacuícolas como es el caso de los ciprínidos del género *Notropis*, *N. moralesi* y *N. boucardi* que se distribuyen en las cabeceras de las cuencas de los ríos Papaloapan y Balsas, respectivamente (Schönhuth y Doadrio, 2003).

El cestodo *Corallobothrium fimbriatum* representa un caso muy peculiar. Como se mencionó anteriormente, esta especie está asociada al clado “punctatus” y su presencia en el “bagre del Balsas”, *I. balsanus* pareciera contradecir la predicción 2. Sin embargo, información adicional sobre la hidrología de las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Balsas explican este hecho. Miller et al. (2005) han señalado que el Río Balsas ha experimentado la adición de algunos afluentes de otros ríos a su cuenca; este es el caso del Valle de Tocumbo (donde se sitúa el Lago de San Juanico, localidad donde el cestodo *C. fimbriatum* se encuentra parasitando a dos especies de *Ictalurus*, *I. dugesii* que es endémico de la cuenca del Río Lerma-Santiago, y en el “bagre de canal”, *I. punctatus*, que es una especie introducida). El Valle de Tocumbo y sus componentes hidrológicos actualmente drenan hacia el río Balsas, sin embargo, su composición ictiofaunística es típicamente lermense y en particular de la parte baja del Río Lerma-Santiago (Álvarez del Villar, 1972). De esta forma podemos hipotetizar que la presencia de *C. fimbriatum* en el “bagre del balsas” puede ser explicada como un evento de dispersión o como el producto de una historia compartida con el huésped (ver Rosas-Valdez et al. 2007a).

Existen dos casos que sugieren una adquisición de helmintos neotropicales en ictalúridos. *Genarchella tropica* es un parásito típico de *Rhamdia guatemalensis* en el sureste y existe el registro único de un ejemplar hallado en *Ictalurus furcatus* (ver Listado) en la presa de Temascal



en Oaxaca. Este registro ha sido considerado accidental pues esta basado en un solo individuo que se recolectó de entre muchos peces que han sido examinados; nuestras recientes colectas no nos han permitido recuperarlo nuevamente del intestino de *I. furcatus* (ver Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). El otro caso es el de *Chambriella peregrina*, especie recientemente descrita por Rosas-Valdez et al (2008) como parásito de *I. balsanus* en el Río Balsas. Esta última especie no se incluyó en el análisis dado que su distribución esta restringida a una sola localidad. Su presencia puede ser ligada de inmediato con algún pez neotropical, sin embargo en ninguno de los peces estudiados hasta ahora en la cuenca, ha sido encontrado este parásito. De esta forma, su presencia en *I. balsanus* y su ausencia en todos los demás, representa el primer caso de un helminto neotropical presente en un ictalúrido debido a un cambio de huésped (ver Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002, 2005 y Rosas-Valdez et al. 2007, 2008).

***Consideraciones biogeográficas sobre los helmintos parásitos de heptaptéridos (Rhamdia guatemalensis)***

De acuerdo con el análisis filogenético de Perdices et al. (2002), las especies del género *Rhamdia* distribuidas en México se dividen en dos clados principales: el clado “guatemalensis” y el clado “laticauda” y al igual que otras familias de peces neotropicales, han utilizado el Istmo de Panamá que surgió en el Plioceno para dispersarse hacia el Norte. El “juil” *R. guatemalensis* cuenta con la distribución más amplia y se distribuye desde el sur de Nicaragua hasta el sur de México, en el Río Chachalacas, vertiente del Golfo de México y el Istmo de Tehuantepec en la vertiente del Pacífico (Perdices et al., 2002, Miller et al., 2005). Asimismo, solo esta especie ha sido estudiada desde el punto de vista helmintológico, comprendiendo dichos estudios una parte importante de su intervalo de distribución en México (ver Pérez-Ponce de León et al, 1996; Salgado-Maldonado, 2006).

En el análisis que se presenta en este trabajo, detectamos la presencia de especies de helmintos en *Rhamdia guatemalensis* que exhiben una afinidad neotropical y pueden ser considerados como parte de su “fauna principal”, es decir, que son un legado de sus ancestros y comparten la misma historia que *R. guatemalensis* en su colonización hacia México. Estas especies son los monogéneos *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi* y el digéneo *Stunkardiella minima*, que parasitan a *Rhamdia rogersi* (= *Rhamdia laticauda*) en Costa Rica y que se mantuvieron en su dispersión hacia México. Además, también encontramos algunas especies de helmintos en *R. guatemalensis* de México, que presentan especies congénéricas en peces dulceacuícolas de América del Sur, como *Genarchella tropica*; tal es el caso de *G. astyanactis* y *G. isabellae* que parasitan a carácidos y cíclidos, respectivamente (Scholz et al. 1995a), o *G. parva* que parasita a distintas especies de peces en Brasil (Khon et al. 1990). Sin embargo, aún no se cuenta con un marco filogenético que permita conocer las relaciones entre las especies. De la misma manera ocurre con el nematodo *Cucullanus mexicanus* en *Rhamdia guatemalensis*; de acuerdo con Moravec (1998), nueve de 13 especies congénéricas son parásitas de siluriformes en América del Sur, incluyendo peces del género *Rhamdia*. Es decir, la presencia de *C. mexicanus* parece ser un legado ancestral. De igual modo, tampoco se cuenta con un análisis filogenético para las especies del género, a partir del cual se pueda establecer el parentesco de esta especie con aquellas que se distribuyen en siluriformes sudamericanos. Una especie de cestodo también se presenta en el mismo escenario; *Proteocephalus brooksi* fue descrita originalmente como parásita del “juil” *R. guatemalensis* del Lago de Catemaco, Veracruz (García-Prieto et al., 1996). Esta es una especie de cestodo que exhibe características típicas de la familia Monticellidae dentro del Orden Proteocephalidea, misma que presenta una especificidad muy grande hacia sus huéspedes, dominados por bagres dulceacuícolas en América del Sur (Rego et al. 1999). Sin embargo, para las especies que han sido descritas únicamente en cenotes de la

península de Yucatán, representadas por *Hysterothylacium cenotae*, *Pseudocapillaria yucatanense* y *Paracapillaria rhamdiae*, no es posible establecer una afinidad biogeográfica. Las especies de estos géneros poseen distribución cosmopolita y en su mayoría parasitan a huéspedes de otras familias de peces dulceacuícolas o incluso marinos (para el caso de *Hysterothylacium* y *Pseudocapillaria*) o a distintos grupos de vertebrados (para el género *Paracapillaria*). La explicación para su presencia en *R. guatemalensis* permanece incierta y es posible que hayan sido adquiridos secundariamente en el proceso de colonización hacia la península. Esto podrá dilucidarse una vez que se conozcan las relaciones con el resto de las especies de sus respectivos géneros.

De esta manera la fauna de helmintos de *Rhamdia guatemalensis* refleja claramente su origen neotropical y contiene especies que pueden ser consideradas dentro de su “fauna principal”, además, es posible considerar que algunas especies de helmintos como *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi* y *Stunkardiella minima* que se hallan en *Rhamdia* spp. en Costa Rica permanecen en este grupos de peces, al menos desde de la formación del Istmo de Panamá (posterior al Plioceno tardío). Sin embargo, de igual manera que los ictalúridos, esta hipótesis requiere ser corroborada una vez que se complete el inventario de los helmintos que parasitan a otras especies de *Rhamdia*, junto con un análisis que involucre la filogenia de las especies que constituyen la “fauna principal” de heptaptéridos.

Evidentemente las consideraciones sobre los patrones biogeográficos aquí presentados sobre estas asociaciones huésped-parásito, deberán ser corroboradas en un análisis aún mas completo que contenga tres componentes fundamentales: 1) un inventario de los helmintos que parasitan a las especies de los géneros *Ictalurus* y *Rhamdia* que no han sido estudiadas desde el punto de vista parasitológico: *I. mexicanus*, *I. pricei* e *I. lupus*, *R. laticauda*, *R. laluchensis*, *R. macuspanensis*, *R. parryi* y *R. reddelli* 2) análisis filogenéticos que hagan uso de alguna fuente de

caracteres, sean estos morfológicos y/o moleculares, para las especies que componen las “faunas principales” de helmintos parásitos tanto de Ictaluridae como de Heptapteridae y por último 3) la filogenia resuelta de las especies del género *Ictalurus*, dado que ya se cuenta con un análisis filogenético para *Rhamdia* (Perdices et al., 2002).

### **Agradecimientos**

Agradecemos a las siguientes personas que amablemente nos ayudaron en el trabajo de campo: Omar Domínguez, Rodolfo Pérez y Luis Escalera de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo; Elizabeth Martínez, Ulises Razo, Alejandro Ocegüera, Berenit Mendoza, Jorge Falcón, Hugo Mejía, Lorena Garrido, Rosario Mata y Jaquelina Bravo, del Instituto de Biología, UNAM, así como también a Alejandro Varela del DICTUS de la Universidad de Sonora. Luis García, administrador de la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) nos facilitó ejemplares para su observación. R. R. V. agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado. Este estudio realizado con el apoyo financiero otorgado a G. P. P. de L a través de los proyectos IN220605 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) y el 47233 del CONACyT.

### **Literatura citada**

- Aguilar-Aguilar, R., R. Báez-Valé, C. Mendoza-Palmero, G. Salgado-Maldonado y G. Barrios-Quiroz. 2003a. Nuevos registros de *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae) para México. *Universidad y Ciencia* 19: 62-65.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado. 2003b. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.

- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina, A. Martínez-Aquino, G. Salgado-Maldonado y A. González-Zamora. 2005. Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 227-239.
- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R. G. Moreno-Navarrete, G. Cabañas-Carranza. 2004. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In* Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 261-269.
- Álvarez del Villar, J. 1972. Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola de Michoacán. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 155-161.
- Barbour, C. D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3: 533-556.
- Brooks D. R., y B. Holcman-Spector. 1993. Revised classification and phylogenetic hypothesis for the Acanthostominae Looss, 1899 (Digenea: Cryptogonimidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106: 207–220.
- Brooks, M. B. y R. L. Mayden. 1992. Phylogenetics and North American freshwater fishes. *In* Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes, R. L. Mayden (ed.). Stanford University Press, Stanford. p. 18–75.
- Bussing, W. A. 1987. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. 271 p.

- Caballero y Caballero, E. y M. R. Brénes. 1957. Helminths of the Republic of Costa Rica VI. Some trematodes of fishes, reptiles and mammals. *Anales del Instituto Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 28: 217-240.
- Caballero-Padilla, M. A. 1988. Interrelationship of biotic and abiotic factors with the endoparasitosis present in the fish cultivated in the Centro Acuicola La Rosa, Gral. Cepeda, Coahuila, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León, México. 98 p.
- Casanova-Bustillos, J. A. 1984. Helminths parasites of *Ictalurus punctatus* in the presa Falcón, Nueva Ciudad Guerrero, Tamaulipas, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México. 54 p.
- Caspeta-Mandujano, J. M. 2005. Nematode parasites of freshwater fish in Mexico: Key to species, descriptions and distribution. Universidad Autónoma del estado de Morelos, Cuernavaca Morelos, México. 175 p.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec y Aguilar-Aguilar, R. 2000. *Cucullanus mexicanus* sp. n. (Nematoda: Cucullanidae) from the intestine of the freshwater catfish *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae) in Mexico. *Helminthologia* 37, 215-217.
- Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F. y G. Salgado-Maldonado. 1999. Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Folia Parasitologica* 46: 289-295.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford Biogeography Series 11, New York and Oxford. 229 p.
- Choudhury, A. y Pérez-Ponce de León, G. 2001. *Spinitectus osorioi* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Chirostoma* spp. (Osteichthyes: Atherinidae) in Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico. *Journal of Parasitology* 87: 648-655.

- Del Río-Rodríguez, E. 1994. Estudio prospectivo de la infracomunidad de parásitos que infectan al “bobo” *Ictalurus meridionalis* (Günther, 1864) en Boca del Cerro, Tenosique, Tabasco, como antecedente al proyecto de embalsamiento de esta área. Tesis Licenciatura, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. México. 112 p.
- Domínguez-Domínguez, O, I. Doadrio y G. Pérez-Ponce de León. 2006. Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1437–1447.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: Una Síntesis. *In* Ramamoorthy T. P. et. al. (eds). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM. Oxford University Press. p. 3-107.
- Flores-Crespo, J. y Flores-Crespo, R. 2003. Monogéneos, parásitos de peces en México: estudio recapitulativo. *Técnica Pecuaria México* 41: 175–192.
- Fucugauchi-Suárez del Real, M. G., L. García-Magaña y B. R. Brito-Arjona. 1988. Análisis previo de la parasitofauna de peces de la Laguna del Rosario, Huimanguillo, Tabasco. *Divulgación Científica Diciembre*: 319-335.
- Galavíz-Silva, L., G. de Witt-Sepúlveda, R. Mercado-Hernández, J. J. Martínez-Hernández y F. Segovia-Salinas. 1990. New localities for monogenetic trematodes and other ectoparasites of carp *Cyprinus carpio* and catfish *Ictalurus punctatus* in Northeastern Mexico and their relations with some biotic and abiotic factors. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 106: 64-77.
- García-Prieto, L. 1990. Descripción de una especie nueva del género *Choanoscolex* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) parásita de *Ictalurus meridionalis* de Temascal, Oaxaca,

México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 61: 337-342.

García-Prieto, L., L. M. Rodríguez y G. Pérez-Ponce de León. 1996. *Proteocephalus brooksi* n. sp. (Cestoda: Proteocephalidae) in the neotropical freshwater fish *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Pimelodidae) from lake Catemaco, Veracruz, Mexico. Journal of Parasitology 82: 992-997.

Garrido-Olvera, L. L. García-Prieto y G. Pérez-Ponce de León. 2006. Checklist of the adult nematode parasites of fishes in freshwater localities from Mexico. Zootaxa 1201: 1-45.

Gesundheit, P. y C. Macías García. 2005. Biogeografía cladística de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes), pp. 319-338 In: Llorente Bousquets, J. y J. J. Morrone (eds.), Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F.

Gibson, D. I. 2002. Familia Derogenidae. In D. I. Gibson, A. Jones, y R. A. Bray. (eds.). Keys to the Trematoda Volume 1. Commonwealth Agricultural Bureaux International Publishing Oxon UK. p 251-368.

González-Solís, D. 1995. Nemátodos parásitos del bagre *Rhamdia guatemalensis* (Günther) (Pisces: Pimelodidae) en cenotes de la Península de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Tuxpan, Veracruz, México, 108 pp.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. Annual Review of Entomology 32: 95-114.



- Hardman, M. 2005. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Ostariophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 700-720.
- Heads, M. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* 31: 1883-1891.
- Hoffman, G. L. 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 539 p.
- Hernández-Martínez, M. 1992. Estudio helmintológico de tres especies de peces cultivados en dos centros acuícolas del estado de Sonora, México. *Universidad y Ciencia* 9: 111-115.
- Hoffman, G. L. 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 539 p.
- Huidobro-Campos, L., J. J. Morrone, J. L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 33: 731-741.
- Kohn, A. B., M. M. Fernández, D. I. Gibson y O. M. Fróes. 1990. On the Brazilian species of halipegine genera (Trematoda: Derogenidae) from fishes, with new morphological data, hosts and synonyms. *Systematic Parasitology* 16: 201-211.
- Kritsky, D. C. y E. Mendoza-Franco. 2003. Neotropical Monogenoidea 42. *Pavanelliella scaphiocotylus* sp. nov. (Dactylogyridae) from the nasal cavity of the Guatemalan Chulin, *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Heptapteridae), from a cenote on the Yucatán Peninsula, Mexico. *Comparative Parasitology* 70: 136-139.
- Kritsky, D. C., E. F. Mendoza-Franco y T. Scholz. 2000. Neotropical Monogenoidea. 36. Dactylogyrids from the gills of *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Pimelodidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with proposal of *Ameloblastella* gen. n. and

*Aphanoblastella* gen. n. (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). Comparative Parasitology 67: 76-84.

Lamothe, R., y G. Ponciano-Rodríguez. 1986. Revisión de la subfamilia Acanthostominae.

Nicoll. 1914. y establecimiento de dos nuevos géneros. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 2: 301-322.

Lamothe-Argumedo, R. 1977. *Caballeroiella isabellae* gen. nov. sp. nov. (Trematoda:

Hemiuridae) parásito de *Rhamdia guatemalensis*. In Excerta Parasitológica en memoria del Dr. Eduardo Caballero y Caballero. Publicación especial número 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 207-213.

Lamothe-Argumedo, R. 1977. *Caballeroiella isabellae* gen. nov. sp. nov. (Trematoda:

Hemiuridae) parásito de *Rhamdia guatemalensis*. In Excerta Parasitológica en memoria del Dr. Eduardo Caballero y Caballero. Publicación especial número 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 207-213.

Lamothe-Argumedo, R. 1988. Tremátodos de peces VIII. Primer registro de *Phyllodistomum*

*lacustri* (Loewen, 1929), parásito de *Ictalurus dugesii* en México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 58: 487-496.

Lamothe-Argumedo, R. 1997. Hospederos definitivos, intermediarios y paraténicos de

*Gnathostoma* en Veracruz y Oaxaca, México. Cuadernos Mexicanos de Zoología 3: 22-28.

Lamothe-Argumedo, R. y G. Ponciano-Rodríguez. 1986. Estudio helmintológico de los animales

silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Trematoda III.

Redescripción de *Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938) Lamothe y Ponciano, 1985.

Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 56: 323-336.

- López-Jiménez, S. 1987. Enfermedades más frecuentes de las carpas cultivadas en México. *Acuavisión Revista Mexicana de Acuicultura*. 2: 11-13.
- López-Jiménez, S. 2001. Estudio parasitológico de los peces de aguas dulces del estado de Tabasco. *Gaceta Regional Sistema de Investigación del Golfo de México* 3: 8-10.
- López-Jiménez, S. y L. García-Magaña. 2000. Estudio de larvas de *Gnathostoma* sp. en tres especies de peces de los Pantanos de Centla, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 16: 41-48.
- Lundberg, J. G. 1992. The phylogeny of ictalurid catfishes: A synthesis of recent work, *In* R. L. Mayden (ed.). *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford. p 392-420.
- Mancías-Hinojosa, B. 1984. Helminthos parásitos de *Ictalurus furcatus* en la Presa Falcón, Nueva Ciudad Guerrero, Tamaulipas, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México. 58 p.
- Manter, H. W. 1936. Some trematodes of cenote fish from Yucatan. *In*: A. S. Pearse, , Creaser, E. P. y Hall, F.G. (Eds.), *The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey*. Washington, Carnegie Institution, Publication. 457, 33–38.
- Margolis, L., y J. R. Arthur. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 199: 1–269.
- Márquez, J. y J. J. Morrone. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Coleoptera (Insecta). *In* Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa-Organista (eds.). *Las Prensas de Ciencias, Ciencias, UNAM, México, D. F.* p. 375-392.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.

- McDonald, T., y L. Margolis. 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada: Supplement (1978–1993). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 122: 1-265.
- Mejía-Madrid, H. H., E. Vázquez-Domínguez y G. Pérez-Ponce León. Phylogeography and freshwater basins in central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography* 34: 787-801.
- Mendoza-Franco, E. F., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C. y Vargas-Vázquez, J. 1999. Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 46: 267-273.
- Mendoza-Franco, E., P. Posel y S. Dumailo. 2003. Monogeneans (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of freshwater fishes from the Caribbean coast of Nicaragua. *Comparative Parasitology* 70: 32-41.
- Mendoza-Garfías, B. y Pérez-Ponce de León, G. 2005. *Phyllodistomum centropomi* sp. n. (Digenea: Gorgoderidae), a parasite of the fat snook, *Centropomus parallelus* (Osteichthyes: Centropomidae), in the Papaloapan River at Tlacotalpan, Veracruz State, Mexico. *Zootaxa* 1056: 43-51.
- Miller, R. R. y M. L. Smith. 1986. Origin and Geography of Fishes of Central Mexico. *In* Hocutt, Ch. and E. O. Wiley (eds.). *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. John Wiley and Sons. Inc. p 485-517.
- Miller, R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. *Freshwater Fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. Chicago. 490 p.
- Mateos, M. 2005. Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central Mexico. *Journal of Biogeography* 32: 775-780.

- Molnar, K., Hanek, G. y C. H. Fernando. 1974. Ancyrocephalids (Monogenea) from freshwater fishes of Trinidad. *Journal of Parasitology* 60: 914-920.
- Moravec, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academia Praha, 464 p.
- Moravec, F., L. García-Magaña y G. Salgado-Maldonado. 2002a. *Spinitectus tabascoensis* sp. nov. (Nematoda, Cystidicolidae) from *Ictalurus furcatus* (Pisces) in southeastern Mexico. *Acta Parasitologica* 47: 224-227.
- Moravec, F., D. González-Solís, y J. Vargas-Vázquez. 1995a. *Paracapillaria rhamdiae* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from *Rhamdia guatemalensis* (Pisces) in Yucatan, Mexico. *Parasite* 2: 235-238.
- Moravec, F., E. Mendoza-Franco, C. Vivas-Rodríguez, J. Vargas-Vázquez y D. González-Solís. 2002b. Observations on seasonal changes in the occurrence and maturation of five helminth species in the pimelodid catfish, *Rhamdia guatemalensis*, in the cenote (= sinkhole) Ixin-há, Yucatán, Mexico. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 66: 121-140.
- Moravec, F., G. Salgado-Maldonado y R. Aguilar-Aguilar. 2002. *Neophilometroides* n. gen. (Nematoda: Philometridae) for *Philometroides caudatus* Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995, with erection of Neophilometroidinae n. subfam. *Journal of Parasitology* 88: 774-777.
- Moravec, F., Scholz, T. y C. Vivas-Rodríguez. 1995b. *Pseudocapillaria yucatanensis* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from the bagre *Rhamdia guatemalensis* (Pisces) from cenotes in Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica* 42: 61-64.
- Moravec, F., T. Scholz y C. Vivas-Rodríguez. 1995c. *Philometroides caudata* sp. n. (Nematoda: Philometridae) from *Rhamdia guatemalensis* (Pisces) in Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica* 42: 293-298.

- Moravec, F., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C., Vargas-Vázquez, J. y Mendoza-Franco, E. 1996. Systematic status and first description of male of *Dujardinia cenotae* Pearse, 1936 [= *Hysterothylacium cenotae* (Pearse, 1936) Moravec *et al.*, 1995] (Nematoda: Anisakidae). *Systematic Parasitology*. 33, 143–148.
- Moravec, F., C. Vivas-Rodríguez, T. Scholz, J. Vargas-Vázquez, E. Mendoza-Franco, J. J. Schmitter-Soto y D. González-Solís. 1995e. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 2. Larvae. *Folia Parasitologica* 42: 199-210.
- Moravec, F., C. Vivas-Rodríguez, T. Scholz, J. Vargas-Vázquez, E. Mendoza-Franco y D. González-Solís. 1995d. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 1. Adults. *Folia Parasitologica* 42: 115-129.
- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- Morrone, J. J. 2004a. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. *Cuadernos del Instituto de Biología* 37, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 199 p.
- Morrone, J. J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28: 635-650.
- Nadler S. A., S. D'Amelio, H.- P. Fagerholm, B. Berland, L. Paggi. 2000. Phylogenetic relationships among species of *Contracaecum* Railliet y Henry, 1912 and *Phocascaris* Host,

1932 (Nematoda: Ascaridoidea) based on nuclear rDNA sequence data. *Parasitology* 121:455–463.

- Ocaña-Núñez, M. E. 1992. Fauna helmintológica de los peces de hábitos bentónicos en la presa Manuel Moreno Torres (Chicoasén), Chiapas, México. Tesis Licenciatura, Escuela de Biología, Instituto de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 129 p.
- Osorio-Sarabia, D. 1982. Contribución al estudio parasitológico de las especies de peces nativas e introducidas en la Presa Adolfo López Mateos “El Infiernillo”. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 194 p.
- Osorio-Sarabia, D., A. Ocegüera-Figueroa, L. García-Prieto, R. Lamothe-Argumedo y H. Akahane. 2003. Gnathostomiasis in Papaloapan river basin, Mexico. *The Bulletin of Central Research Institute Fukuoka University* 1: 213-219.
- Pearse, A. S. 1936. Parasites from Yucatan. *In* Pearse, A. S., E. P. Creaser, and F. G. Hall (eds.). *The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey*. Washington, Carnegie Institution, Publication 457: 45-59.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A. y Doadrio, I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 172-189.
- Pérez-Ponce de León, G. 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of Mexico: insights from host-parasite systems. *Journal of Parasitology* 89 (Suppl.): S126-S133.
- Pérez-Ponce de León, G. y A. Choudhury. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10-19.

- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhoury, A. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32: 645-659.
- Pérez-Ponce de León, G. y L. García-Prieto, L. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas* 6: 7-11.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfías. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. Magnolia Press, New Zealand. p. *Zootaxa* 1534: 1-247.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, V. León-Règagnon y A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced freshwater fishes of Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico. *Journal of Fish Biology* 57: 303-325.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. y León-Règagnon, V. 1996. Listados faunísticos de México VI. Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 100 p.
- Pérez-Ponce de León, G., D. Osorio-Sarabia y L. García-Prieto. 1992. Helmintofauna del "juile" *Rhamdia guatemalensis* (Pisces: Pimelodidae), del Lago de Catemaco, Veracruz. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 43: 25-31.
- Pineda-López, R. 1985a. Estudio del control sanitario de la piscifactora Benito Juárez y en los vasos de las presas de Malpaso y La Angostura, Chiapas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco y Secretaría de Pesca, México D. F. 309 p.
- Pineda-López, R. 1985b. Infección por metacercarias (Platyhelminthes: Trematoda) en peces de agua dulce de Tabasco. *Universidad y Ciencia* 2: 47-60.



- Pineda-López, R., V. Carballo-Cruz, M. G. Fukugauchi-Suárez de Real y L. García-Magaña. 1985. Metazoarios parásitos de peces de importancia comercial de la región de Los Ríos, Tabasco, México. *In* Usumacinta, Investigación Científica en la Cuenca del Usumacinta. Gobierno del Estado de Tabasco Secretaría de Educación Cultura y Recreación. Villahermosa Tabasco, México. p. 196-270.
- Price, E. W. 1938. The monogenetic trematodes of Latin America. *In* Livro Jubileu Professor Lauro Travassos 3. p. 407-413.
- Rego A. A., J. C. Chubb, G. C. Pavanelli. 1999. Cestodes in South American freshwater teleost fishes: keys to genera and brief descriptions of species. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:299-367.
- Reynaga-Piña, J. 1988. Asociación entre la presencia de la mesocercaria *Diplostomulum* sp. y bacterias Gram negativas en *Ictalurus punctatus* procedentes de la Piscifactoría Salinillas, Anahúac, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de ciencias Biológicas. Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León, México. 37 p.
- Rodríguez-Hernández, M. M. 1985. Algunas especies parásitas del bagre *Ictalurus dugesii* del Lago de Chapala, Jalisco. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 110 p.
- Rosas-Valdez R, A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León G. 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from North American ictalurid fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology* 90: 123-1127.
- Rosas-Valdez R. y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Biogeografía Histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: Una hipótesis preliminar empleando el método Panbiogeográfico. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamerica y tópicos afines. J.

- Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds). CYTED-UNAM-CONABIO, México, D. F. p 217-226.
- Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León. 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species composition and biogeographical affinities. *Comparative parasitology*. 74: 204–210.
- Rosas-Valdez R., Choudhury A. y Pérez-Ponce de León G. 2008. *Chambriella peregrina* n. sp. (Cestoda: Monticellidae) from the Balsas catfish, *Ictalurus balsanus* (Osteichthyes: Siluriformes: Ictaluridae) in the Amacuzac River, Morelos, México. En preparación.
- Salgado-Maldonado, G. 1985. Crecimiento alométrico y consideraciones taxonómicas sobre *Neoechinorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) parásito de peces dulceacuícolas en Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 2: 57-66.
- Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa* 1324: 1-357.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza y J. M. Caspeta-Mandujano. 1998. *Creptotrema agonostomi* n. sp. (Trematoda: Allocreadiidae) from the intestine of freshwater fish of México. *Journal of Parasitology* 84: 431-434.
- Salgado-Maldonado, G., R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera y C. Mendoza-Palmero. 2005a. Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico. *Parasitology Research* 96: 69-89.
- Salgado-Maldonado, G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R. Pineda-López, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva. 2004a. Helminth parasites of

freshwater fishes of the Pánuco river basin, east central Mexico. *Comparative Parasitology* 71: 190-202.

Salgado-Maldonado, G., R. Pineda-López, L. García-Magaña, S. López-Jiménez, V. M. Vidal-Martínez y M. L. Aguirre-Macedo. 2005b. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In* Bueno, J., F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Biodiversidad del estado de Tabasco. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 145-166.

Scholz, T. 1997. A revision of the species of *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808 (Cestoda: Pseudophyllidea) parasitic in American freshwater fishes. *Systematic Parasitology* 36: 85-107.

Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2001. Metacestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) parasitising fishes in Mexico. *Systematic Parasitology* 49: 23-40.

Scholz, T. y J. Vargas-Vázquez. 1998. Trematodes from fishes of the Río Hondo River and freshwater lakes of Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 65: 91-95.

Scholz, T., R. Rosas, G. Pérez-Ponce de León, A. Choudhury y A. de Chambrier, A. 2003. Taxonomic status of *Choanoscolex lamothei* García-Prieto, 1990 (Cestoda: Proteocephalidea) using morphological and molecular evidence. *Journal of Parasitology* 89: 1212-1219.

Scholz, T., Vargas-Vázquez, J. y Salgado-Maldonado, G. 1995a. Revision of *Genarchella* species (Digenea: Derogenidae) parasitizing freshwater fishes in Mexico and Central America. *Journal of Natural History* 29: 1403-1417.

Scholz, T., J. Vargas-Vázquez, F. Moravec, C. Vivas-Rodríguez y E. Mendoza-Franco. 1995b. Cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico as a habitat of adult trematodes of fish. *Folia Parasitologica* 42: 37-47.

- Scholz, T., J. Vargas-Vázquez, F. Moravec, C. Vivas-Rodríguez y E. Mendoza-Franco. 1995c. Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 42: 173-192.
- Scholz, T., J. Vargas-Vázquez y F. Moravec. 1996b. *Bothriocephalus pearsei* n. sp. (Cetoda: Pseudophyllidea) from cenote fishes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology* 82: 801-805.
- Scholz, T., J. Vargas-Vázquez, F. Moravec, C. Vivas-Rodríguez y E. Mendoza-Franco. 1996c. Cestoda and Acanthocephala of fishes from cenotes (= sinkholes) of Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica* 43: 141-152.
- Schönhuth, M. S. e I. Doadrio. 2003. Phylogenetic relationships of Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 323-337.
- Stunkard, H. W. 1938. Parasitic flatworms from Yucatan. The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey. Washington, Carnegie Institution, Publication 491: 33-50.
- Vidal-Martínez, V. M. 1995. Processes structuring the helminth communities of native cichlid fishes from Southern Mexico. Tesis Doctorado. Faculty of Science, University of Exeter, Exeter, U.K. 164p.
- Vidal-Martínez, V. M. y C. R. Kennedy. 2000. Zoogeographic determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. In Salgado-Maldonado, G., A. N. García Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (eds.). *Metazoan parasites in the Neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. p. 227-290.

Weber, A., G. Allegrucci y V. Sbordoni. 2003. *Rhamdia laluchensis*, a new species of troglobitic catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Chiapas, Mexico Ichthyological Exploration of Freshwaters 14: 273-280.

Tabla 1. Localidades de colecta, especies y número de peces revisados y coordenadas.

Localidad	Especies y número de peces revisados	Latitud Norte	Longitud Oeste
Durango			
El Olote	<i>Ictalurus</i> sp. (19)	25° 13' 34.6''	105° 26' 48.7''
Río El Tunal	<i>Ictalurus</i> sp. (59)	23° 34' 45.1''	103° 51' 23.7''
Jalisco			
Belen	<i>Ictalurus dugesii</i> (2)	21° 32' 13.7''	102° 25' 57.7''
Jalpa	<i>Ictalurus dugesii</i> (2)	102° 54' 53.6''	21° 52' 27.8''
Tenanguillo	<i>Ictalurus dugesii</i> (1)	21° 54' 57.8''	102° 54' 11.54''
Nayarit			
San Blasito	<i>Ictalurus dugesii</i> (13)	20° 41' 53''	104° 17' 35''
San Pedro Lagunillas	<i>Ictalurus punctatus</i> (11)	21° 13' 15''	104° 45' 2''
Río Tetiteco	<i>Ictalurus dugesii</i> (6)	ND	ND
Oaxaca			
Paso Canoa	<i>Ictalurus furcatus</i> (1), <i>Rhamdia guatemalensis</i> (1)	18° 0' 34.3''	96° 19' 20.6''
Cerro de Oro	<i>Ictalurus furcatus</i> (18), <i>Rhamdia guatemalensis</i> (6)	18° 1' 0''	96° 17' 15''
Temascal	<i>Ictalurus furcatus</i> (17), <i>Rhamdia guatemalensis</i> (32)	18° 15' 0''	96° 27' 0''
Río Tonto	<i>Ictalurus furcatus</i> (17)	18° 11' 0''	96° 14' 0''
Sonora			

Mesa Tres Ríos	<i>Ictalurus punctatus</i> (2), <i>Ameiurus melas</i> (9)	29° 53' 21.7''	108° 38' 3.3''
El Novillo	<i>Ictalurus punctatus</i> (14), <i>Ictalurus furcatus</i> (16)	29° 11' 37.8''	109° 42' 47''
Río Bavispe	<i>Ictalurus punctatus</i> (2) <i>Ameiurus melas</i> (7)	30° 20' 36.9''	108° 56' 52.9''
San Luis Potosí			
San José del limón	<i>Ictalurus punctatus</i> (19)	22° 1' 19''	98° 38' 11''
Tamuín	<i>Ictalurus furcatus</i> (2)	22° 0' 12''	98° 46' 44''
Tabasco			
Aztlán	<i>Ictalurus furcatus</i> (9)	ND	ND
Boca del Cerro	<i>Ictalurus furcatus</i> (7)	17° 27' 15''	91° 29' 45''
El Zapote	<i>Ictalurus furcatus</i> (8), <i>Rhamdia guatemalensis</i> (10)	ND	ND
Lago El Espino	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (5)	18° 14' 57''	92° 49' 59''
Pantanos de Centla	<i>Ictalurus furcatus</i> (3)	18° 22' 0''	92° 35' 3''
Río Carrizal	<i>Ictalurus furcatus</i> (11)	18° 1' 45''	92° 55' 0''
Río San Pedro, San Pedro	<i>Ictalurus furcatus</i> (7)	17° 46' 30''	91° 9' 58''
Tenosique	<i>Ictalurus furcatus</i> (8)	17° 27' 30''	91° 26' 10''
Tamaulipas			
Presa Falcón	<i>Ictalurus punctatus</i> (26)	26° 26' 34''	99° 12' 0''
Presa Oyul	<i>Ictalurus punctatus</i> (3)	22° 32' 5.3''	99° 4' 0.8''

Presa Vicente Guerrero	<i>Ictalurus punctatus</i> (21), <i>Pylodictis olivaris</i> (13)	24° 0' 54.8''	98° 46' 38.3''
Río El Salado	<i>Ictalurus punctatus</i> (5), <i>Ameiurus melas</i> (2)	26° 47' 23.3''	99° 25' 17.1''
Veracruz			
Buenavista	<i>Ictalurus punctatus</i> (50)	20° 55' 34.1''	97° 36' 27.2''
Lago de Catemaco	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (20)	18° 23' 0''	95° 5' 0''
Río Tonto	<i>Ictalurus furcatus</i> (17)	18° 11' 00''	96° 14' 00''
Tlacotalpan	<i>Ictalurus furcatus</i> (16), <i>Rhamdia guatemalensis</i> (21)	18° 36' 45''	95° 39' 4''

---

ND= Coordenadas no establecidas.



**Anexo 1.** Helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México. Listado Huésped-Parásitos.

***Ameiurus sp.***

*Contracaecum sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

***Ameiurus melas***

*Clinostomum complanatum* (T, m)

*Crepidostomum ictaluri* (T, a)

*Contracaecum sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

***Ictalurus balsanus***

*Creptotrema agonostomi* (T, a)

*Clinostomum complanatum* (C, a)

*Corallobothrium fimbriatum* (C, a)

*Megathylacoides lamothei* (C, a)

*Chambriella peregina* (C, a)

*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* (N, a)

*Procamallanus (Spirocamallanus) pereirai*  
(N, a)

*Rhabdochona canadensis* (N, a)

*Rhabdochona kidderi* (N, a)

*Raillietnema kristcheri* (N, a)

*Contracaecum sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Eustrongylides sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Hysterothylacium sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Physocephalus sexalatus* (N, L<sub>3</sub>A)

*Serpinema trispinosum* (N, L<sub>3</sub>A)

***Ictalurus dugesii***

*Alloglossidium corti* (T, a)

*Contracaecum sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Corallobothrium fimbriatum* (C, a)

*Eustrongylides sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Goezia sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Megathylacoides giganteum* (C, a)

*Phyllodistomum lacustri* (T, a)

*Polymorphus brevis* (A, c)

*Rhabdochona sp.* (N, a)

***Ictalurus furcatus***

*Austrodiplostomum compactum* (T, m)

*Camallanus oxicephallus* (N, a)

*Capillaridae gen sp.* (N, a)

*Cladocystis trifolium* (T, m)

*Contracaecum sp.* (N, L<sub>3</sub>A)

*Corallobothrium fimbriatum* (C, a)

*Cotylogaster sp.* (T, a)

*Cucullanus sp.* (N, a)

*Dichelyne sp.* (N, a)

*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* (N, a)

*Diplostomum* sp. (T, m)  
*Genarchella tropica* (T, a)  
*Gnathostoma binucleatum* (N, L<sub>3</sub>A)  
*Gnathostoma* sp. (N, L<sub>3</sub>A)  
*Goezia nonipapillata* (N, a)  
*Hysterothylacium* sp. (N, L<sub>3</sub>A)  
*Ligictalurus floridanus* (M)  
*Ligictalurus mirabilis* (M)  
*Megathylacoides lamothei* (C, a)  
*Microcotyle* sp. (M)  
*Neoechinorhynchus golvani* (A, a)  
*Phyllodistomum lacustri* (T, a)  
*Posthodiplostomum* sp. (T, m)  
*Procamallanus (Spirocamallanus)* sp. (N, a)  
*Prosthenhystera obesa* (T, a)  
*Proteocephalus* sp. (C, a)  
Proterodiplostomidae gen. sp. (T, m)  
*Rhabdochona* sp. (N, a)  
*Spinitectus* sp. (N, a)  
*Spinitectus tabascoensis* (N, a)  
*Tylodelphys* sp. (T, m)  
***Ictalurus mexicanus***  
*Clinostomum complanatum* (T, m)  
*Posthodiplostomum minimum* (T, m)

*Cucullanus* sp. (N, a)  
*Rhabdochona kidderi* (N, a)  
*Contracaecum* sp. (N, L<sub>3</sub>A)  
***Ictalurus punctatus***  
*Alloglossidium corti* (T, a)  
*Campechetrema* sp. (T, a)  
*Phyllodistomum lacustri* (T, a)  
*Camallanus oxicephallus* (N, a)  
*Centrocestus formosanus* (T, m)  
*Clinostomum complanatum* (T, m)  
“Diplostomulum” (T, m)  
*Diplostomum* sp. (T, m)  
*Ligictalurus floridanus* (M)  
*Gyrodactylus* sp. (M)  
*Corallobothrium fimbriatum* (C, a)  
*Megathylacoides giganteum* (C, a)  
*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* (N, a)  
*Dichelyne* sp. (N, a)  
*Goezia* sp. (N, a)  
*Rhabdochona* sp. (N, a)  
*Contracaecum* sp. (N, L<sub>3</sub>A)  
*Spinitectus* sp. (N, a)  
*Spinitectus tabascoensis* (N, a)  
*Spiroxys* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

***Ictalurus* sp.**

*Crepidostomum ictaluri* (T, a)

*Phyllodistomum lacustri* (T, a)

*Megathylacoides giganteum* (C, a)

*Rhabdochona* sp. (N, a)

*Contracaecum* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

***Pyloodictis olivaris***

*Corallobothrium fimbriatum* (C, a)

*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* (N, a)

*Contracaecum* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

***Rhamdia guatemalensis***

*Genarchella isabellae* (T, a)

*Genarchella tropica* (T, a)

*Phyllodistomum centropomi* (T, a)

*Stunkardiella minima* (T, a, m)

*Centrocestus formosanus* (T, m)

*Clinostomum complanatum* (T, m)

*Crocodilicola pseudostoma* (T, m)

*Austrodiplostomum compactum* (T, m)

*Diplostomum* sp. (T, m)

*Hysteromorpha triloba* (T, m)

*Oligogonotylus manteri* (T, m)

*Perezitrema bychowskyi* (T, m)

Proterodiplostomidae gen. sp (T, m)

*Posthodiplostomum* sp. (T, m)

*Tabascotrema verai* (T, m)

*Tylodelphys* sp. (T, m)

*Uvulifer ambloplitis* (T, m)

*Uvulifer* sp. (T, m)

*Ameloblastella chavarriai* (M)

*Aphanoblastella travassosi* (M)

*Gyrodactylus* sp. (M)

*Pavanelliella scaphiocotylus* (M)

*Bothriocephalus pearsei* (C, a)

*Proteocephalus brooksi* (C, a, m)

*Dendrouterina pilherodiae* (C, m)

Dilepididae gen. sp. (C, m)

Tetrabothriidea gen. sp. (C, m)

*Valipora campylancistrota* (C, m)

*Valipora minuta* (C, m)

*Valipora mutabilis* (C, m)

*Caballerorhynchus lamothei* (A, a)

*Neoechinorhynchus golvani* (A, a)

*Polymorphus brevis* (A, c)

*Polymorphus* sp. (A, c)

*Cucullanus (Cucullanus) caballeroi* (N, a)

*Cucullanus mexicanus* (N, a)

*Hysterothylacium cenotae* (N, a)

*Neophilometroides caudatus* (N, a)

*Paracapillaria rhamdiae* (N, a)

*Procamallanus* (*Spirocamallanus*)

*neocaballeroi* (N, a)

*Pseudocapillaria yucatanensis* (N, a)

*Rhabdochona kidderi* (N, a)

Acuariidae gen. sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Contracaecum* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Eustrongylides* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Falcaustra* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Gnathostoma* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Goezia* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Physocephalus sexalatus* (N, L<sub>3</sub>A)

*Procamallanus* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

*Serpinema trispinosum* (N, L<sub>3</sub>A)

*Spiroxys* sp. (N, L<sub>3</sub>A)

Claves: (A, a)= Acantocéfalo, adulto; (A, c)= Acantocéfalo, cistacanto; (C, a)= Cestodo, adulto; (C, m)= Cestodo, metacestodo; (M)= Monogéneo; (N, a)= Nematodo, adulto; (N, L<sub>3</sub>A)= Nematodo, Larva del tercer estadio avanzado; (T, a)= Trematodo adulto; (T, m)= Trematodo, metacercaria.

**Figura 1.** Mapa de la República Mexicana mostrando sus principales ríos y las localidades donde se distribuyen los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos, el recuadro amplifica la zona de simpatria de ambas familias.

**Figura 2. a)** Cuencas hidrológicas de México representadas por los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos empleadas en el presente estudio. **b)** Provincias ictiofaunísticas de México (modificado de Miller et al., 2005).

**Figura 3.** Trazos individuales para las especies de helmintos parásitos de ictalúridos empleados en el análisis panbiogeográfico.

**Figura 4.** Trazos individuales para las especies de helmintos parásitos de *Rhamdia guatemalensis* empleados en el análisis panbiogeográfico.

**Figura 5.** Trazos generalizados y nodos obtenidos a partir de los trazos individuales de 16 especies de helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México.

**Figura 6.** Optimización de las especies de helmintos de ictalúridos empleadas en el presente estudio sobre la filogenia propuesta por Lundberg (1992). El signo de interrogación indica que los helmintos de estas especies de *Ictalurus* no se conocen aún.

Figura 1

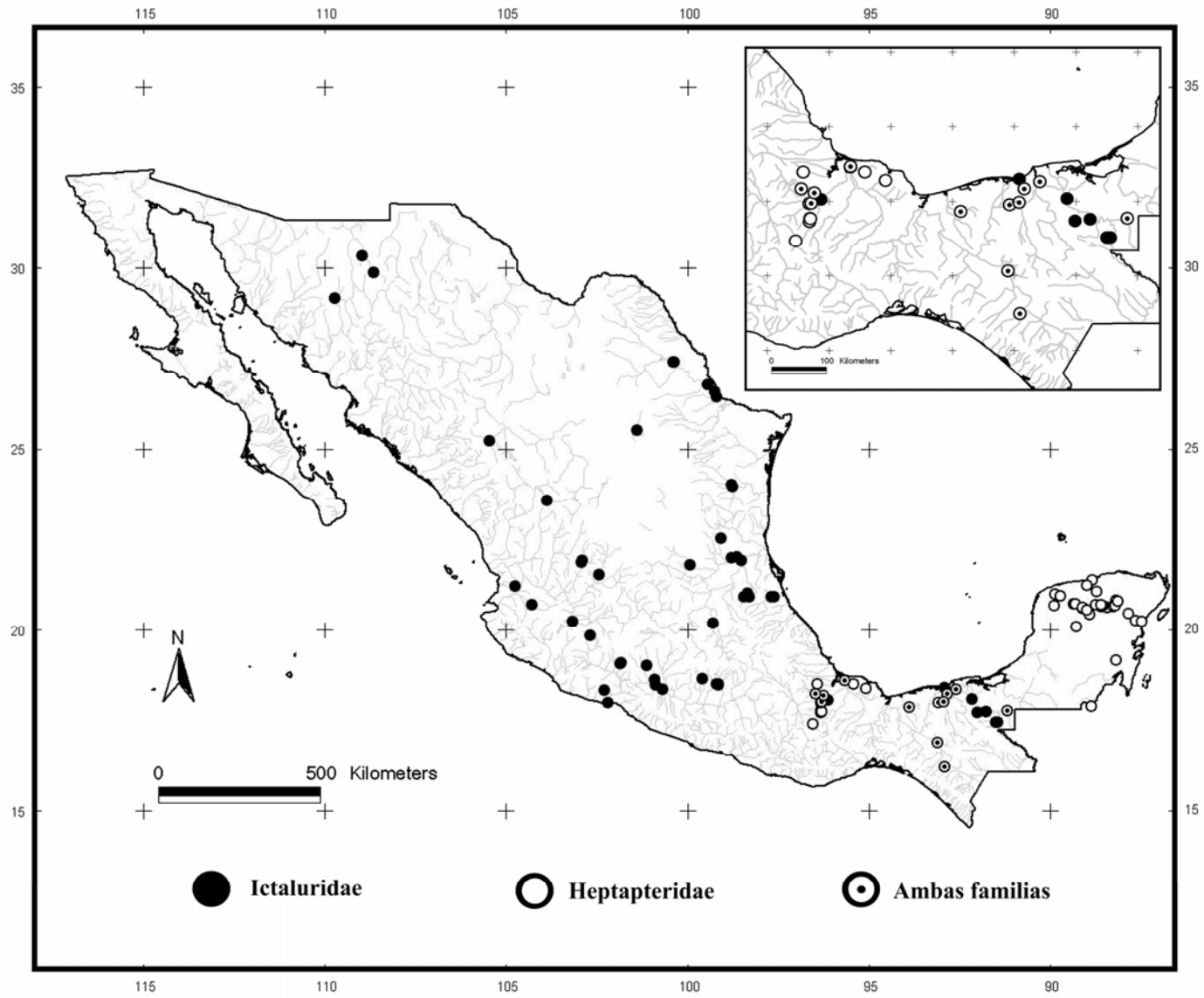


Figura 2

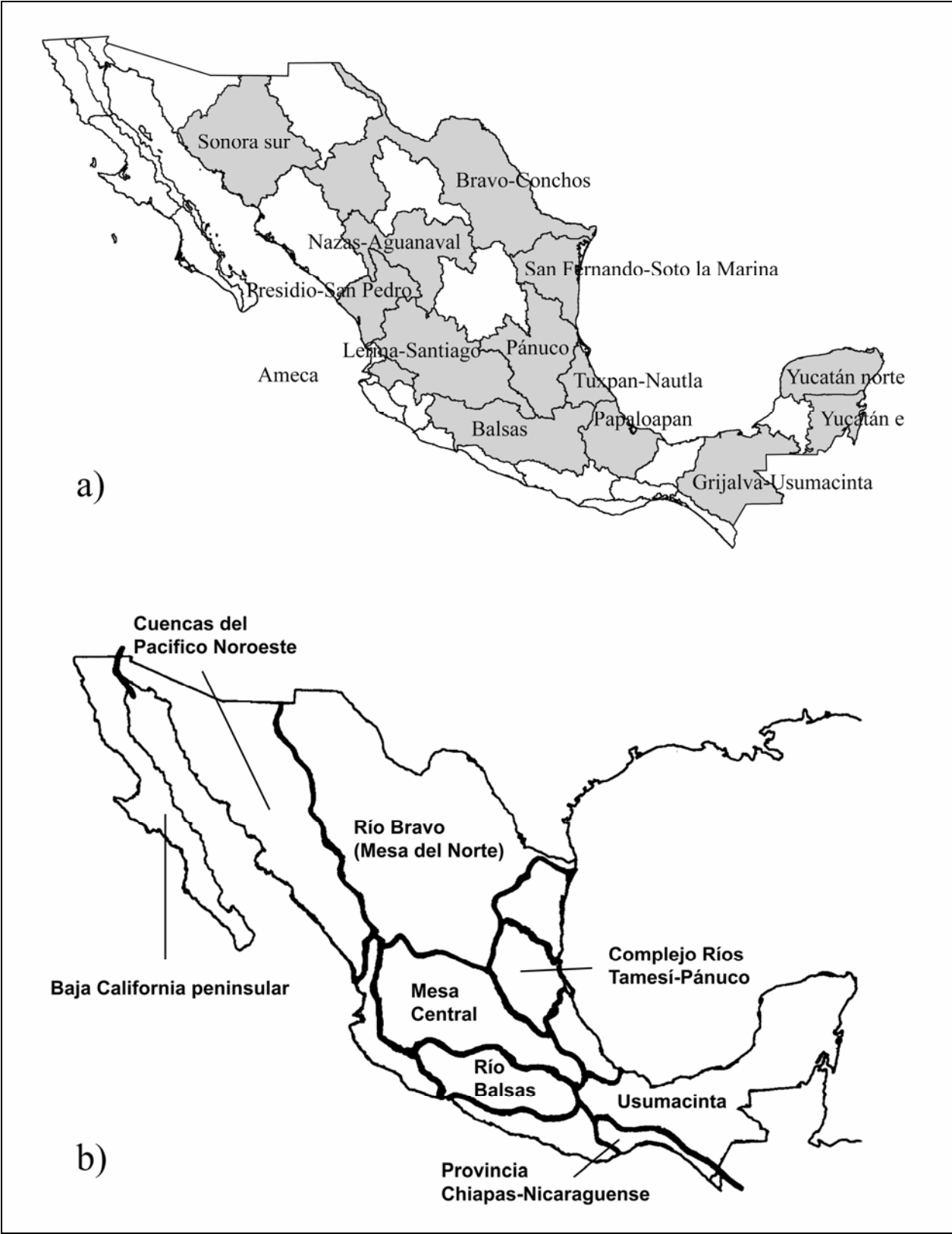


Figura 3

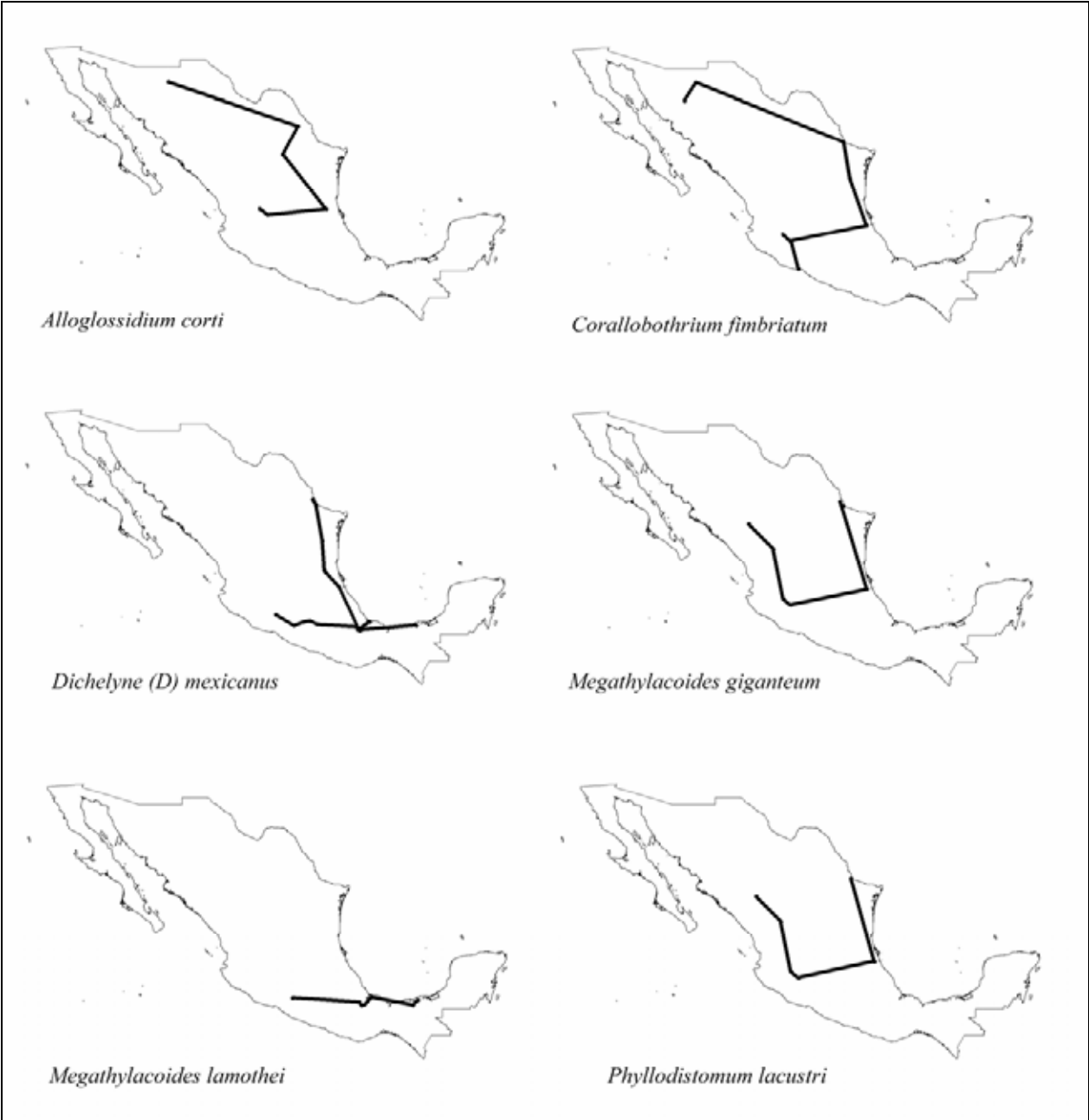




Figura 4

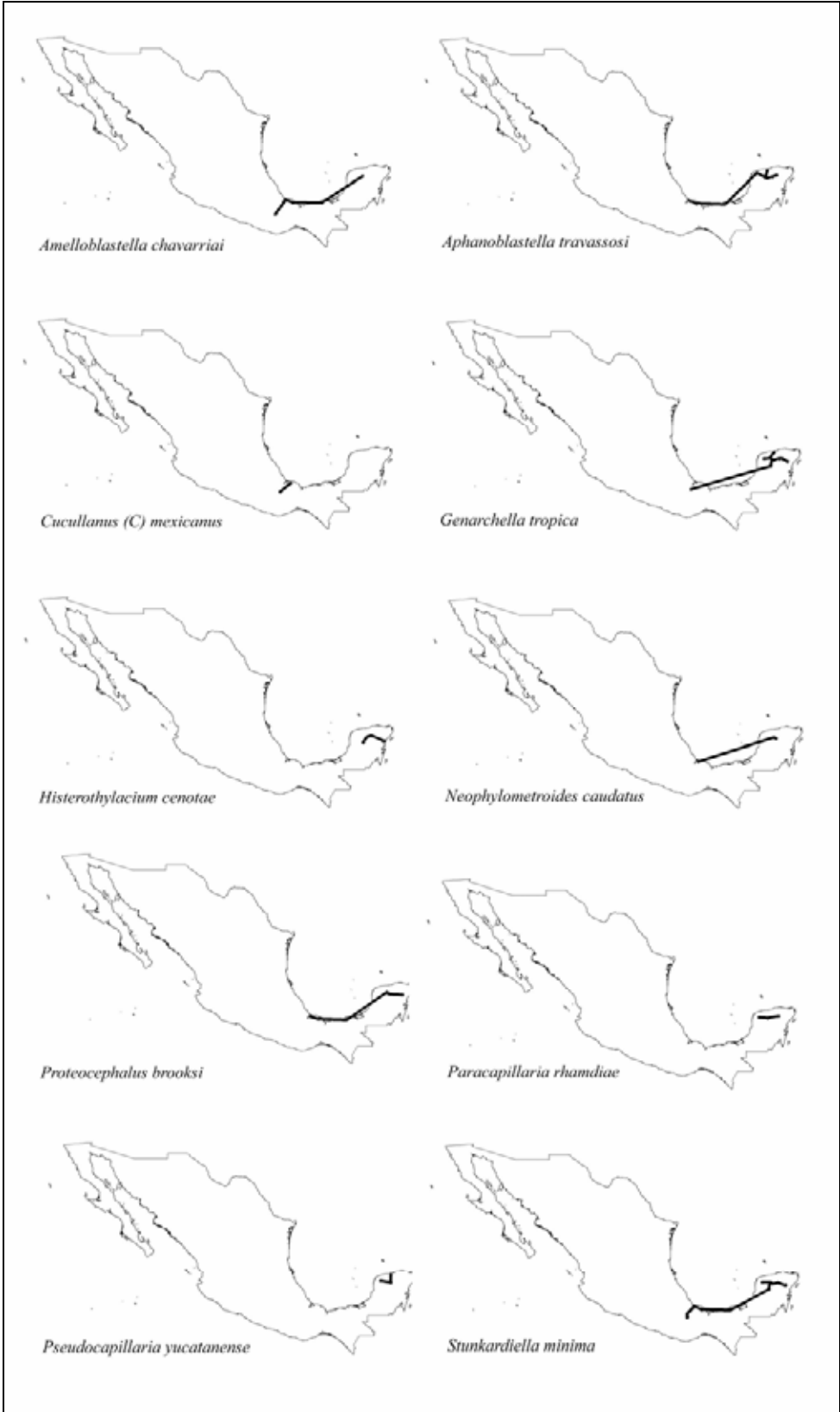


Figura 5

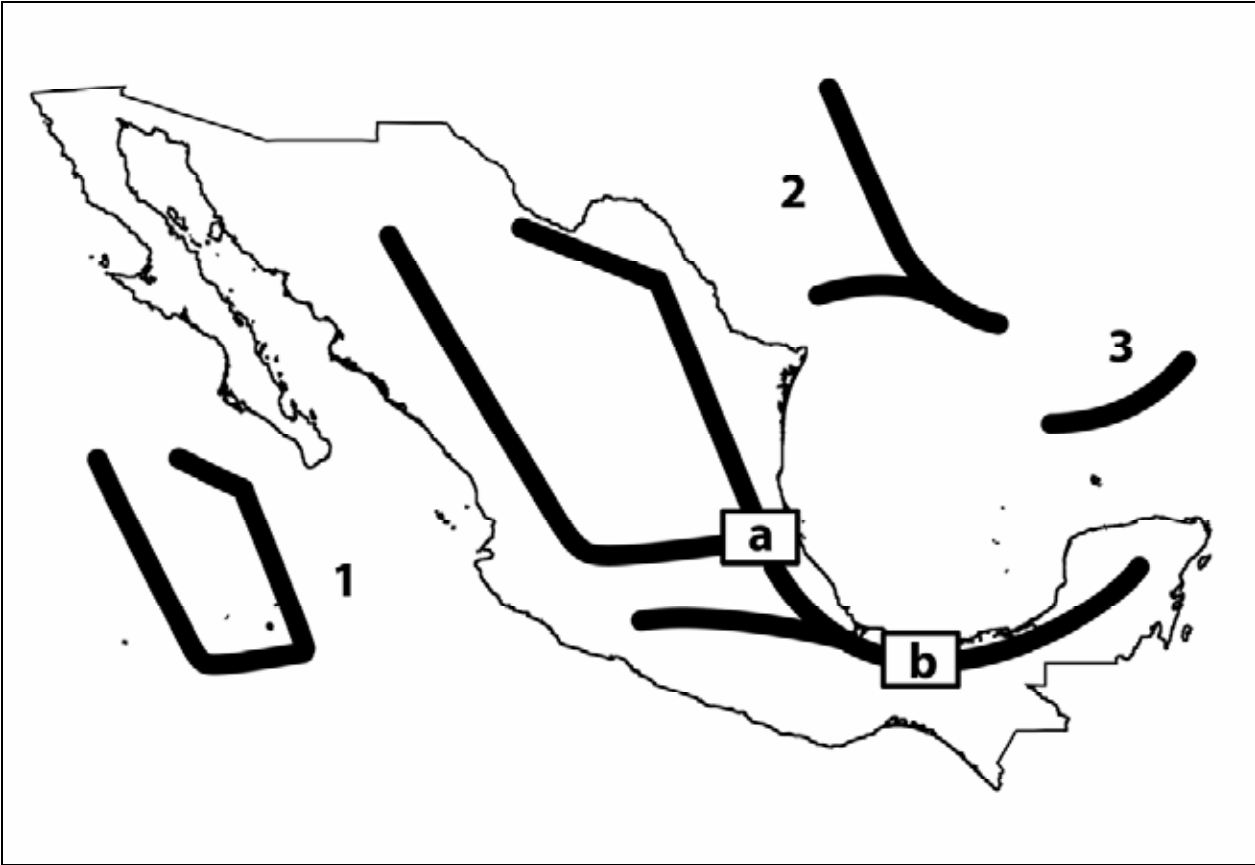
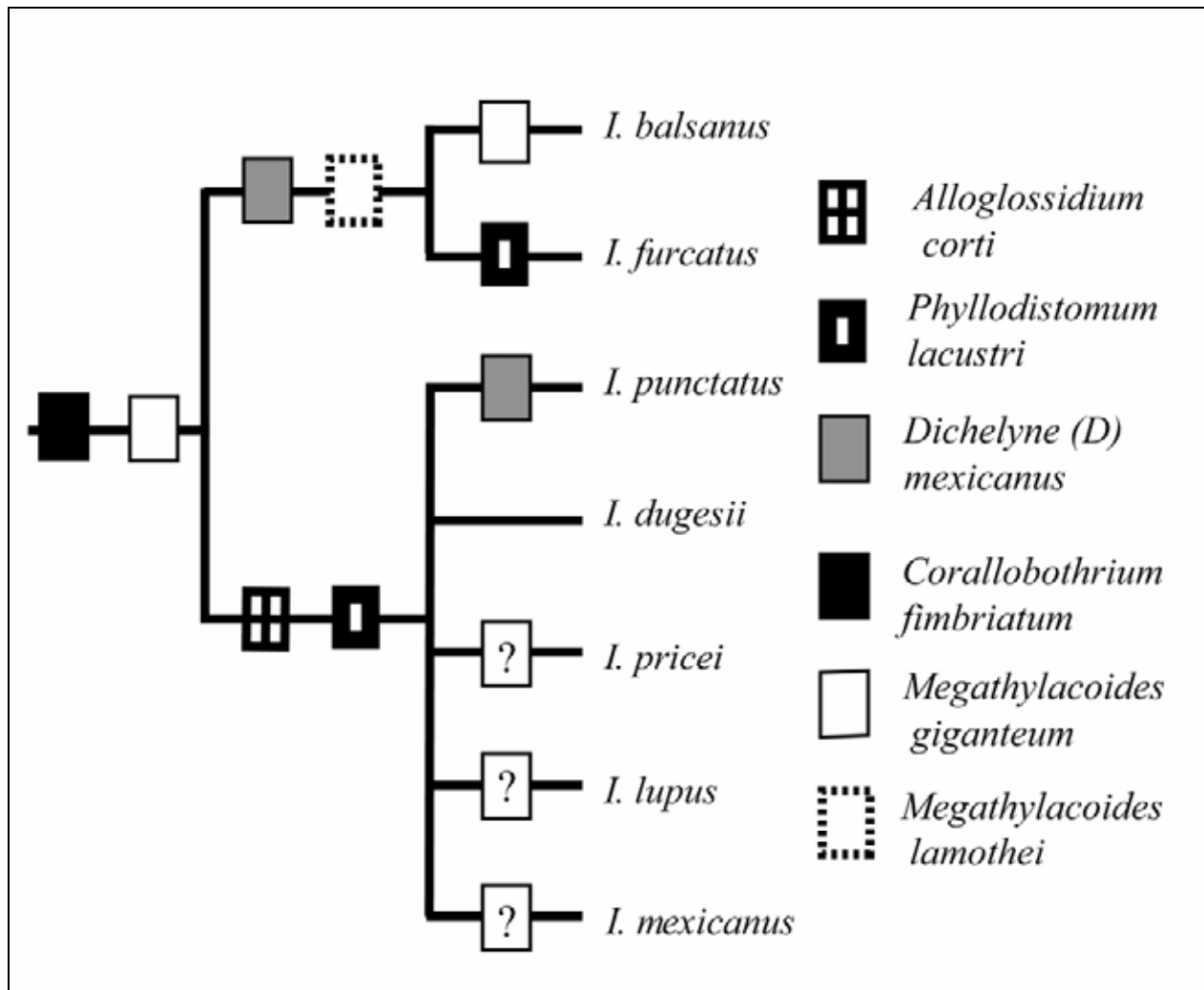


Figura 6



## **CAPÍTULO 2**

### **Especificidad hospedatoria de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México**

## **Introducción**

El fenómeno de la preferencia o especificidad hacia algún ambiente o interacción entre organismos, es un tema abordado al menos desde el siglo XIX y principalmente se observó en los organismos de vida libre (Thompson, 1994). En este sentido, se ha sugerido que los parásitos también tienen una preferencia hacia el hábitat en el que se pueden establecer, es decir, los huéspedes que parasitan. La existencia de esta preferencia o especificidad, es una de las características más importantes del parasitismo, por ejemplo la persistencia de ciertas especies en determinados sistemas parásito-huésped o la adaptación que pueden desarrollar ciertos parásitos a ciertas especies de huéspedes (Dogiel, 1964). Algunos autores han considerado que esta característica es fundamental en el estudio del parasitismo, Von Ihering, fue tal vez de los primeros investigadores que consideró la especificidad hospedatoria dentro de su programa de investigación, aspecto que puede interpretarse en sus estudios acerca de la coevolución entre huéspedes y parásitos altamente específicos; por su parte, Kellog involucraba la especificidad hospedatoria en el estudio de la evolución parásito-huésped, donde consideraba que solo el estudio de parásitos fuertemente específicos a sus huéspedes podría revelar los mecanismos que rigen las relaciones huésped-parásito; por último, Szidat consideró la especificidad hospedatoria como un producto resultado de la diferencia en la evolución de los asociados, dando como consecuencia la especialización del parásito (para una revisión histórica ver Brooks y McLennan, 1993). La discusión de la especificidad fue considerada tan importante en el siglo pasado, ya que en 1957 y 1982 se llevaron al cabo dos simposios internacionales sobre especificidad (ver Dogiel, 1964 y Caira et al. 2003).

El grado o nivel de especificidad de una asociación parasitaria, tiene un papel primordial en las búsqueda de sistemas coevolutivos (Brooks y McLennan, 1993). Dogiel (1964) señaló la importancia de este rasgo característico de los parásitos, sin embargo, consideró que la definición

no podía considerarse completa y tampoco suficientemente precisa, puesto que no existía un consenso acerca de la naturaleza de la especificidad. En una revisión de las definiciones de especificidad hospedatoria, logramos identificar que, a manera de consenso, el término se refiere a ciertos aspectos sobre la diversidad de huéspedes que un parásito pueden explotar. Actualmente se considera que al menos dos factores determinan la especificidad hospedatoria, éstos son los ecológicos y los filogenéticos.

### *Cuantificación de la especificidad*

En lo que respecta a la cuantificación de este rasgo, se han hecho varios intentos por tratar de evaluar el grado de especificidad hospedatoria de los parásitos. Esta especificidad hospedatoria es una de las propiedades fundamentales de cualquier especie de parásito (Adamson y Caira, 1994) y su valoración representa uno de los tópicos más importantes, debido a su aplicación cuando intentamos comparar esta característica entre diferentes taxones de parásitos (Caira et al. 2003). Su medida es importante pues determina la probabilidad de que un parásito pueda invadir un nuevo hábitat o ajustarse a nuevos huéspedes después de su introducción a una nueva área geográfica. Es entonces, un rasgo importante de la historia de vida de los parásitos, tan importante o más que el tamaño corporal y la fecundidad (Poulin y Mouillot, 2003). Es por esto que se ha intentado cuantificar de diversas maneras.

Dogiel (1964) reconoció en estudios previos de diversos autores, que existen especies de parásitos que pueden hallarse en huéspedes no solo de distintas especies, sino también diferentes géneros, familias, e inclusive distintos órdenes. Este hecho lo llevó a considerar que existen instancias en las que algunos grupos de parásitos son capaces de infectar diferentes especies de huéspedes no relacionados filogenéticamente.

Price (1980) comparó el número de especies de insectos parásitos de mamíferos y aves, con las especies de huéspedes a las que parasitan. A partir de esta comparación obtuvo un valor porcentual de las especies de parásitos que son específicas a una especie de huéspedes. Este valor nos permite comparar las familias de insectos parásitos y distinguir cuál presenta un mayor número de especies específicas a una sola especie de huésped. Además, esta aproximación también evalúa qué familia de parásito presenta un mayor número de especies específicas a un huésped y en este sentido se podría hacer el mismo cálculo porcentual para las especies de helmintos con más de un huésped, es decir, para aquellas especies de helmintos que se hallan en miembros de un género, una familia o un orden.

Rhode (1980) desarrolló algunos índices de especificidad. Uno de ellos emplea el número de especies de parásitos encontrados en cada especie de huésped, es decir, la densidad parasitaria. El autor definió a partir de esta densidad parasitaria el índice de especificidad hospedatoria, empleando entre otros datos, el número de individuos para cada especie de huésped y el número de huéspedes revisados. Este índice puede desarrollarse para obtener uno basado en prevalencias y abundancias (la fórmula para calcular el índice puede consultarse en Rhode, 1993). Bajo estas consideraciones Rhode (1993) definió la variación hospedatoria (en inglés: host range) como el número de especies de huéspedes que son infectados por una especie de parásito en particular; mientras que en el caso en el que se empleen los valores de prevalencia y abundancia, estamos hablando de la especificidad hospedatoria (en inglés: host specificity). Esta diferenciación se debe a que los factores ecológicos rigen esta especificidad; más adelante en su misma obra se refiere a esta especificidad como especificidad hospedatoria ecológica.

Un aspecto a resaltar en estas dos contribuciones al tema, es que mientras Price (1980) solo se concentra en el aspecto porcentual de ocupación de huéspedes por los parásitos, Rhode (1993) fue un poco más allá con la implementación de valores ecológicos en el índice. Sin

embargo, hubo un aspecto que estos autores no contemplaron en sus respectivas propuestas, la diversidad taxonómica de los grupos de huéspedes que son ocupados por los parásitos.

Recientemente, Caira et al. (2003) desarrollaron un índice que intenta incorporar la información taxonómica de los huéspedes que son parasitados por una especie de parásito, un aspecto no considerado por los autores mencionados anteriormente; este índice fue denominado *HS* (del inglés host specificity). De esta forma Caira et al. (2003) emplean la información jerárquica de la clasificación (a través de la jerarquía lineana) de la diversidad de huéspedes involucrados para cada especie de parásito. Para el cálculo del nuevo índice los autores elaboraron el programa *Specificity*, que pusieron a disposición pública en la página web (<http://darwin.eeb.uconn.edu/specificity/specificity.html>).

Poulin y Mouillot (2003) señalan la importancia de considerar las relaciones entre los huéspedes en la cuantificación de la especificidad hospedatoria, sin embargo señalan que la propuesta de Caira et al. (2003) no es del todo completa, ejemplificando un caso hipotético en particular: el índice puede fallar en la discriminación de dos especies de parásitos cuyos grupos de huéspedes son heterogéneos, es decir, este índice no es sensible a la distribución irregular de las especies de huéspedes en taxa superiores. El índice propuesto por Poulin y Mouillot (2003) si es sensible a esta diversidad taxonómica de los huéspedes, valorando esta diversidad por medio de la jerarquía taxonómica de la clasificación lineana, e inclusive puede ser implementado bajo un marco filogenético con el empleo de hipótesis filogenéticas en caso de existir las. Estos autores desarrollaron el programa TaxoBiodiv2 para facilitar el cálculo del índice ( $S_{TD}$ ) y que está a disposición pública en la página web (<http://www.otago.ac.nz/zoology/downloads/poulin/TaxoBiodiv2>). De acuerdo con Poulin y Mouillot (2003), su propuesta incorpora una medición de la diversidad filogenética, tema abordado en estudios de diversidad y conservación y que permite que el índice tenga las



propiedades que lo hacen un buen estimador del promedio taxonómico de la distancia entre los huéspedes de una especie de parásito.

Más tarde Poulin y Mouillot (2005) propusieron un índice de especificidad hospedatoria que pretende integrar información filogenética y ecológica. Este nuevo índice ( $S_{TD}^*$ ), nuevamente combina la información de las relaciones taxonómicas entre las especies de huéspedes, así como también puede implementarse en caso de existir una hipótesis filogenética de los huéspedes y además, también incluye parámetros de la infección como son la prevalencia o abundancia. Este nuevo índice integra información ecológica y filogenética y se propone como una buena herramienta a emplear en los estudios comparativos de la especificidad hospedatoria.

*Especificidad hospedatoria en los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos de México*

Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002, 2005) propusieron que una parte de la fauna de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas está compuesta por taxones típicos en cada grupo de huéspedes a nivel de familia. Además, también señalaron que las especies de helmintos parásitos de ictalúridos de México incluyen taxones típicos de ictalúridos de otras partes de Norteamérica (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). Denominaron a estas especies como faunas principales de helmintos, en inglés “core helminth fauna”. Esta fauna principal de helmintos de ictalúridos incluye a los trematodos *Polylekithum ictaluri*, *Megalogonia ictaluri*, *Alloglossidium corti*, *A. geminum*, *Phyllodistomum lacustri*, y *Ph. staffordi*; a los cestodos de la subfamilia Corallobothriinae del género *Corallobothrium*, *C. fimbriatum*, *C. parafimbriatum*, del género *Corallotaenia*, *C. minutia*, *C. intermedia* y *C. parva* y del género *Megathylacoides*, *M. tva*, *M. giganteum* y *M. lamothei*, y los nemátodos *Spinitectus macrospinosus* y *Dichelyne robusta* (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Perryman y Choudhury, 2003). Adicionalmente, Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2005 y 2008) detectaron que algunas de las especies

mencionadas anteriormente pertenecen a un grupo que a su vez forman parte de un componente biótico neártico en conjunto con sus huéspedes.

A diferencia de los ictalúridos, para los heptaptéridos solo existen registros helmintológicos para una especie, *Rhamdia guatemalensis*. Los helmintos de esta especie de siluriforme fueron analizados junto con los de ictalúridos de México por Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) en un estudio para generar una hipótesis de homología biogeográfica primaria. En éste, se propone que los monogéneos *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi*, los digéneos *Stunkardiella minima*, *Genarchella tropica* y el cestodo *Proteocephalus brooksi* forman parte de un componente biótico neotropical y además también forman parte de la fauna principal de helmintos de *R. guatemalensis*.

El argumento para que un taxon sea considerado parte de la fauna principal es que no sólo debe estar ampliamente distribuido, sino también restringido a un grupo monofilético de huéspedes (ver Choudhury y Dick, 1998). Este patrón de especificidad es apoyado por evidencia empírica en estudios previos en algunas familias de peces dulceacuícolas de México. Estos grupos de peces se caracterizan por estar asociados a una fauna principal de helmintos resultado de una historia biogeográfica en común (Pérez-Ponce de León et al., 2000; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Mejía-Madrid et al. 2005).

De esta manera, el objetivo del presente estudio es emplear la información disponible de los helmintos que parasitan a peces dulceacuícolas de México para poner a prueba la predicción de que algunos elementos de la fauna de helmintos en este grupo de peces se circunscribe a grupos monofiléticos supraespecíficos (familias), utilizando dos familias de peces pertenecientes al orden Siluriformes. Dicha predicción se evalúa mediante el índice de especificidad hospedatoria propuesto por Poulin y Mouillot (2003). La elección de este índice se basó en el hecho de que no se cuenta con datos ecológicos precisos para la gran mayoría de los registros

empleados y además, este índice es independiente del tamaño de muestra, aspecto importante en la comparación de muestreos asimétricos.

## **Materiales y Métodos**

### *Base de datos*

La diversidad de helmintos de siluriformes dulceacuícolas primarios de México comprende 89 especies. En la Tabla 1 se presentan las especies de helmintos y los huéspedes a los que parasitan. De estas 89 especies, 51 ocurren en estado adulto y 40 en estado larvario. En cuanto a los parásitos de ictalúridos, el número de especies de helmintos en estado adulto es de 33 y 18 larvas, mientras que *Rhamdia guatemalensis* presenta una diversidad de 20 especies de helmintos en estado adulto y 32 en estado larvario (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). El número de especies de helmintos en estado adulto se distribuye de manera asimétrica por grupo de parásitos, 12 pertenecen a los digéneos, 23 a los nematodos, 7 a los cestodos, siete a los monogéneos y dos a los acantocéfalos, mientras que para las larvas se han registrado 18 especies de digéneos, 8 de cestodos, 2 de acantocéfalos y 12 de nematodos. De estas especies, solo dos están presentes en estado adulto y en forma de larva: *Stunkardiella minima* y *Proteocephalus brooksi* en *Rhamdia guatemalensis* (ver Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). A partir del listado de especies de helmintos parásitas de los grupos de huéspedes estudiados, se realizó una búsqueda de registros para las mismas especies de helmintos, pero en peces de otras familias. Estos registros se obtuvieron de listados previos (Pérez-Ponce de León et al., 1996; Garrido-Olvera et al., 2006; Salgado-Maldonado, 2006; Pérez-Ponce de León et al., 2007). La incorporación de todas las especies de huéspedes es necesaria para evaluar la especificidad hospedatoria de los parásitos, dado que hay especies de helmintos que además de parasitar a ictalúridos y a *R. guatemalensis*, también parasitan a otras familias de peces. De esta forma se elaboraron los archivos

correspondientes con la información de todos los huéspedes para cada especie de parásitos, necesarios para el cálculo del  $S_{TD}$ .

#### *Cálculo del $S_{TD}$ y la $VarS_{TD}$*

El índice de especificidad propuesto por Poulin y Moulliot (2003) genera un valor que permite cuantificar la distinción taxonómica de los diferentes huéspedes a los que parasita una especie de parásito, es decir, cuantifica la variedad de taxones empleados por el parásito en función de la jerarquía taxonómica a la que pertenece; a continuación se detalla la manera como funciona este índice.

Las especies de parásitos que están presentes en una sola especie de huésped pueden omitirse del estudio, o en su caso el índice automáticamente representa el valor de 1, considerando que por definición 'todas' las especies de huéspedes pertenecen al mismo género (ver Poulin y Moulliot, 2003). De manera similar, en el caso de que un parásito tenga 2 especies de huéspedes de un mismo género (e. g. una especie X de helminto se halla en *Ictalurus punctatus* e *I. furcatus*), la distancia necesaria para llegar a la categoría taxonómica en común de los huéspedes (género) es igual a uno. En el caso de que una especie Y de helminto se halle en dos huéspedes miembros de la misma familia (e. g. *Ictalurus furcatus* y *Ameiurus melas*), entonces la distancia que calculamos para llegar a la categoría taxonómica en común, son dos (género y familia). En el caso de que una especie de helminto Z, esté presente en *Ictalurus furcatus* y además en *Rhambdia guatemalensis* (ambos miembros del orden Siluriformes), entonces, la distancia que debemos considerar para llegar a la categoría en común para ambas especies es igual a tres (género, familia y orden). Este cálculo de “distancia taxonómica” se realiza para cada par de especies de huéspedes y sus combinaciones posibles. A partir de la cuantificación de todas las combinaciones posibles de huéspedes, se calcula entonces un valor promedio ( $S_{TD}$ ). Cuanto mayor sea la distancia taxonómica entre las especies de huéspedes, más

alto será el valor del  $S_{TD}$ , es decir, es inversamente proporcional a la especificidad. Dependiendo del número de categorías taxonómicas empleadas en el cálculo del índice, se tendrá el valor máximo y será igual al número de categorías taxonómicas empleadas. Si empleamos el género, la familia, el orden y la clase del huésped, el valor máximo del índice (considerando que todos los huéspedes pertenecen a distintos órdenes) es cuatro, y su valor mínimo es de uno (cuando todas las especies del huésped son congénicas o bien cuando se presentan en una sola especie de huésped). Además, también se genera un valor acerca de la heterogeneidad de huéspedes a los que puede parasitar una especie, es decir, su varianza. Es posible encontrar que dos especies de parásitos presenten el mismo valor de  $S_{TD}$  y que estos parásitos se hallen en huéspedes de diferentes categorías taxonómicas, por esto, se calcula también la varianza de este índice. Esta varianza es importante en la comparación de estos casos, donde dos especies de parásitos presentan un valor idéntico de  $S_{TD}$ , debido a que es capaz de valorar la diversidad de taxones empleados por el parásito, es decir, la heterogeneidad de huéspedes.

En el caso de que una especie de parásito se encuentre en siete especies de huéspedes, de distintos géneros pertenecientes a la misma familia y otra especie esté presente en siete huéspedes representando a tres familias distintas del mismo orden, entonces estos parásitos tendrán un valor de  $S_{TD}$  similar. Este valor no nos permite evaluar la diversidad de huéspedes presentes, sin embargo el valor calculado de  $VarS_{TD}$  si lo hace, puesto que su valor es superior en aquel parásito con una mayor heterogeneidad hospedatoria en términos taxonómicos.

El  $S_{TD}$  y la  $VarS_{TD}$  fueron computados en TaxoBiodiv2 (<http://www.otago.ac.nz/zoology/downloads/poulin/TaxoBiodiv2>); calculamos el  $S_{TD}$  para aquellas especies de parásitos que tienen 2 o más especies de huéspedes y para las especies con más de dos especies de huéspedes además del  $S_{TD}$ , también calculamos la  $VarS_{TD}$ , como fue propuesto por Poulin y Mouillot (2003). El arreglo taxonómico de los huéspedes usado, es el

propuesto por Nelson (2006). Para el cálculo se emplearon cinco niveles taxonómicos para los peces (Especie, Género, Familia, Orden, Clase).

## Resultados

Los estudios previos elaborados hasta el momento, permiten generalizar que las especies de helmintos de peces dulceacuícolas de México en su mayoría parasitan a miembros de una familia de peces. En este estudio nos enfocamos en aquellas especies de helmintos que resultaron específicas a las familias Ictaluridae y Heptapteridae (*Rhamdia guatemalensis*). Recordemos que los valores de  $S_{TD}$  se calculan en función de la diversidad de taxones que han sido registrados para cada especie de parásito; de esta manera podemos tener los valores de  $S_{TD}$  de 1 (específicos a un género de huéspedes), 2 (a una familia), 3 (a un orden), 4 (a una clase) o 5 (a un Phylum).

De las 89 especies de helmintos parásitos de siluriformes dulceacuícolas primarios de México empleadas en este estudio, 24 (poco mas del 26%, ver Figura 1a) tienen como huéspedes a especies de peces representantes de la misma familia, ya sea ictalúridos o *Rhamdia guatemalensis*. Estas 24 especies incluyen aquellos helmintos que obtuvieron un valor máximo de  $S_{TD}$  de 2 (ver Figuras 2 y 3). Esto quiere decir que poco mas de una cuarta parte de las especies de helmintos parásitos de ictalúridos y de *R. guatemalensis*, son específicas a sus respectivas familias de huéspedes, 11 parasitan a *R. guatemalensis* y 13 son parásitas de ictalúridos (ver Tabla 2). De las especies específicas, 23 especies resultaron ser helmintos en estadio adulto y solo una especie de helminto en estadio larval es específico a *R. guatemalensis* (ver Fig. 1b). Estas 23 especies de helmintos representan el 45% del total de especies en estadio adulto, es decir, casi la mitad son específicas a sus respectivas familias de huéspedes (ver Fig. 1c). Dentro de las especies que resultaron específicas a ictalúridos, los trematodos están representados con 4 especies, los monogéneos con 2, los cestodos con 4 y los nematodos con 3;

en cuanto a las especies de helmintos específicas a *Rhamdia guatemalensis* una es un trematodo, 3 monogéneos, 2 cestodos y 5 nemátodos (ver Figura 1 d).

Por otro lado, 67 especies de helmintos obtuvieron un valor de  $S_{TD}$  de tres o superior, es decir, no son específicas a ninguna familia de peces dulceacuícolas (incluyendo *R. guatemalensis* e ictalúridos). De las 67 especies mencionadas, 28 representan helmintos en estadio adulto y 39 a helmintos en estadio larvario; esto es igual a casi la mitad del número total de helmintos en estadio adulto en ambas familias de huéspedes (45%). En cuanto a grupos de helmintos dentro de las especies en estadio adulto que no resultaron específicas a ictalúridos o bien a *R. guatemalensis*, tenemos que los trematodos están representados con 18 especies, los cestodos con 7, los nemátodos con 12 y acantocéfalos con 2. A diferencia de los adultos, las larvas resultaron menos específicas a sus huéspedes, pues solo una especie de las 41 en total, resultó con un valor significativo de  $S_{TD}$ , para considerarla específica al nivel taxonómico de familia de huéspedes (ver Figura 2).

En cuanto a los valores de varianza, éstos fueron relativamente más altos en las especies que ocurren en siluriformes en estadio larvario, que en aquellas que ocurren en estadio adulto (ver Figuras 2 y 3).

Un hecho a considerar está en los registros empleados en el presente estudio, que no están identificados hasta la categoría de especie son: *Campechetrema* sp., *Microcotyle* sp., *Dichelyne* sp., *Polylekithum* sp., *Cotylogaster* sp., *Proteocephalus* sp., *Goezia* sp., *Hysterothylacium* sp., Capillaridae gen. sp., *Cucullanus* sp., *Spinitectus* sp., *Procamallanus* (S.) sp., *Rhabdochona* sp. y *Gyrodactylus* sp. Una vez identificadas las especies, pueden representar registros de especies nuevas o en su caso, adicionarse a aquellos previamente establecidos. En cualquier caso se modificaría el valor del índice de especificidad obtenido en este estudio.

## Discusión

Pérez-Ponce de León y Choudhury (2005) señalaron que la biodiversidad de helmintos en peces de agua dulce distribuidos en México está determinada por la historia y biogeografía de sus huéspedes. En su propuesta, señalaron que el linaje del huésped, principalmente al nivel taxonómico de familia, es un factor importante en la distribución de los parásitos y de esta manera, la mayoría de las familias de peces poseen una fauna de helmintos principal, resultado de una historia biogeográfica común con sus huéspedes.

En el presente estudio encontramos que un número importante de especies de helmintos parásitos de ocho especies de ictalúridos y *Rhamdia guatemalensis*, son específicas a sus respectivos grupos de huéspedes, que se caracterizan por pertenecer a la misma familia; 14 de ellas son exclusivamente encontradas en ictalúridos y 11 se encuentran solo en *R. guatemalensis* (ver Tabla 2). En el caso de los helmintos de *Rhamdia guatemalensis*, tenemos a los monogéneos *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi* y *Pavanelliella scaphiocotylus*, los nemátodos *Cucullanus mexicanus*, *Hysterothylacium cenotae*, *Neophilometroides caudatus*, *Paracapillaria rhamdiae*, *Pseudocapillaria yucatanensis*, al cestodo *Proteocephalus brooksi* y por último, al digéneo *Stunkardiella minima*. Además de ser específicas a esta especie de heptaptérido, algunas especies también comparten su distribución desde América Central hasta el sureste de México, formando parte de un componente biótico neotropical (ver Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). Los valores de especificidad hospedatoria obtenidos en este estudio, robustecen la propuesta generada a partir de la hipótesis de homología biogeográfica previa, de que *A. chavarriai*, *A. travassosi*, *C. mexicanus*, *H. cenotae*, *N. caudatus*, *P. rhamdiae*, *P. yucatanensis*, *P. brooksi* y *S. minima*, sean consideradas como parte de la fauna principal de helmintos de *R. guatemalensis*.



En cuanto a las especies de helmintos que resultaron ser específicas de ictalúridos tenemos a los trematodos *Alloglossidium corti*, *Megalogonia ictaluri*, y *Polylekithum* sp., los monogéneos *Ligictaluridus mirabilis* y *Microcotyle* sp., los cestodos *Corallobothrium fimbriatum*, *Megathylacoides giganteum*, *Megathylacoides lamothei* y *Chambriella peregrina* y por último a los nematodos *Camallanus oxycephallus*, *Dichelyne* sp. y *Spinitectus tabascoensis*. En cuanto a estas especies, *A. corti*, *C. fimbriatum*, *M. giganteum* y *M. lamothei*, son taxones que previamente fueron propuestos como parte de la fauna principal de ictalúridos (Rosas-Valdez et al., 2004; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005) y se han utilizado como elementos importantes dentro de la historia huésped-parásito en los estudios biogeográficos de ictalúridos y sus helmintos y además, son considerados como un componente biótico neártico (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005). A partir de los resultados de especificidad de este estudio y aunado a la concordancia con la distribución con sus huéspedes, se propone incluir a *M. ictaluri* y *S. tabascoensis*, como miembros de la fauna principal de ictalúridos.

Como se mencionó anteriormente, la correcta identificación (a nivel específico) de los taxones es un factor importante en el establecimiento de la especificidad hospedatoria; este hecho es evidenciado por algunas especies que obtuvieron valores de especificidad para un grupo de huéspedes, sin embargo, debido a que no están identificados al nivel taxonómico de especie, nos es imposible argumentar acerca de su inclusión en las faunas principales. Estos taxones son *Campechetrema* sp., *Microcotyle* sp. y *Dichelyne* sp., cuyos valores de  $S_{TD}$  indican que son específicos a ictalúridos, pero que preferimos definir si se incluyen en las faunas principales hasta dilucidar su identidad al nivel taxonómico de especie. Cuando la identificación es incierta, puede originar la obtención de valores de  $S_{TD}$  que en algunos casos pueden subestimar su especificidad. Tal es el caso particular de tres especies de helmintos asociadas a los ictalúridos, para ejemplificar esta aseveración:

El primero se refiere a *Phyllodistomum lacustri*; en México se han registrado 5 especies del género *Phyllodistomum*, tres de ellas en ambientes marinos y dos en dulceacuícolas (Pérez-Ponce de León et al., 2007). Entre éstas, *Ph. lacustri* ha sido registrada como miembro de la fauna principal de ictalúridos en México (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). Sin embargo, algunos autores han registrado esta especie como parásita de cíclidos en el sureste de México (ver Vidal-Martínez et al., 2001). La descripción e ilustraciones presentadas en dicho estudio no corresponden con *Ph. lacustri*. Con el fin de corroborar estas observaciones, se solicitaron ejemplares de *Phyllodistomum* recolectados en cíclidos de Tabasco (colección particular de Serapio López-Jiménez), mismos que corresponden en términos de morfología con aquellos registrados por Vidal-Martínez et al. (2001). Nuestras observaciones en estos ejemplares corroboran que no pertenecen a *Ph. lacustri*, poniendo en duda la conespecificidad de *Phyllodistomum* parásita de cíclidos con *Ph. lacustri*, como lo señalaron otros autores (Mendoza-Garfías y Pérez Ponce de León, 2005). De igual manera, existen otros registros de *Ph. lacustri* en los eleótridos *Guavina guavina* (Vidal-Martínez, 1995) y *Gobiomorus dormitor* (Campos-Pérez, 1992; Velásquez-Silvestre, 1994). Examinamos ejemplares depositados en la Colección Nacional de Helmintos (1523 y 1524) correspondientes con *Ph. lacustri* de *G. dormitor* (Campos-Pérez, 1992). Nuestras observaciones revelaron que estos ejemplares no corresponden a *Ph. lacustri*. Ésto pone en duda la identificación específica de los registros de Vidal-Martínez (1995) y Velásquez-Silvestre(1994) que corresponden también a huéspedes de la familia Eleotridae; sin embargo no existen ejemplares de referencia para corroborar su asignación específica. Estos registros de “*Ph. lacustri*” realizados en cíclidos y eleótridos en Tabasco y Veracruz, favorecen que el valor de  $S_{TD}$  sea mayor a 2 y por consecuencia determinan que *Ph. lacustri* pareciera no tener una especificidad hospedatoria. Si en efecto estos registros de

*Phyllodistomum* en cíclidos y eleótridos pertenecen a una especie distinta a *Ph. lacustri*, la especificidad de esta especie hacia ictalúridos quedaría totalmente corroborada.

El segundo caso es *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus*. Esta especie fue descrita originalmente por Caspeta-Mandujano et al. (1999), como parásita de tres huéspedes de diferentes familias en tres localidades distintas: *Agonostomus monticola* (Mugilidae), que fue designado como el huésped tipo, de la localidad La Maquina, Veracruz, *Cichlasoma beani* (Cichlidae) del Río Santiago, Nayarit e *Ictalurus balsanus* del Río Chontalcoatlán en Guerrero. Más tarde Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) señalaron que aparentemente existen diferencias entre los ejemplares recolectados en *Ictalurus balsanus* y *A. monticola*. Ante la falta de una revisión del estado taxonómico de estos organismos, al igual que en *Phyllodistomum lacustri*, estos registros de *D. (D.) mexicanus* representan una sola especie. Si se corrobora que en efecto, representan especies distintas, entonces el valor de dicho índice se modificará y al igual que *Ph. lacustri* resultará que aquella encontrada en ictalúridos es parte de su fauna principal. Además, recientemente Rosas-Valdez et al. (2007) discutieron la posibilidad de que *Dichelyne (D.) mexicanus* es morfológicamente similar a *D. robusta*, un parásito de ictalúridos en Texas, E. U. y es probable que estén cercanamente relacionadas.

Por último, en el género *Polylekithum* solo dos especies han sido consideradas como válidas y se registraron para ictalúridos en Norteamérica (Curran et al., 2006). *P. ictaluri* (Pearse, 1924) descrita como parásita de *Ameiurus nebulosus* e *Ictalurus punctatus* y *P. catahoulensis* Curran, Tkach y Overstreet, 2006 registrada como parásito de *I. furcatus* e *I. punctatus*. Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) registraron *Polylekithum* sp. como parásito de *I. furcatus* e *Ictalurus* sp. en dos localidades en México. Los rasgos morfológicos sugieren que representa una nueva especie. Sin embargo la escasez de ejemplares maduros no permitieron hacer una descripción del nuevo taxon. Existen dos escenarios posibles: que los ejemplares registrados

como *Polylekithum* sp. representen un nuevo taxon o que sean miembros de una especie descrita, en cualquier caso las tres especies *Polylekithum* estarían registradas para ictalúridos, por lo que su especificidad hacía miembros de esa familia de peces no se ve alterada en este caso y es parte de su fauna principal.

Los resultados aquí presentados robustecen, mediante datos cuantitativos, la hipótesis de la existencia de una fauna principal de helmintos en los peces dulceacuícolas de México y en particular del “juil” *Rhamdia guatemalensis* y de algunas especies la familia Ictaluridae. Recapitulando, en el caso de ictalúridos que se distribuyen en México, su fauna principal está compuesta por los digéneos *Megalogonia ictaluri* y *Alloglossidium corti*, el monogéneo *Ligictaluridus mirabilis*, los nematodos *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* y *Spinitectus tabascoensis* y los cestodos *Corallobothrium fimbriatum*, *Megathylacoides giganteum* y *M. lamothei*; por su parte, los monogéneos *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi* y *Pavanelliella scaphiocotylus*, los nematodos *Cucullanus mexicanus*, *Hysterothylacium cenotae*, *Neophilometroides caudatus*, *Paracapillaria rhamdiae*, *Pseudocapillaria yucatanensis*, el cestodo *Proteocephalus brooksi* y el digéneo *Stunkardiella minima*, forman parte de la fauna principal de *Rhamdia guatemalensis*. Todas las especies mencionadas anteriormente mostraron valores que indican especificidad hospedatoria a ictalúridos y a *R. guatemalensis*, respectivamente. Esta evidencia se adiciona a aquella previamente generada, donde se establece la presencia de ciertas especies de helmintos principales en las familias Goodeidae e Ictaluridae (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Mejía-Madrid et al. 2005), o en otros términos, específicos a la familias Cichlidae (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000). De esta manera, podemos señalar que ante la búsqueda de patrones y procesos que rigen la diversidad y biogeografía de los helmintos en peces dulceacuícolas de México, el reconocimiento y estudio de los grupos de helmintos principales es un elemento importante en el desarrollo de este programa de

investigación. La inclusión de las especies de helmintos principales en un contexto histórico esta claramente apoyada y ha permitido obtener hipótesis generadas por diferentes métodos de análisis de una asociación histórica entre Ictalúridos y sus respectivos asociados, así como entre *Rhamdia guatemalensis* y su fauna principal de helmintos (Rosas-Valdez et al., 2004, 2005, 2007).

Finalmente, podemos concluir que: 1) el cálculo de la especificidad hospedatoria (de acuerdo con Poulin y Mouillot, 2003) nos permite comparar la heterogeneidad en la diversidad de taxones que pueden parasitar diferentes especies de parásitos, 2) los valores obtenidos a partir del cálculo de la especificidad taxonómica y su varianza, nos indican que las larvas que parasitan a ictalúridos y *Rhamdia guatemalensis* en nuestro país, presentan una menor especificidad hospedatoria en comparación con los adultos; de esta forma, se apoya la postura de no utilizarlos en los estudios de asociaciones huéspedes-parásito, en un contexto biogeográfico (ver Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005; 2008) y 3) a partir del cálculo y comparación de los valores de especificidad hospedatoria de diferentes grupos de helmintos parásitos, podemos obtener evidencia de tipo cuantitativa aplicable al reconocimiento de las faunas principales de los peces dulceacuícolas, como ocurre en este estudio, en ictalúridos y en *R. guatemalensis*.

### **Agradecimientos**

Agradecemos a Luis García-Prieto, Instituto de Biología, UNAM, por permitirnos el acceso a literatura y ejemplares de la Colección Nacional de Helmintos, Serapio López-Jiménez el préstamo de ejemplares. R. R. V. agradece a CONACYT y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM), el apoyo en forma de una beca para realizar sus estudios de doctorado. Este estudio fue financiado por los proyectos IN220605 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) y 47233 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a cargo de G. P. P. L.

## Literatura citada

- Adamson, M. L., y J. N. Caira. 1994. Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology* 109 (Suppl.): S85–S95.
- Brooks, R. D. y McLennan, D. A. 1993. *Parascript: parasites and the language of evolution*, 430 pp. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Caira, J. N., K. Jensen, y K. E. Holsinger. 2003. On a new index of host specificity. *In* Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites, Vol. 1, C. Combes and J. Jourdane (eds.). Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan, France, p. 161–201.
- Campos-Pérez, J. J. 1992. Fauna helmintológica de la "guavina" *Gobiomorus dormitor* (Lacepede, 1800) en el Río Tecolutla, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Veracruz, México. 99 pp.
- Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F. y G. Salgado-Maldonado. 1999. Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Folia Parasitologica* 46:289–295.
- Choudhury, A. y T. Dick. 1998. Patterns and determinants of helminth communities in sturgeons (Chondrostei: Acipenseridae) with special reference to the lake sturgeon *Acipenser fulvescens*. *Canadian Journal of Zoology* 76: 330–349.
- Curran, Stephen S., Vasyl V. Tkach, and Robin M. Overstreet. 2006. A review of *Polylekithum* Arnold, 1934 and its familial affinities using morphological and molecular data, with description of *Polylekithum catahoulensis* sp. nov. *Acta Parasitologica* 51: 238-248.
- Dogiel V. A. 1964. *General parasitology*. Oliver and Boyd, London, U.K., 516 p. [English Translation of 3rd ed.].
- Garrido-Olvera, L., L. García-Prieto y G. Pérez.-Ponce de León. 2006. Checklist of the adult nematode parasites of fishes in freshwater localities from Mexico. *Zootaxa* 1201: 1-45

- Mejía-Madrid, H. H., O., Domínguez-Domínguez y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Adult Endohelminth Parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from México with Biogeographical Considerations. *Comparative Parasitology*: 72: 200–211.
- Mendoza-Garfias, B. y Pérez-Ponce de León, G. 2005. *Phyllodistomum centropomi* sp. nov. (Digenea: Gorgoderidae), a parasite of the fat snook *Centropomus parallelus* (Osteichthyes: Centropomidae) in the Papaloapan River at Tlacotalpan, Veracruz State, Mexico. *Zootaxa* 1056: 43–51.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. 3ra edición. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. y León-Règagnon, V. 1996. Listados faunísticos de México VI. Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 100 p.
- Pérez-Ponce de León, G. García-Prieto, L., V. León-Règagnon y A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Patzcuaro, Michoacan, Mexico. *Journal of Fish Biology* 57: 303–325.
- Pérez-Ponce de León, G. y A. Choudhury. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: Empirical evidences for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.
- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32: 645–659.
- Pérez-Ponce de León G., García-Prieto, L. y Berenit Mendoza-Garfias. 2007. Helminth parasites of wildlife vertebrates in Mexico I. Trematoda (Platyhelminthes). *Zootaxa* 1534: 1–247.

- Perryman, J. y A. Choudhury. 2003. *Spinitectus macrospinosus* n. sp. (nematoda: cystidicolidae) from the channel catfish *Ictalurus punctatus* in southern Manitoba and its distribution in other *Ictalurus* spp. *Journal of Parasitology* 89: 782–791.
- Poulin R. y D. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: A new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473–480.
- Poulin, R., y D. Mouillot. 2005. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology* 91: 511-514
- Price, P. W. 1980. Evolutionary biology of parasites. Monogr. Pop. Biol., Vol. 15. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 237 pp.
- Rhode, K. 1980. Host specificity indices of parasites and their application. *Experientia* 36: 1369–1371.
- Rhode, K. 1993. Ecology of Marine Parasites, 2nd Edn. CAB International, Wallingford, U.K.
- Rosas-Valdez, R., A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León, 2004. Phylogenetic analysis among the genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidae) using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology* 90: 1123-1127.
- Rosas-Valdez, R. y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Biogeografía histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en Norteamérica: Una hipótesis preliminar utilizando el método panbiogeográfico. Llorente, J., and J. J. Morrone (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias-CONABIO. pp.: 217-226.
- Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León. 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species composition and biogeographical affinities. *Comparative Parasitology* 74:204-210.



- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, En prensa.
- Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa* 1324: 1–357.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago. 376 p.
- Velázquez-Silvestre, M. G. 1994. Comparación de la fauna helmintológica de *Gobiomorus dormitor* (Lacepede: 1800) en tres localidades del Estado de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Jalapa, Veracruz, México, 92 pp.
- Vidal-Martínez, V. M. 1995. Process structuring the helminth communities of native cichlid fish from southern Mexico. Ph. D. thesis, University of Exeter, U. K. 164 pp.
- Vidal-Martínez, V. y Kennedy, C. 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. *In* *Metazoan parasites in the neotropics: a systematic study and ecological perspective*. Salgado- Maldonado, G., García-Aldrete, A. y V. Vidal-Martínez (eds). Instituto de Biología, UNAM, México. p. 164–174.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, L., Scholz, T., González-Solís, D. y E. Mendoza-Franco. 2001. *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Praha, 165 pp.

**Tabla 1.** Especies de helmintos parásitos de *Rhamdia guatemalensis* y de ictalúridos de México

<b>Adultos</b>									
Especies de Helmintos	<i>R. guatemalensis</i>	<i>A. melas</i>	<i>I. balsanus</i>	<i>I. dugesii</i>	<i>I. furcatus</i>	<i>I. punctatus</i>	<i>I. mexicanus</i>	<i>Ictalurus sp.</i>	<i>P. olivaris</i>
<b>Trematodos</b>									
<i>Stunkardiella minima</i>	*								
<i>Creptotrema agonostomi</i>			*						
<i>Crepidostomum ictaluri</i>		*				*			
<i>Cotylogaster sp.</i>					*				
<i>Prosthenhystera obesa</i>					*				
<i>Campechetrema sp.</i>						*			
<i>Genarchella isabellae</i>	*								
<i>Genarchella tropica</i>	*				*				
<i>Phyllodistomum centropomi</i>	*								
<i>Phyllodistomum lacustri</i>				*	*	*		*	
<i>Polylekithum</i>					*	*			
<i>Alloglossidium corti</i>				*		*			
<b>Monogéneos</b>									
<i>Ameloblastella chavarriai</i>	*								
<i>Aphanoblastella travassosi</i>	*								
<i>Ligictaluridus floridanus</i>					*	*			
<i>Ligictaluridus mirabilis</i>					*				
<i>Pavanelliella scaphiocotylus</i>	*								
<i>Gyrodactylus sp.</i>	*					*			
<i>Microcotyle sp.</i>					*				
<b>Cestodos</b>									

<i>Bothriocephalus pearsei</i>	*								
<i>Corallobothrium fimbriatum</i>			*	*	*	*			*
<i>Megathylacoides giganteum</i>				*		*		*	
<i>Megathylacoides lamothei</i>			*		*				
<i>Proteocephalus brooksi</i>	*								
<i>Proteocephalus</i> sp.				*	*				
<i>Chambriella peregrina</i>			*						
<b>Acantocéfalos</b>									
<i>Caballerorhynchus lamothei</i>	*								
<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	*				*				
<b>Nematodos</b>									
<i>Goezia nonipapillata</i>					*				
<i>Goezia</i> sp.				*		*			
<i>Hysterothylacium cenotae</i>	*								
<i>Hysterothylacium</i> sp.			*		*				
<i>Camallanus oxycephallus</i>					*	*			
<i>Procamallanus (S.) neocaballeroi</i>	*								
<i>Procamallanus (S.) pereirai</i>			*						
<i>Procamallanus (S.)</i> sp.					*				
<i>Paracapillaria rhamdiae</i>	*								
<i>Pseudocapillaria yucatanensis</i>	*								
<i>Dichelyne (D.) mexicanus</i>			*		*	*			*
<i>Dichelyne</i> sp.					*	*			
<i>Cucullanus (C.) caballeroi</i>	*								
<i>Cucullanus mexicanus</i>	*								
<i>Cucullanus</i> sp.					*		*		
<i>Capillaridae</i> gen. sp.					*				

<i>Raillietnema kritscheri</i>			*						
<i>Spinitectus tabascoensis</i>					*	*			
<i>Spinitectus</i> sp.					*	*			
<i>Neophilometroides caudatus</i>	*								
<i>Rhabdochona canadensis</i>			*						
<i>Rhabdochona kidderi</i>	*		*				*		
<i>Rhabdochona</i> sp.	*			*	*	*		*	
<b>Larvas</b>									
<b>Trematodos</b>									
“ <i>Diplostomulum</i> ”						*			
<i>Austrodiplostomum compactum</i>	*				*				
<i>Centrocestus formosanus</i>	*					*			
<i>Cladocystis trifolium</i>					*				
<i>Clinostomum complanatum</i>	*	*	*		*	*	*		
<i>Crocodicola pseudostoma</i>	*								
<i>Diplostomum</i> sp.	*				*	*			
<i>Hysteromorpha triloba</i>	*				*				
<i>Oligogonotylus manteri</i>	*								
<i>Perezitrema bychowskyi</i>	*								
<i>Posthodiplostomum minimum</i>							*		
<i>Posthodiplostomum</i> sp.	*				*				
<i>Proterodiplostomidae</i> gen. sp.	*				*				
<i>Stunkardiella minima</i>	*								
<i>Tabascotrema verai</i>	*								
<i>Tylodelphys</i> sp.	*				*				
<i>Uvulifer ambloplitis</i>	*								
<i>Uvulifer</i> sp.	*								

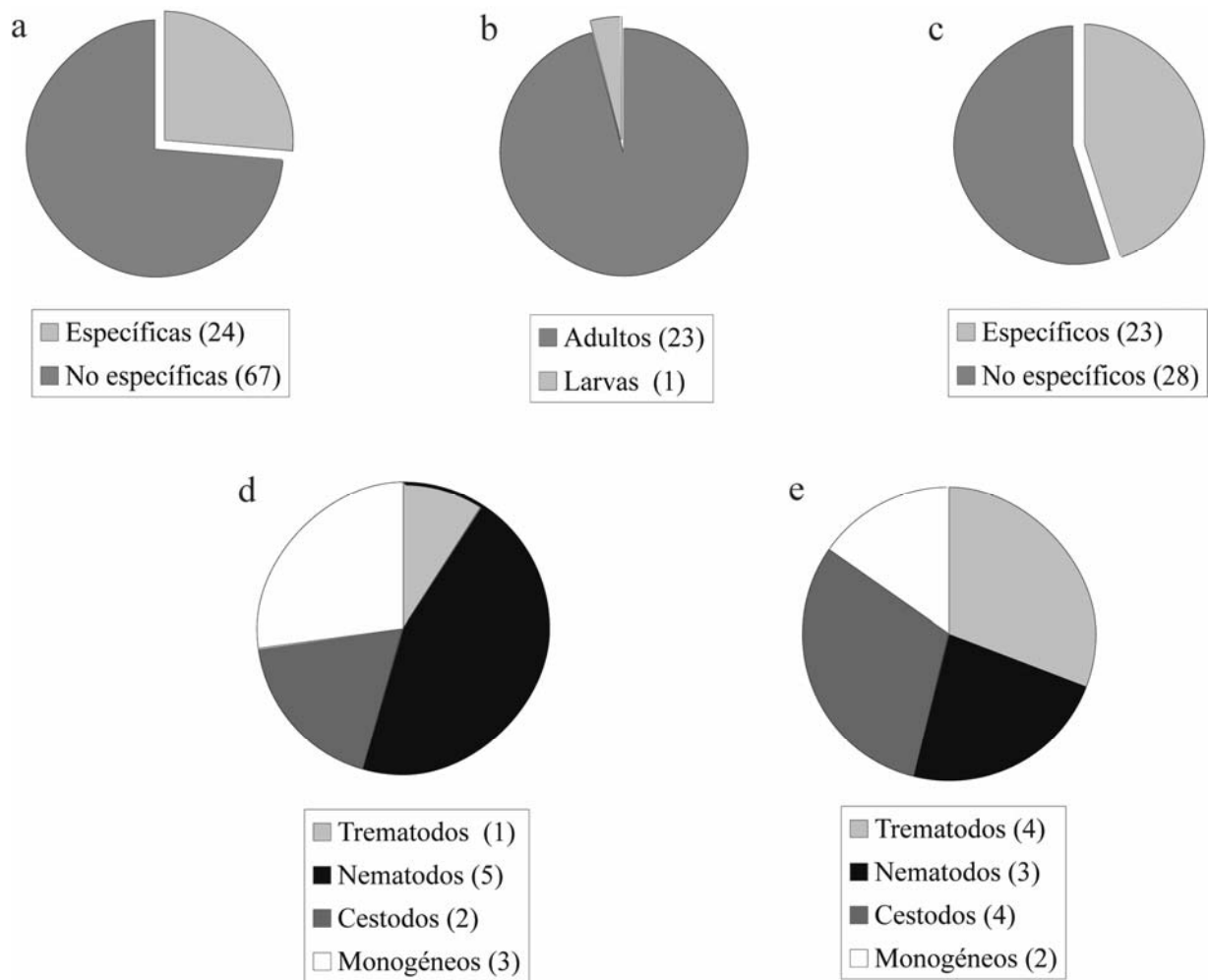
<b>Cestodos</b>									
<i>Dendrouterina papillifera</i>	*								
<i>Dendrouterina pilherodiae</i>	*								
<i>Dilepididae</i> gen. sp.	*								
<i>Proteocephalus brooksi</i>	*								
<i>Tetrabothriidae</i> , gen sp.	*								
<i>Valipora campylancristrota</i>	*								
<i>Valipora minuta</i>	*								
<i>Valipora mutabilis</i>	*								
<b>Nematodos</b>									
<i>Acuariidae</i> gen. sp.	*								
<i>Contracaecum</i> sp.	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Eustrongylides</i> sp.	*		*	*					
<i>Falcaustra</i> sp.	*								
<i>Gnathostoma binucleatum</i>	*				*				
<i>Gnathostoma</i> sp.	*				*				
<i>Goezia</i> sp.									
<i>Hysterothylacium</i> sp.					*				
<i>Physocephalus sexalatus</i>	*		*						
<i>Procamallanus</i> sp.	*								
<i>Serpinema trispinosum</i>	*								
<i>Spiroxys</i> sp.					*				
<b>Acantocéfalos</b>									
<i>Polymorphus brevis</i>	*			*					
<i>Polymorphus</i> sp.	*								

**Tabla 2.** Especies de helmintos específicas a ictalúridos y *R. guatemalensis*, de acuerdo con los valores de S<sub>TD</sub>.

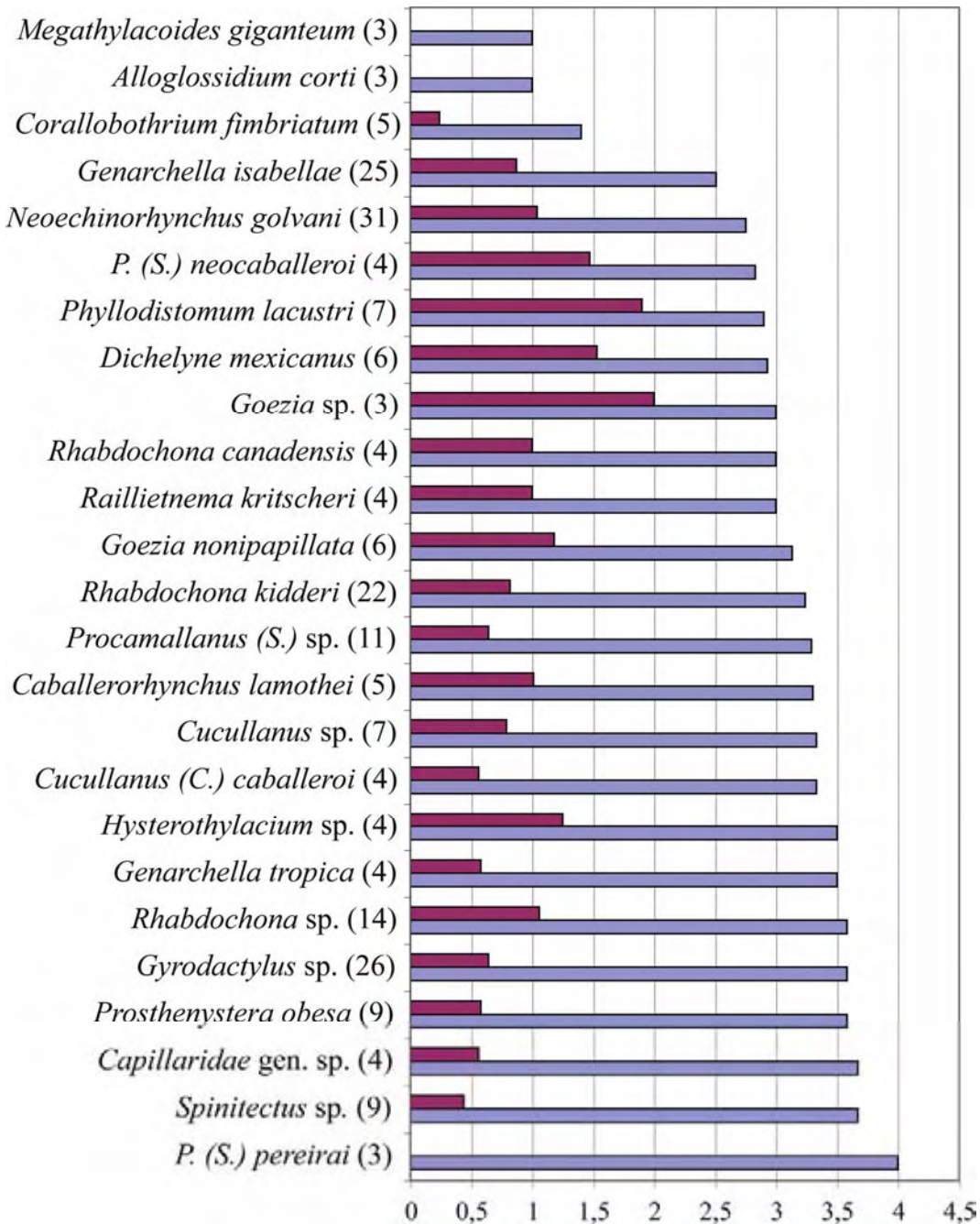
Especies de Helmintos	Huésped(es)	STD
Tremátodos		
<i>Alloglossidium corti</i>	<i>Ictalurus punctatus</i> e <i>I. dugesii</i>	1
<i>Campechetrema</i> sp.	<i>I. punctatus</i>	1
<i>Megalogonia ictaluri</i>	<i>I. punctatus</i> y <i>Ameiurus melas</i>	2
<i>Polylekithum</i> sp.	<i>Ictalurus furcatus</i> e <i>I. punctatus</i>	1
<i>Stunkardiella minima</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	1
Monogéneos		
<i>Ameloblastella chavarriai</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Aphanoblastella travassosi</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Ligictaluridus mirabilis</i>	<i>I. furcatus</i>	1
<i>Microcotyle</i> sp.	<i>I. furcatus</i>	1
<i>Pavanelliella scaphiocotylus</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
Cestodos		
<i>Corallobothrium fimbriatum</i>	<i>I. dugesii</i> , <i>I. furcatus</i> , <i>I. punctatus</i> y <i>Pyloodictis olivaris</i>	1.4
<i>Megathylacoides giganteum</i>	<i>I. dugesii</i> , <i>I. furcatus</i> , <i>I. punctatus</i> , e <i>Ictalurus</i> sp.	1
<i>Megathylacoides lamothei</i>	<i>I. furcatus</i> e <i>Ictalurus balsanus</i>	1
<i>Proteocephalus brooksi</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
Tetrabothriidae, gen. sp.*	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Chambriella peregrina</i>	<i>I. balsanus</i>	1
Nematodos		
<i>Camallanus oxycephallus</i>	<i>I. furcatus</i> e <i>I. punctatus</i>	1
<i>Cucullanus mexicanus</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Dichelyne</i> sp.	<i>I. furcatus</i> e <i>I. punctatus</i>	1
<i>Hysterothylacium cenotae</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Neophilometroides caudatus</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Paracapillaria rhamdiae</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Pseudocapillaria yucatanensis</i>	<i>R. guatemalensis</i>	1
<i>Spinitectus tabascoensis</i>	<i>I. furcatus</i> e <i>I. punctatus</i>	1

\* Esta representa la única especie en estadio larval específica a *R. guatemalensis*.

**Figura 1.** Diagramas representando las proporciones de especies de helmintos: a) Adultos y larvas específicas a una familia de huéspedes, b) en estadio adulto, específicas a una familia de huéspedes, c) adultos y larvas del total de aquellas específicas a una familia de huéspedes d) por grupo de helminto, específicas a *Rhamdia guatemalensis* y e) por grupo de helminto, específicas a ictalúridos.

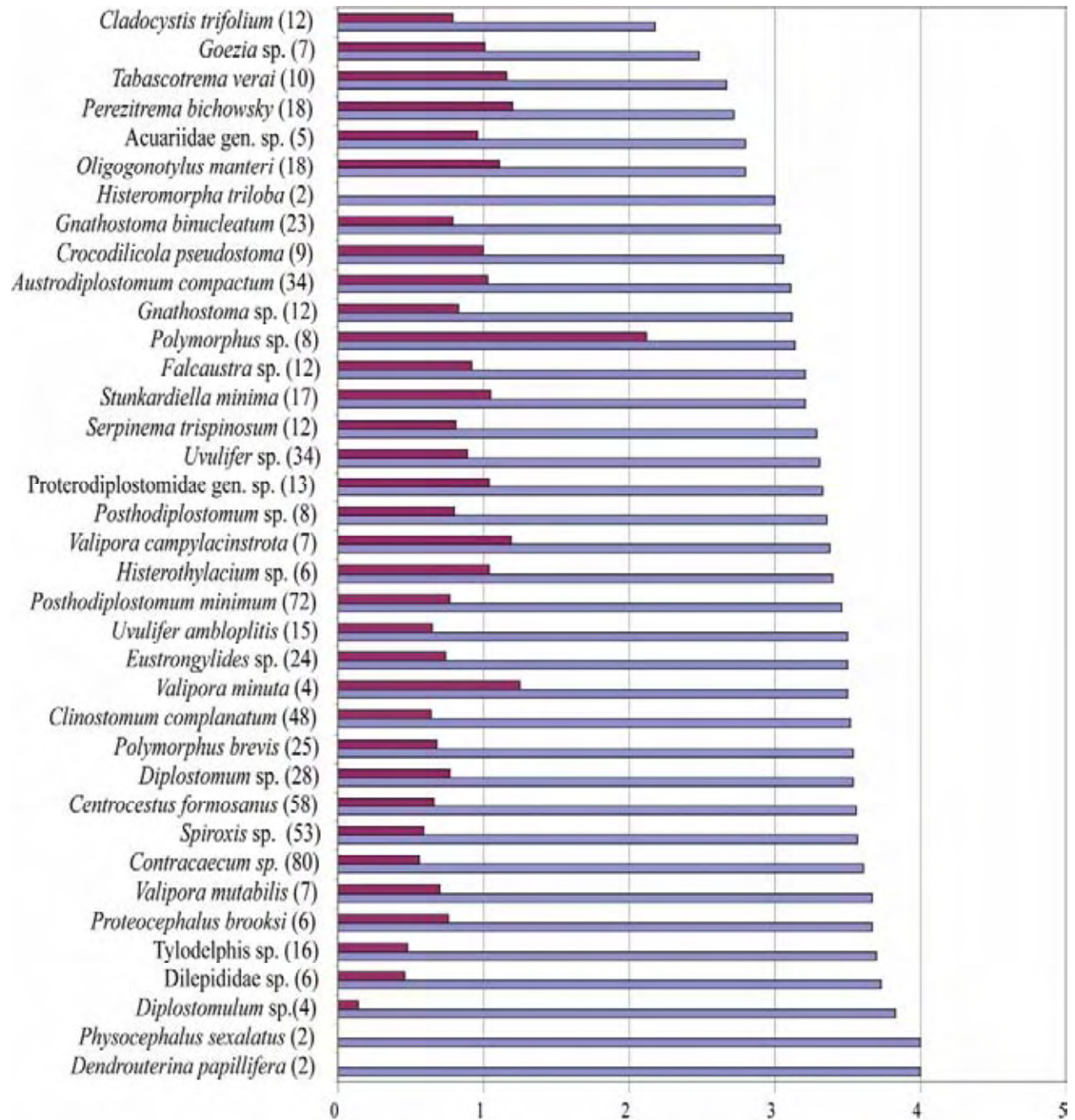


**Figura 2.** Valores de  $S_{TD}$  y la  $VarS_{TD}$  para las especies de Helmintos parásitas en estadio adulto en ictalúridos y *Rhamdia guatemalensis* en México. Entre paréntesis se indica el número de huéspedes a los que parasita.





**Figura 3.** Valores de  $S_{TD}$  y la  $VarS_{TD}$  para las especies de helmintos parásitas en estadio larval en ictalúridos y *Rhamdia guatemalensis* en México. Entre paréntesis se indica el número de huéspedes a los que parasita.



### CAPÍTULO 3

**Estudio comparativo de los helmintos parásitos de *Ictalurus furcatus* (Valenciennes, 1840) y de *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864) (Siluriformes) en México.**

## Introducción

De acuerdo con Miller et al. (2005), la diversidad de Siluriformes dulceacuícolas primarios de México incluye a representantes de las familias Ictaluridae, Heptapteridae y Lacantunidae. La familia Ictaluridae representa el único taxon de siluriformes endémico de Norteamérica; su distribución incluye desde ríos y lagos al sur de Canadá, hasta algunos ríos en América Central. De las siete especies del género *Ictalurus* distribuidos en México, el “bagre azul” *Ictalurus furcatus* (Lesueur, 1840) es la que tiene una distribución más amplia. Esta especie se distribuye en nuestro país, desde el norte de México, en el Río Bravo, hasta el sureste en el Río Usumacinta (Fig. 1). Por otro lado, Heptapteridae representa una familia de bagres dulceacuícolas que habitan América del Sur y su distribución se extiende al norte hasta la región central de México, en el estado de Veracruz (Fig. 1). En México, esta familia está representada por 6 especies del género *Rhamdia*; una de ellas, *R. guatemalensis*, es la especie que se distribuye con una mayor amplitud en nuestro país, desde el Río Usumacinta en Chiapas, hasta el Río Chachalacas en Veracruz. La distribución de estas especies de siluriformes tiene una zona de solapamiento o simpatria (ver Fig.1) que incluye las cuencas de los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos, Grijalva y Usumacinta. Estas cuencas hidrológicas están dentro de la provincia biogeográfica Golfo de México, que corresponde al componente biótico neotropical (Morrone, 2005).

Hipótesis previas sobre los patrones biogeográficos de helmintos parásitos de peces de agua dulce en México (Pérez Ponce de León y Choudhury, 2005) estos autores señalan que los helmintos parásitos de los peces de agua dulce de nuestro país se circunscriben a grupos monofiléticos de huéspedes, principalmente en la categoría de familia y también que en áreas en donde ocurren peces de distintas familias en simpatria, existirá muy poco o un nulo intercambio de parásitos entre éstas. Bajo esta perspectiva, *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* representan a dos familias de peces dulceacuícolas, miembros de componentes bióticos distintos

(Neártico y Neotropical respectivamente) y que a lo largo de su intervalo de distribución en nuestro país, pueden coexistir en simpatria en algunas localidades. Desde el punto de vista helmintológico, el hecho de que estas dos especies de huéspedes presenten zonas de simpatria, permite comparar sus respectivas composiciones taxonómicas de helmintos, lo que abre la posibilidad de explorar en el mismo sistema parásito-hospedero en mayor detalle, hipótesis biogeográficas tan sólo analizando si estos peces comparten especies de helmintos o mantienen sus propias faunas principales. Este planteamiento implica poner a prueba dos de las predicciones generadas por Pérez-Ponce de León y Choudhury (2005), una que señala que: “la fauna helmintológica se circunscribe a grupos monofiléticos de huéspedes, generalmente a nivel de familia y la otra que postula que en zonas donde ocurren peces de diferentes familias, los huéspedes estarán parasitados por helmintos característicos y habrá un intercambio limitado de helmintos entre los huéspedes”.

Por todo lo anterior, este sistema parásito-hospedero es ideal para explorar estas hipótesis biogeográficas. En términos generales, México es considerado como una zona en donde convergen las regiones Neártica y Neotropical, existiendo una zona de transición entre éstas cuyos límites en ocasiones son distintos considerando diferentes elementos faunísticos o florísticos (Halffter, 1987; Marshall y Liebherr, 2003; Pérez-Ponce de León, 2003; Morrone 2005). En cuanto a helmintos se refiere, estudios previos han empleado datos empíricos y en algunos casos diferentes métodos de análisis para dilucidar si es el componente biótico Neotropical o bien el Neártico, es el que predomina en ciertas regiones del país (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000 [análisis de conglomerados]; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002 [evidencia empírica]; Aguilar-Aguilar et al. 2003 y 2005 [Análisis de parsimonia de endemismos]; Mejía-Madrid et al. 2005 [evidencia empírica]; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005 y 2008 [panbiogeografía]; Rosas-Valdez et al., 2007 [evidencia empírica]). Sin embargo, a la fecha no

se ha demostrado la existencia de una zona de transición tomando en consideración, como elementos bióticos, a los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de México..

Como antecedente, empleando la información generada para helmintos parásitos de distintos grupos de vertebrados acuáticos, Pérez-Ponce de León (2003) evaluó la hipótesis de que la región denominada como la Mesa Central de México (=provincia biótica Eje Volcánico Transmexicano *sensu* Morrone, 2005) constituye una zona de transición, como había sido propuesto para otros grupos de organismos (ver Marshall y Liebherr, 2000). Los resultados de este estudio indicaron que dicha región no constituye una zona de transición para dichos helmintos y que los elementos bióticos de ésta corresponden a un componente neártico. Por otra parte, mediante un análisis panbiogeográfico, Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) argumentaron que la región demarcada al norte por el Río Papaloapan y al sur por el sistema Grijalva-Usumacinta, representan un nodo que sitúa la zona de convergencia de dos componentes bióticos. Dicho de otro modo, el nodo encontrado representa una zona de transición para dichos grupos de helmintos (ver predicciones en Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2005).

Con base en todo lo anterior, se diseñó un programa de muestreo y recopilación de datos con el objeto de obtener información que permitiera comparar los helmintos parásitos de dos especies de huéspedes pertenecientes a dos componentes bióticos diferentes, pero que tienen una zona de simpatria, para evaluar las siguientes dos hipótesis: 1) las faunas parasitarias principales de los peces dulceacuícolas persisten en áreas de transición (de los huéspedes) existiendo un nulo o limitado intercambio entre éstos, y 2) la zona de simpatria representa una zona de transición para estos grupos de helmintos y sus huéspedes.

## **Material y métodos**

A partir del listado de helmintos parásitos de los siluriformes dulceacuícolas primarios, generado por Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008), se obtuvieron los registros

helminológicos para *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* que se muestran en la Tabla 1 y que proceden de muestreos que se realizaron entre los meses de septiembre del 2002 y diciembre del 2006 en diferentes localidades de la República Mexicana (Fig. 1) y de literatura disponible a la fecha. Esta lista de especies considera a los helmintos tanto en estadio larvario como adulto y a partir de ésta se detectaron las especies compartidas entre ambos huéspedes a través de la elaboración de diagramas de Venn. En este caso particular se consideraron también los estadios larvarios, tan solo con el objeto de comparar el conjunto de elementos de la fauna helminológica de ambos huéspedes y explorar la posibilidad de que incluso a nivel larvario existiera algún grado de preferencia hospedatoria.

Posteriormente se realizó un análisis de similitud; para este análisis se elaboraron dos matrices de datos con diferente estructura para valorar la similitud de los registros de helmintos entre las cuencas hidrológicas por especie de huésped y entre cuencas hidrológicas con los registros de helmintos de ambos huéspedes en conjunto (ver Tabla 2).

Las dos matrices se analizaron bajo el mismo procedimiento. Para cada matriz de datos se computó una matriz de similitud de las unidades de estudio a distintos niveles (sitio de colecta y cuenca hidrológica) mediante el coeficiente de asociación de Jaccard. Este coeficiente se eligió por el hecho de que pondera la similitud debida a la presencia de especies compartidas entre unidades, en función de las especies totales y excluye las ausencias de especies. El análisis de agrupamiento se realizó por el método UPGMA. Para calcular las matrices de similitud y su respectivo análisis de agrupamiento se empleó el programa NTSYS 2.02 (Rohlf, 1997).

## **Resultados**

A partir de los registros de la Tabla 1, se generaron los diagramas de las Figuras 2 y 3. En el caso de los helmintos en estadio adulto (Fig. 2), sólo tres especies son compartidas por ambas especies de peces: *Genarchella tropica*, *Neoechynorhynchus golvani* y *Rhabdochona* sp. En el

caso de los helmintos en estadio larvario (Fig. 3) se observa que el número se incrementa a ocho especies: *Austrodiplostomum compactum*, *Clinostomum complanatum*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum* sp., *Proterodiplostomidae* gen. sp., *Contraecaecum* sp., *Gnathostoma binucleatum* y *Gnathostoma* sp.

En cuanto al análisis de similitud, se reconocieron dos grupos (Fig. 4). Cada uno corresponde a las cuencas hidrológicas donde se han registrado helmintos para *Ictalurus furcatus* o para *Rhamdia guatemalensis*. Mientras que para el análisis de similitud de la matriz 2 (Fig. 5), se observa que las cuencas donde ambas especies de peces ocurren independientemente presentan los valores más bajos de similitud, mientras que aquellas donde se encuentran en simpatria (la provincia Golfo de México) son más parecidas entre sí. Sólo los Pantanos de Centla no corresponden con este patrón.

## **Discusión**

### *Intercambio de helmintos entre huéspedes*

La predicción de que las faunas parasitarias principales de peces dulceacuícolas persisten en áreas de transición compartiendo huéspedes de manera limitada se cumple de acuerdo a los resultados obtenidos a partir de la comparación cualitativa de las especies de helmintos parásitas de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*. Se puede observar que de la lista de especies de helmintos en estadio adulto que parasitan a ambos huéspedes, solo tres son compartidas: *Genarchella tropica*, *Neoechynorhynchus golvani* y *Rhabdochona* sp. El valor de especificidad hospedatoria para estas especies es de 3.5, 2.75 y 3.6, respectivamente (ver Capítulo 2). Esto indica que estos taxones no son específicos a ninguna familia de huéspedes por lo que se hallan parasitando no solo a peces de distintas familias sino de distintos órdenes en diferentes localidades en México. Aunado a estos valores de especificidad, es posible que una de las tres especies compartidas, el nematodo *Rhabdochona* sp. corresponda a dos especies de acuerdo a los

huéspedes a los que parasita, lo que no pudo ser corroborado por la carencia de material depositado en una colección parasitológica o bien por el hecho de haberse recolectado únicamente hembras en los huéspedes. Algunos grupos de peces dulceacuícolas se encuentran parasitados por especies de *Rhabdochona* que son específicas a sus huéspedes, tal es el caso de *R. lichtenfelsi*, *R. mexicana* o *R. guerreroensis* (ver Mejía-Madrid et al., 2005 y Garrido-Olvera, 2006 ). Para el caso de los helmintos en estadio larvario, *Austrodiplostomum compactum*, *Clinostomum complanatum*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum* sp., *Proterodiplostomidae* gen. sp., *Contracaecum* sp., *Gnathostoma binucleatum* y *Gnathostoma* sp., los valores de especificidad son de 3.2, 3.5, 3.8, 3, 3.4, 3.3, 3.6, 3.2 y 3.1, respectivamente. En todos los casos, estas larvas son generalistas y parasitan a peces de diferentes órdenes a lo largo del país; es decir, no tienen una especificidad hospedatoria. En algunos casos, como en las larvas de *C. formosanus*, *C. complanatum*, *D. (Austrodiplostomum) compactum*, *Contracaecum* sp. y *Gnathostoma binucleatum*, son incluso parásitos de entre 7 y 18 familias de peces dulceacuícolas (Salgado Maldonado, 2006; Pérez-Ponce de León et al. 2007). La baja especificidad hospedatoria de estas especies compartidas entre los huéspedes analizados, confirma que el intercambio de helmintos tanto en adultos como en larvas, ocurre en especies de helmintos que tienen una especificidad hospedatoria baja, mismas que son susceptibles de parasitar especies de peces pertenecientes a familias distintas, e inclusive órdenes distintos. Esto es una situación peculiar, considerando que la diversidad de especies de helmintos de peces dulceacuícolas se calcula en poco más de 170 especies de helmintos (Salgado-Maldonado, 2006); pocas especies de helmintos parasitan a huéspedes de diferentes familias. Ejemplo de esto son *Capillaria cyprinodonticola* y *Neoechynorhynchus golvani* parásitos de peces representantes de cuatro familias y las especies *Genarchella isabellae*, *G. tropica*, *Goezia nonipapillata*, *Procamallanus neocaballeroi*, *Prosthenhystera obesa* y *Pseudocapillaria tomentosa* que se han registrado en peces de 3



familias diferentes cada una (ver Salgado-Maldonado, 2006 y Pérez-Ponce de León et al. 2007). Estas especies poco específicas o generalistas, representan menos del 1% del total.

En la Tabla 3 se muestran las localidades donde se han realizado registros helmintológicos donde ambas especies de peces ocurren en simpatria. Solo tres especies de helmintos se comparten en tres localidades: *Austrodiplostomum compactum* en la Presa Chicoasén, Chiapas, *Clinostomum complanatum* en la Presa Temascal, Oaxaca y *Contracaecum* sp. en Río Carrizal (Tabasco), Presa Chicoasén (Chiapas) y en la Presa Temascal (Oaxaca). El resto de los helmintos se hallan ya sea en el “bagre azul” *Ictalurus furcatus* o en el “juil” *Rhamdia guatemalensis*, pero nunca en ambos, dentro de una misma localidad. Cabe destacar que esto no es un artefacto de muestreo, pues en las localidades referidas líneas arriba, el número de bagres revisado para cada especie, por localidad fluctúa entre 15 y 32 individuos. En resumen, aunque existen especies de helmintos que se comparten entre ambas especies de huéspedes, estos parásitos poseen una baja especificidad hospedatoria y por consecuencia los podemos considerar accidentales. Esto es corroborado por los registros de esas especies de helmintos, en localidades y huéspedes diferentes (inclusive donde no habitan *I. furcatus* y *R. guatemalensis*). De la misma manera, emplear las especies de helmintos en estadio larvario, también resulta poco informativo desde el punto de vista comparativo, por lo cual no es recomendable su uso, como ha sido señalado en estudios biogeográficos previos (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2005; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005, 2008).

El intercambio de helmintos entre peces dulceacuícolas en México ha sido poco documentado, el cestodo *Bothriocephalus acheilognathi* es de los pocos ejemplos de este fenómeno de intercambio. *Bothriocephalus acheilognathi* fue introducido a nuestro país con la importación de algunos ciprínidos, entre estos la carpa común. De esta manera, la introducción de ciprínidos en diferentes cuerpos de agua de México ha sido la vía de dispersión para esta especie

de helminto, mismo que ha logrado establecerse aún en zonas donde su “huésped original” ya no está presente (obs pers.). Este parásito se halla en un número elevado de especies nativas e incluso endémicas, pertenecientes a grupos de peces de diferentes órdenes. El establecimiento de *B. acheilognathi*, es un claro ejemplo del cambio de huésped por parte de un parásito. Sin embargo nuestros resultados demuestran que las especies de helmintos principales tanto de *Ictalurus furcatus*, como de *Rhamdia guatemalensis*, sólo están presentes en una zona, cuando el respectivo huésped asociado también.

#### *La provincia biogeográfica Golfo de México como zona de Transición*

Algunas provincias biogeográficas de México representan una zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical. Los siluriformes *I. furcatus* y *R. guatemalensis* son dos especies que se distribuyen en México y que representan precisamente a estas regiones biogeográficas. De acuerdo con la regionalización propuesta por Morrone (2005), la distribución natural de *I. furcatus* incluye las provincias de Tamaulipas y Golfo de México, mientras que la distribución de *R. guatemalensis* incluye las provincias del Golfo de México, de Yucatán y de Chiapas. La zona de simpatria de estas especies de peces ocurre en la provincia Golfo de México que ha sido situada dentro de la Región Neotropical por diferentes autores (ver Morrone, 2005). En estudios previos, para el caso de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas, la región que representa ésta provincia es considerada dentro de la Región Neotropical (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguilar-Aguilar et al. 2003 y 2005); sin embargo Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) la señalan como una zona de convergencia de biotas por representar un nodo entre dos trazos generalizados a partir de un análisis panbiogeográfico. Los resultados del análisis de conglomerados aquí expuestos, ratifican que para estos dos grupos de peces de distinto origen (Neártico y Neotropical respectivamente), esta región puede considerarse como una zona de transición dado que cada grupo de peces mantiene su propia composición de especies de

helminchos. En la Figura 4 observamos que aunque ambas especies de huéspedes se distribuyen en las cuencas de los ríos Papaloapan, Grijalva, Usumacinta y Tonalá, el agrupamiento de similitud ocurre en dos grupos, por especie de huésped.

Únicamente dos especies de peces dulceacuícolas de origen neártico (*I. furcatus* e *Ictiobus meridionalis*) extienden su intervalo de distribución hasta esta región y es interesante resaltar que *Ictalurus furcatus* mantiene su identidad Neártica en cuanto a helmintos se refiere. Los helmintos *Polylekithum* sp., *Ligictaluridus floridanus*, *L. mirabilis*, *Megathylacoides lamothei* y *Dichelyne (D.) mexicanus*, son especies que claramente pertenecen al componente biótico neártico junto con *Ictalurus* spp. (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). La distribución de estas especies en la Provincia Golfo de México, coincide con la presencia de *Genarchella tropica*, *Stunkardiella minima*, *Ameloblastella chavarriai*, *Aphanoblastella travassosi* y *Proteocephalus brooksi*, que son representantes del componente biótico neotropical y están asociadas al “juil” *R. guatemalensis*.

Por último, al realizar un análisis de similitud agrupando las cuencas hidrológicas sin separar los registros por especie de huésped (Fig. 5), se observa que las cuencas hidrológicas donde se distribuye *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* de manera independiente o alopatrica (Península de Yucatán y Río Bravo), son aquellas que presentan el valor de similitud más bajo, confirmando que se componen de especies diferentes. Por otro lado, las cuencas de los ríos Papaloapan, Grijalva, Usumacinta y Tonalá muestran mayor valor de similitud, reflejo de su parecido en cuanto a su composición taxonómica de helmintos. Solo los pantanos de Centla no corresponden con este patrón, pues en el fenograma se observa que ésta zona se agrupa con la península de Yucatán. Sin embargo al revisar los datos de manera puntual, encontramos que la mayor cantidad de registros helmintológicos corresponden a *R. guatemalensis*, y dada su composición resulta con un valor alto de similitud con la península de Yucatán. Este

agrupamiento resulta de un artefacto de muestreo por el registro asimétrico en cuanto a especies parásitas de ambas especies de huéspedes (ocho para *R. guatemalensis* y solo tres para *I. furcatus*). Dada la composición de helmintos parásitos de siluriformes dulceacuícolas primarios y sus huéspedes en la provincia Golfo de México, consideramos que esta provincia representa una zona de transición para estos organismos (huéspedes y helmintos), aún cuando en la mayoría de los estudios se reconoce como un elemento de la región Neotropical (ver Morrone, 2005). Consideramos que ésta disparidad en cuanto a la afinidad biogeográfica de distintas regiones del país, depende del grupo de organismos que se estudien y es un reflejo de la complejidad histórica y ecológica de la biodiversidad de México. Aguilar-Aguilar et al. (2003 y 2006) elaboraron un análisis de parsimonia de endemismos, donde la mayoría de los grupos de helmintos corresponden a parásitos de peces de origen neotropical, por lo que sus resultados claramente reflejan su composición y afinidad a esta región. La hipótesis de la provincia Golfo de México como zona de transición, puede ser corroborada incluyendo en el análisis otros grupos de peces dulceacuícolas y helmintos que los parasitan, tales como los cíclidos y carácidos de afinidad neotropical y los catostómidos que tienen afinidad neártica, cuyas zonas de distribución también se sobrelapan en la vertiente del Golfo de México.

### **Agradecimientos**

R. R. V. agradece a CONACYT y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM), el apoyo en forma de una beca para realizar sus estudios de doctorado. Este proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM IN220605 e IN209608) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 47233) a G. P. P. L.

## Literatura citada

- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado. 2003. Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina, A. Martínez-Aquino, G. Salgado-Maldonado y A. González-Zamora. 2005. Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 227-239.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Marshall, C. J. y Liebherr, J. K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203–216.
- Mejía-Madrid, H., Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-Ponce de León, G. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Mexico with some biogeographical considerations. *Comparative Parasitology*, 72, 200–211.
- Miller, R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. *Freshwater Fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. Chicago. 490 p.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.

- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in México: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.
- Pérez-Ponce de León, G. 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of México: insights from host–parasite systems. *Journal of Parasitology* 89 (Suppl.): S126–S133.
- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhoury, A. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32: 645-659.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfías. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. Magnolia Press, New Zealand. p. *Zootaxa* 1534: 1-247.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYSpc, Version 2.02. Exeter Software: Applied Biostatistics Inc., New York.
- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León G. 2005. Biogeografía Histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: Una hipótesis preliminar empleando el método Panbiogeográfico. p 217-226. In: Regionalización biogeográfica en Iberoamerica y tópicos afines. Eds. Llorente Bousquets y Morrone J. J. CYTED-UNAM-CONABIO.
- Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury and G. Pérez-Ponce de León. 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species composition and biogeographical affinities. *Comparative Parasitology* 74: 204-210.
- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una

hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En prensa.

Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa* 1324: 1-357.

Vidal-Martínez, V. M. y C. R. Kennedy. 2000. Zoogeographic determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. *In* Salgado-Maldonado, G., A. N. García Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (eds.). *Metazoan parasites in the Neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. p. 227-290.

Tabla 1. Especies de helmintos parásitos de *Rhambdia guatemalensis* (**Rg**) e *Ictalurus furcatus* (**If**) en México. El asterisco indica presencia en el huésped.

<b>Especies</b>	<b>Rg</b>	<b>If</b>		*	*
			<i>Proterodiplostomidae</i> gen. sp. (L)	*	*
<b>Trematodos</b>			<i>Stunkardiella minima</i> (L)	*	
<i>Cotylogaster</i> sp. (A)	*		<i>Tabascotrema verai</i> (L)	*	
<i>Genarchella isabellae</i> (A)	*		<i>Uvulifer ambloplitis</i> (L)	*	
<i>Genarchella tropica</i> (A)	*	*	<i>Uvulifer</i> sp. (L)	*	
<i>Phyllodistomum centropomi</i> (A)	*		<i>Thylodelphis</i> (L)	*	*
<i>Phyllodistomum lacustri</i> (A)	*		<b>Monogéneos</b>		
<i>Polylekithum</i> sp. (A)	*		<i>Ameloblastella chavarriai</i> (L)	*	
<i>Prosthenhystera obesa</i> (A)	*		<i>Aphanoblastella travassosi</i> (L)	*	
<i>Stunkardiella minima</i> (A)	*		<i>Gyrodactylus</i> sp. (L)	*	
<i>Austrodiplostomum compactum</i> (L)	*	*	<i>Ligictaluridus floridanus</i> (L)		*
<i>Centrocestus formosanus</i> (L)	*		<i>Ligictaluridus mirabilis</i> (L)		*
<i>Cladocystis trifolium</i> (L)	*		<i>Microcotyle</i> sp. (L)		*
<i>Clinostomum complanatum</i> (L)	*	*	<i>Pavanelliella scaphiocotylus</i> (L)	*	
<i>Crocodilicola pseudostoma</i> (L)	*		<b>Cestodos</b>		
<i>Diplostomum</i> sp. (L)	*	*	<i>Bothriocephalus pearsei</i> (A)	*	
<i>Hysteromorpha triloba</i> (L)	*	*	<i>Corallobothrium fimbriatum</i> (A)		*
<i>Oligogonotylus manteri</i> (L)	*		<i>Megathylacoides giganteum</i> (A)		*
<i>Perezitrema bychowskyi</i> (L)	*		<i>Megathylacoides lamothei</i> (A)		*
<i>Posthodiplostomum</i> sp. (L)	*	*	<i>Proteocephalus brooksi</i> (A)	*	



<i>Proteocephalus</i> sp. (A)	*	<i>Procamallanus</i> (S.) <i>neocaballeri</i> (A)	*
<i>Dendrouterina papillifera</i> (L)	*	<i>Procamallanus</i> (S.) sp. (A)	*
<i>Dendrouterina pilherodiae</i> (L)	*	<i>Pseudocapillaria yucatanensis</i> (A)	*
<i>Dilepididae</i> gen. sp. (L)	*	<i>Rhabdochona kidderi</i> (A)	*
<i>Proteocephalus brooksi</i> (L)	*	<i>Rhabdochona</i> sp. (A)	* *
<i>Tetrabothriidae</i> , gen sp. (L)	*	<i>Spinitectus</i> sp. (A)	*
<i>Valipora campylancristota</i> (L)	*	<i>Spinitectus tabascoensis</i> (A)	*
<i>Valipora minuta</i> (L)	*	<i>Acuariidae</i> gen. sp. (L)	*
<i>Valipora mutabilis</i> (L)	*	<i>Contracaecum</i> sp. (L)	* *
<b>Nematodos</b>		<i>Falcaustra</i> sp. (L)	*
<i>Camallanus oxycephallus</i> (A)	*	<i>Gnathostoma binucleatum</i> (L)	*
<i>Capillaridae</i> gen. sp. (A)	*	<i>Gnathostoma</i> sp. (L)	* *
<i>Cucullanus</i> (C.) <i>caballeri</i> (A)	*	<i>Hysterothylacium</i> sp. (L)	*
<i>Cucullanus mexicanus</i> (A)	*	<i>Physocephalus sexalatus</i> (L)	*
<i>Cucullanus</i> sp. (A)	*	<i>Serpinema trispinosum</i> (L)	*
<i>Dichelyne</i> (D.) <i>mexicanus</i> (A)	*	<i>Spiroxys</i> sp. (L)	*
<i>Dichelyne</i> sp. (A)	*	<b>Acantocéfalos</b>	
<i>Goezia nonipapillata</i> (A)	*	<i>Caballerorhynchus lamothei</i> (A)	*
<i>Hysterothylacium cenotae</i> (A)	*	<i>Neoechinorhynchus golvani</i> (A)	* *
<i>Hysterothylacium</i> sp. (A)	*	<i>Polymorphus brevis</i> (L)	*
<i>Neophilometroides caudatus</i> (A)	*	<i>Polymorphus</i> sp. (L)	*
<i>Paracapillaria rhamdiae</i> (A)	*		

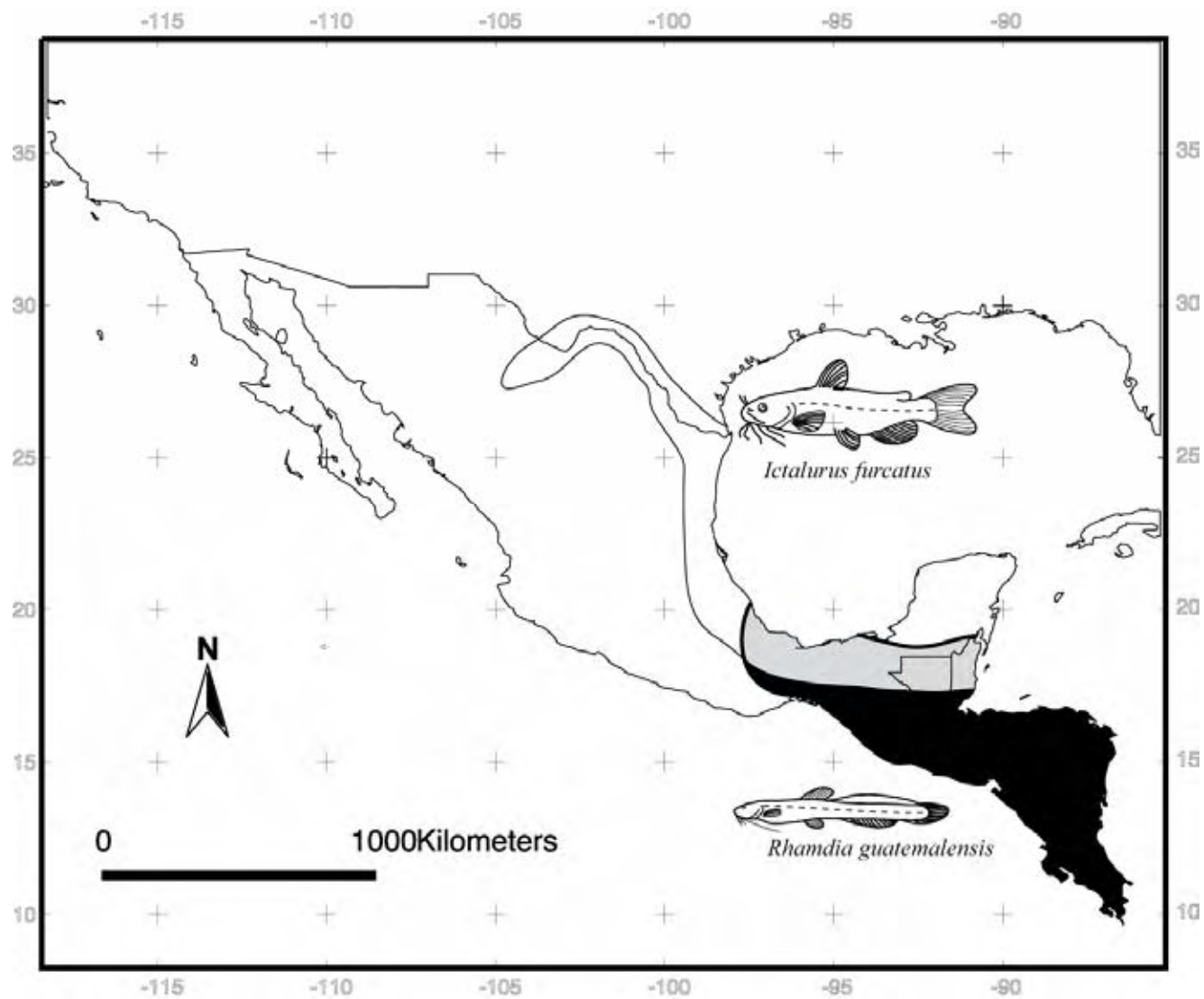
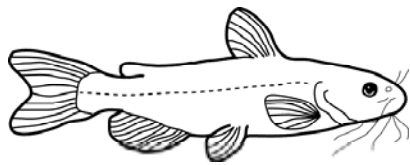
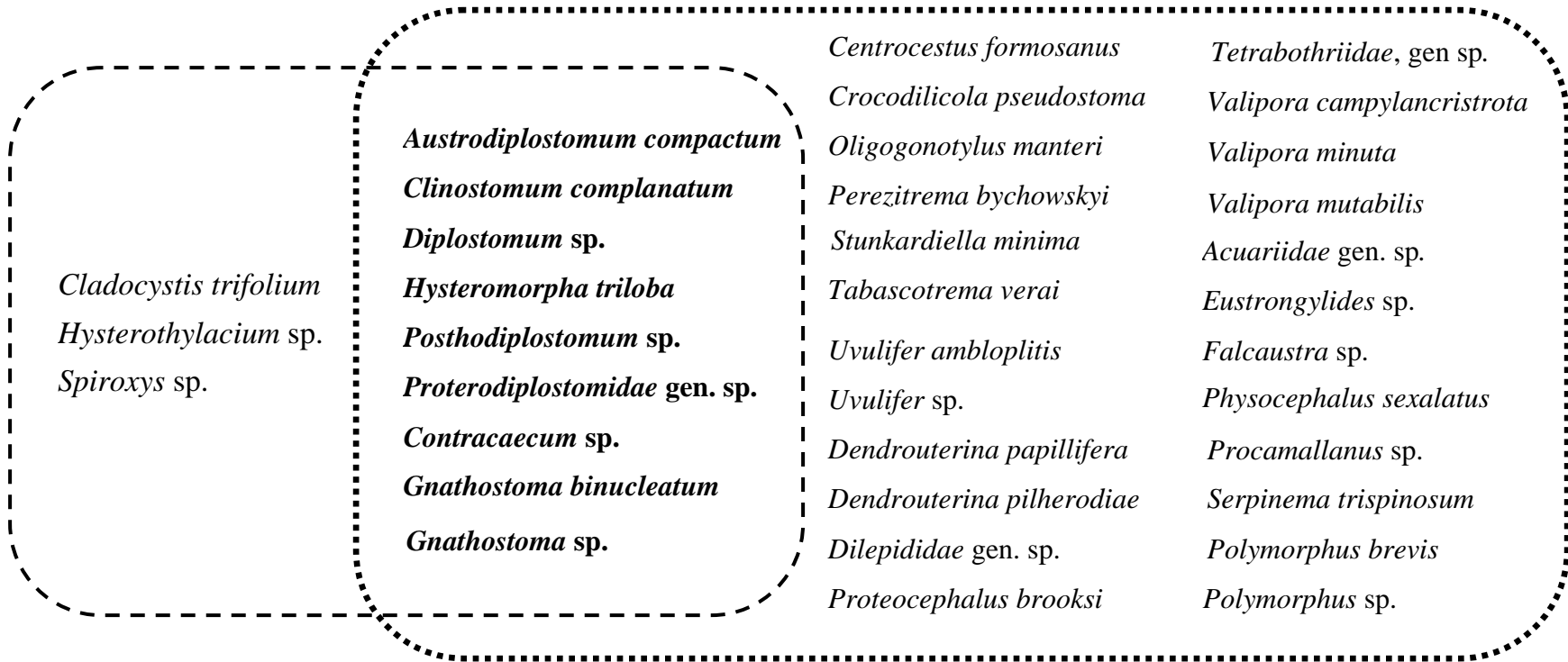
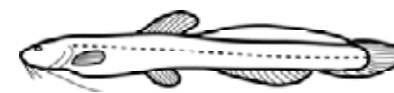


Figura 1. Mapa de México en donde se muestra la distribución de *Ictalurus furcatus* (blanco) y de *Rhamdia guatemalensis* (negro). En color gris se representa la zona de simpatria de las especies.



*Ictalurus furcatus*



*Rhamdia guatemalensis*

Figura 2. Diagrama de Venn de las especies de helmintos parásitas en estadio larvario, de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*, las especies compartidas se observan en la unión de ambos conjuntos.



Figura 3. Diagrama de Venn de las especies de helmintos parásitas en estadio adulto de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*, las especies compartidas se observan en la unión de ambos conjuntos.

Tabla 3. Registro de los helmintos parásitos de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* en localidades donde ocurren en simpatria.

Las celdas sombreadas resaltan las especies de helmintos compartidas por ambos huéspedes en la misma localidad.

Helmintos	Río Grijalva			Río Tonalá		Río Papaloapan		
	Chiapas	Tabasco		Tabasco	Tabasco	Oaxaca		Veracruz
	Presa Chicoasén	Río Carrizal	El Zapote	Laguna El Rosario	Pantanos de Centla	Presa Cerro de oro	Presa Temascal	Tlacotalpan
<i>Ameloblastella chavarriai</i>	-	-	-	-	Rg	-	-	Rg
<i>Aphanoblastella travassossi</i>	-	-	-	Rg	Rg	-	-	-
<i>Austrodiplostomum compactum</i>	If, Rg	-	-	-	-	-	If	Rg
<i>Capillaridae</i> gen sp.	-	-	-	-	-	-	If	-
<i>Centrocestus formosanus</i>	-	-	-	Rg	Rg	-	-	-
<i>Clinostomum complanatum</i>	<b>If, Rg</b>	-	Rg	Rg	-	-	-	Rg
<i>Contracaecum</i> sp.	<b>If, Rg</b>	<b>If, Rg</b>	Rg	-	If	-	<b>If, Rg</b>	If
<i>Cotylogaster</i> sp.	-	-	-	-	If	-	-	-
<i>Crocodilicola pseudostoma</i>	-	-	Rg	Rg	-	-	Rg	Rg
<i>Cucullanus (C.) caballeroi</i>	-	-	-	-	-	-	-	Rg
<i>Cucullanus mexicanus</i>	-	-	-	-	-	Rg	-	-
<i>Dichelyne (D.) mexicanus</i>	-	-	-	-	If	If	If	If
<i>Goezia nonipapillata</i>	If	-	-	-	-	-	-	-
<b><i>Hysteromorpha triloba</i></b>	Rg	-	-	-	-	-	-	-
<i>Megathylacoides lamothei</i>	-	If	If	-	-	If	If	If

Tabla 3. Registro de los helmintos parásitos de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis* en localidades donde ocurren en simpatria.

Las celdas sombreadas resaltan las especies de helmintos compartidas por ambos huéspedes en la misma localidad (*Continuación*).

Helmintos	Río Grijalva			Río Tonalá		Río Papaloapan		
	Chiapas	Tabasco		Tabasco	Tabasco	Oaxaca		Veracruz
	Presa Chicoasén	Río Carrizal	El Zapote	Laguna El Rosario	Pantanos de Centla	Presas Cerro de oro	Presas Temascal	Tlacotalpan
<i>Neoechynorhynchus golvani</i>	-	-	-	-	-	-	-	Rg
<i>Neophilometroides caudatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	Rg
<i>Oligogonotylus manteri</i>	-	-	-	-	Rg	-	-	-
<i>Perezitrema bychowskyi</i>	-	-	-	-	Rg	-	-	-
<i>Phyllodistomum centropomi</i>	-	-	-	-	-	-	-	Rg
<i>Polylekithum</i> sp.	-	-	-	-	-	-	If	-
<i>Posthodiplostomum</i> sp.	Rg	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proteocephalus brooksi</i>	-	-	-	-	-	-	-	Rg
<i>Proteocephalus</i> sp.	If	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proterodiplostomidae</i> gen sp.	-	-	-	-	Rg	-	-	-
<i>Rhabdochona</i> sp.	-	If	If	If	-	-	-	If
<i>Spinitectus</i> sp.	-	If	-	If	-	-	-	-
<i>Stunkardiella minima</i>	-	-	-	-	Rg	-	-	-
<i>Tabascotrema verai</i>	-	-	-	-	Rg	-	-	-
<i>Thylodelphys</i> sp.	Rg	-	-	-	-	-	-	-

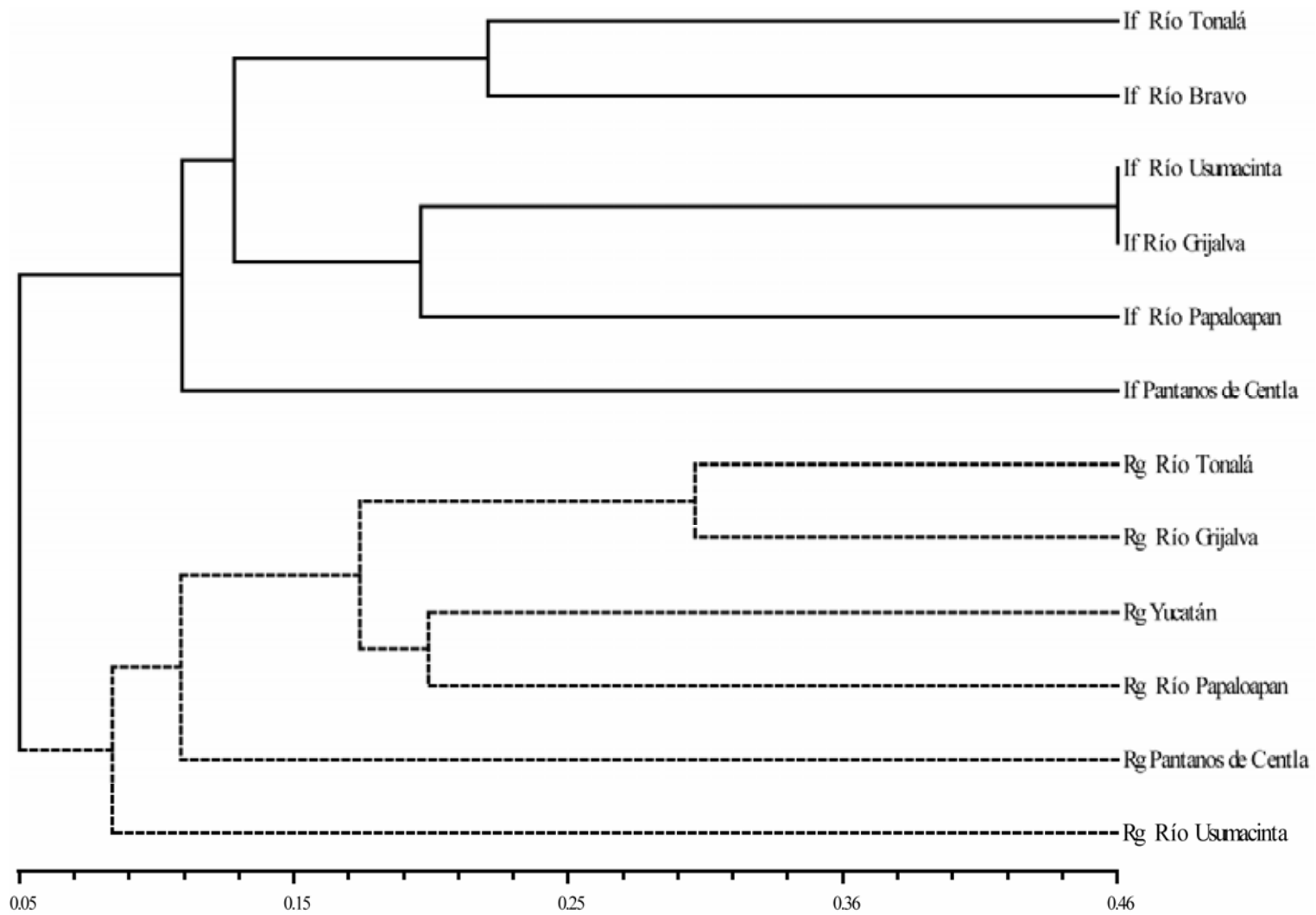


Figura 4. Fenograma resultado del análisis de similitud de los helmintos parásitos de *Ictalurus furcatus* (If) y *Rhamdia guatemalensis* (Rg) por cuenca hidrológica.

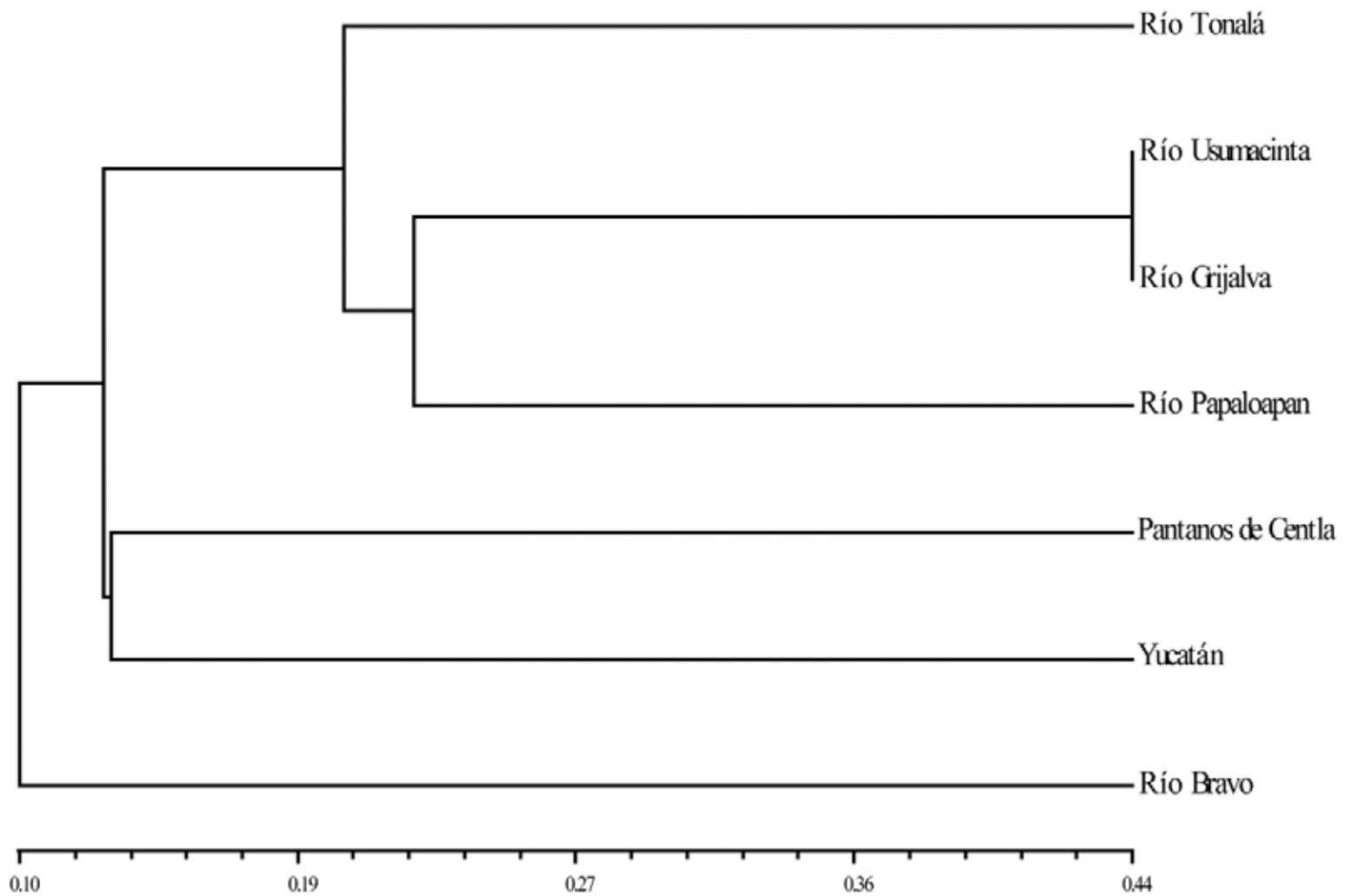


Figura 4. Fenograma resultado del análisis de similitud de las cuencas hidrológicas donde se distribuyen los helmintos parásitos de *Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*.



## **CAPÍTULO IV**

### **Filogenia de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y *Megathylacoides* spp. en Norteamérica y análisis de Biogeografía Cladista**

Los resultados de este capítulo se dividen en tres subcapítulos debido a los alcances que cada uno tiene. Los primeros dos corresponden a los análisis filogenéticos de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y *Megathylacoides* spp. de manera independiente, mientras que en el tercero se presenta un análisis biogeográfico, mismo que se deriva de los análisis filogenéticos previos.

## **Subcapítulo I. Análisis filogenético de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* de**

### **Norteamérica**

#### **Introducción**

Las especies del género *Phyllodistomum* (Gorgoderidae: Plagiorchiformes) son parásitos que se encuentran típicamente en la vejiga urinaria de peces y ocasionalmente han sido señaladas para algunos anfibios (Hoffman, 1999). *Phyllodistomum* es el único género de la familia que parasita a peces de agua dulce, y actualmente existen más de 20 especies que se encuentran en peces dulceacuícolas de América del Norte (Hoffman, 1999). De éstas, cuatro han sido registradas para Ictalúridos en Norteamérica de los géneros *Ictalurus*, *Ameiurus* y *Noturus* (Gibson, 1996; Hoffman, 1999): *P. caudatum* Steelman, 1938, *P. hunteri* (Arnold) 1934, *Ph. lacustri* (Loewen) 1929 y *Ph. staffordi* Pearse, 1924. Gibson (1996) realizó un estudio taxonómico de las especies de *Phyllodistomum* en Norteamérica, señalando la posible sinonimia entre algunas de las especies. En la clave taxonómica que elaboró para las especies del género, agrupa aquellas que han sido registradas para ictalúridos y considera la posibilidad de que *P. caudatum*, *Ph. hunteri*, *Ph. lacustri* sean sinónimos de *Ph. staffordi*. Sin embargo a la fecha no existen análisis posteriores que corroboren estas observaciones y permanecen las especies como válidas (ver Hoffman, 1999).

En México, Rodríguez (1985) registró por primera ocasión a un miembro del género en un bagre del lago de Chapala (*Ictalurus dugesii*), sin embargo la especie no fue identificada y se registró como *Phyllodistomum* sp. Posteriormente Lamothe-Argumedo (1988) publicó el primer registro de *Phyllodistomum lacustri* para México en la misma localidad y en el mismo huésped. Más tarde, Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) y Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) registraron a *Ph. lacustri* en *Ictalurus* spp. en localidades de diferentes cuencas hidrológicas de México (Tabla 1). Registros adicionales señalan la presencia de *Ph. lacustri* en

huéspedes de otras familias de peces como eleótridos y cíclidos (Campos-Pérez, 1992, Velázquez-Silvestre, 1994 Vidal-Martínez, 1995, Vidal-Martínez et al., 2001). Sin embargo, observaciones en ejemplares provenientes de peces de ambas familias de peces nos permitieron establecer que estos registros eran erróneos, por lo cual se concluyó que esta especie se restringe a huéspedes de la familia Ictaluridae (ver Capítulo 2).

De esta manera, la distribución de *Ph. lacustri* en México incluye algunas de las cuencas más importantes del país, siempre asociado a huéspedes del género *Ictalurus* (ver Tabla 1 y Fig. 1). Esta distribución ha sido estudiada desde el punto de vista biogeográfico (panbiogeografía) y esta especie se ha reconocido como parte de la fauna principal de ictalúridos (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005, 2008). Adicionalmente, su especificidad hospedatoria ha sido evaluada y se considera como un elemento importante en la historia biogeográfica de esta asociación parásito-huésped, en particular con el denominado clado ‘punctatus’ (ver Capítulo 2 y Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008).

*Phyllodistomum lacustri* ha sido registrada en diferentes especies del género *Ictalurus*, por lo que surge la interrogante de la posible variación genética entre las poblaciones de este digéneo, ante la ausencia de una aparente variación morfológica y además, si la variación genética pudiera estar correlacionada con las diferentes especies de huéspedes que parasitan. De esta forma se plantea la hipótesis de que al parasitar huéspedes distintos en regiones distintas, exista una correspondencia por parte de los parásitos, si no morfológica, al menos a nivel molecular, en secuencias de DNA.

Estudios previos en digéneos han demostrado la utilidad del gen mitocondrial Citocromo c oxidasa subunidad I (*Cox I*) en la estimación de la variación intraespecífica e interespecífica (Morozova et. al. 2004; Soo-Ung Lee y Sun Huh, 2004, Razo-Mendivil et al. 2008). Además Vilas et al. (2005) sugieren la utilidad de este gen en la prospección molecular en la búsqueda de

especies crípticas e incluso en algunos grupos ha sido el elemento que ha permitido el descubrimiento de las mismas (Miura et al., 2005). Por esta razón el gen *cox I* es un marcador molecular que se puede aplicar en un estudio como el presente, donde se intenta encontrar evidencia de variación genética en organismos morfológicamente similares o idénticos en sus características diagnósticas.

## **Material y Métodos**

Se recolectaron peces de la familia Ictaluridae en diferentes regiones de México, mismos que fueron disectados para la revisión de sus vejigas urinarias en busca de digéneos de la especie *Phyllodistomum lacustri*, en diferentes localidades y huéspedes, mismas que se muestran en la Tabla 1. Además, otras especies de digéneos parásitos de diferentes huéspedes (peces y anfibios) también fueron recolectados (ver Tabla 2) y se emplearon como grupos externos de acuerdo con las hipótesis filogenéticas previas basadas en secuencias de DNA (Olson et al., 2003).

La extracción de DNA genómico se realizó mediante dos técnicas. La primera fue mediante el uso de columnas de extracción de la marca Qiagen<sup>TM</sup>, siguiendo las instrucciones del fabricante y el segundo método de extracción que se utilizó fue el de Fenol-Cloroformo detallado en Hillis et al. (1996). Para la extracción del DNA se empleó un organismo completo. La amplificación de los fragmentos del gen *Cox I* se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Para la amplificación de secuencias parciales del gen del *Cox I* se utilizaron los iniciadores JB3 (5-TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT-3) y JB4.5 (5-TAAAGAAAGAACATAATGAAAATG-3) (Bowles et al. 1992). El volumen final de la reacción de amplificación fue de 25 µl, utilizándose los siguientes reactivos para cada una de las muestras: 2.5 µl de Buffer PCR, 2.5 µl de dNTP's, 1.25 µl de MgCl<sub>2</sub>, 2.5 µl de cada uno de los iniciadores a una concentración de 10 pmol, 0.125 µl de Taq polimerasa (Amplificasa

Biogénica™) y 2 µl de templado. Las condiciones de la PCR para la amplificación de los fragmentos del *Cox I* consistieron en la desnaturalización del DNA elevando la temperatura a 94°C durante 4 minutos; el ligamiento y copia de los fragmentos se realizaron con la implementación de 35 ciclos de cambios de temperatura, cada ciclo consistió de tres etapas una de desnaturalización a 94°C por 45 segundos, seguida por la temperatura de acoplamiento de los iniciadores a 47°C por 45 seg., y una temperatura de elongación o extensión de 72° C por 90 seg.; por último se realizó una etapa final de extensión a 72° C por 10 minutos y finalmente se conservaron a 4° C. El resultado de la PCR se evaluó en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de Etidio y una vez evaluadas, se purificaron en columnas de Sephadex™. Una vez purificados los productos, se evaluó la concentración de los fragmentos de DNA en un gel de agarosa al 1% y se calculó el volumen necesario para la reacción de secuenciación. Para la reacción de secuenciación se utilizó Big Dye Terminator™, siguiendo el método recomendado por el fabricante. Los ciclos de temperatura para tal reacción de secuenciación fueron: un paso inicial de desnaturalización a 94° C por 2 minutos, seguido por 30 ciclos de 94° C por 120 seg., 47° C por 15 seg. y 60° C durante 4 minutos, por último nuevamente se llevo a 60° C durante 5 minutos y se mantuvieron en 4°C. El producto de ésta reacción se secó por completo en una centrifuga de vacío, para posteriormente leer las secuencias en un secuenciador automático ABIPrism 310 (Perkin Elmer).

El gen *Cox I* fue secuenciado para 7 poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* que incluyen 5 poblaciones de México, una de Canadá y una más de Estados Unidos y para los grupos externos. Las secuencias obtenidas para las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y los grupos externos se alinearon en Bioedit (Hall, 1999). La longitud del alineamiento de las secuencias parciales del gen *Cox I* resultó en un fragmento de 336 pares de bases.

En los análisis filogenéticos en sistemática molecular, los métodos pueden caer en errores o inconsistencias como la atracción de ramas largas en Máxima Parsimonia o la repulsión de ramas largas en Máxima Verosimilitud (Felsenstein, 2004), por esta razón empleamos tres diferentes análisis para comparar y detectar posibles inconsistencias.

El análisis filogenético basado en Máxima Parsimonia (MP) se realizó en el programa PAUP versión 4.0b10 (Swofford, 2002). Este análisis consistió en una búsqueda heurística, cuyo árbol de inicio se obtuvo con la opción ‘stepwise addition’. La adición de secuencias fue al azar con 1000 réplicas utilizando el algoritmo tree-bisection-reconnection (TBR). Para evaluar el apoyo de las ramas, se realizaron las pruebas de bootstrap en PAUP y el índice de decaimiento de ramas en TreeRoot (Sorenson y Franzosa, 2007).

El análisis basado en Máxima Verosimilitud (por sus siglas en inglés ML) también fue realizado en PAUP, el modelo de sustitución que mejor se adecuó a los datos fue seleccionado por el criterio de Akaique en Modeltest. (Posada y Crandall, 1998). El modelo seleccionado fue HKY85+G. El análisis consistió de una búsqueda heurística, la adición de secuencias fue al azar y se realizaron 10 réplicas, el algoritmo utilizado fue tree-bisection-reconnection (TBR). Para evaluar el apoyo de las ramas, también se realizó una prueba de bootstrap de 100 replicas, con 10 réplicas de la secuencia de adición al azar.

Finalmente, para el análisis basado en Inferencia Bayesiana (IB) se utilizó el programa Mr. Bayes 3.0b4 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). En este análisis se empleó el mismo modelo de sustitución utilizado en ML. El análisis consistió de una búsqueda doble de 5,000,000 de generaciones, se realizó un muestreo cada 1000 generaciones. El “burn in” fue detectado mediante una gráfica de los valores de Verosimilitud por generación y se estableció en la generación 150,000.

## Resultados

Del análisis de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* basado en MP, se encontró que de los 336 caracteres totales, 205 son constantes, 32 son variables no informativos y 99 son informativos. Las diferencias de pares de bases entre *Ph. staffordi* y las poblaciones de *Ph. lacustri* varían entre el 9.5% y 12.2%, mientras que las diferencias entre clados de *Ph. lacustri* resultaron con valores que oscilan entre 3.5 y 8.3%. Las poblaciones del Río Pantepec y Buenavista resultaron idénticas como era de esperarse, pues son las localidades más cercanas entre sí y se encuentran en la misma cuenca del Río Tuxpan. Un aspecto interesante es que las secuencias correspondientes a las localidades de Presa Falcón en los límites entre E.U. y México, Nemaha (en E.U.) y Assiniboine (en Canadá), presentan diferencias máximas entre sí, de dos nucleótidos (del 0.2 al 0.5%). Por otro lado, la población que tiene mayor divergencia es la de San Juanico, en Michoacán, con respecto a las demás, variando del 6.2 (El Olote) al 8.3% (Assinibione). San Juanico y Assiniboine son las poblaciones con mayor distancia entre ellas y varían en 28 pares de bases (ver Tabla 2).

En cuanto al análisis filogenético, resultó en dos árboles más parsimoniosos, con una longitud de 257 pasos. El índice de consistencia para los árboles fue de 0.74, el de retención fue de 0.85 y el de consistencia reescalado fue de 0.63. La figura 2 muestra el consenso estricto resultado de los dos árboles. La diferencia entre ambos cladogramas radica en las relaciones de los grupos externos y la posición en particular del clado de *Xystretum* spp. como grupo hermano de *Prosthenhystera obesa* o *Gorgoderina* sp. Las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* resultaron monofiléticas y el grupo hermano de éstas es *Ph. staffordi*. Las relaciones entre las poblaciones de *Ph. lacustri*, resultaron en cuatro clados, que corresponden en su mayoría a las diferentes regiones de muestreo: 1) San Juanico (Michoacán), 2) El Olote (Durango), 3) Pantepec

y Buenavista (Veracruz) y 4) Río Bravo (México), Nemaha (Estados Unidos) y Assiniboine (Canadá). Esta hipótesis filogenética resultó idéntica al árbol de consenso de mayoría obtenido con IB, donde se recuperaron exactamente las mismas relaciones entre las poblaciones de *Ph. lacustri* y también entre los grupos externos (ver Fig 2 y 3). De acuerdo con los valores de Bootstrap (MP), decaimiento de ramas (MP) y las probabilidades posteriores (IB), los valores de apoyo para cada clado, son de los más altos en ambos métodos (ver figuras 2 y 3). Basados en estos árboles, se observa que los cuatro clados de *Ph. lacustri* resultaron ser exclusivos, es decir las secuencias correspondientes a cada clado no ocurren en ningún otro y en su mayoría corresponden a una región geográfica y a una especie de huésped diferente, con excepción de las poblaciones de Presa Falcón (México), Nemaha (Estados Unidos) y Assiniboine (Canadá) que resultaron en una politomía debido a que las secuencias son casi idénticas.

Por otro lado, el análisis de ML resultó en un árbol con un valor de  $-\ln=1494.71742$ . En comparación con los resultados de MP e IB, las relaciones resultaron diferentes pues las poblaciones de *Ph. lacustri* resultaron parafiléticas (ver Fig 4). Los grupos externos del género *Xystretum* representan el grupo hermano de las población de *Ph. lacustri* de Durango. Adicionalmente la posición de *Ph. lacustri* de Pantepec y Buenavista cambió, incluyéndose éstas en un clado junto con las poblaciones del Río Bravo (México), Nemaha (Estados Unidos) y Assiniboine (Canadá).

## **Discusión**

Las poblaciones de *Ph. lacustri* resultaron monofiléticas y su grupo hermano resulto ser *Ph. staffordi*, ambas especies parásitas de ictalúridos. Gibson (1996) sin hacer un análisis detallado de la morfología de ambas especies, realizó una revisión preliminar de las especies de *Phyllodistomum* en Norteamérica, donde señala que *Ph. lacustri* puede ser sinónimo de *Ph. staffordi*. Los resultados encontrados con los análisis del gen *Cox I* no sustentan lo anterior. Las



diferencias encontradas entre *Ph. staffordi* y cualquiera de las poblaciones de *Ph. lacustri*, son mayores con respecto a las diferencias entre las mismas poblaciones de *Ph. lacustri*. Esto, además de la posición como grupo hermano de las poblaciones, sugiere que ambos taxones son independientes. Un dato adicional es que *Ph. staffordi* tiene como huéspedes típicos a miembros del género *Ameiurus*, mientras que *Ph. lacustri* parasita predominantemente a miembros de los géneros *Noturus* e *Ictalurus*. Un carácter morfológico presente y característico de ambas especies, son las crenulaciones en el margen de la región posterior del cuerpo. Este carácter puede representar una sinapomorfia para estas especies, lo que resultaría en reconocerlas como especies hermanas. Esta hipótesis puede ser corroborada con análisis de secuencias de DNA, una vez que se incluyan más especies del género *Phyllodistomum*.

En cuanto a las relaciones entre las poblaciones de *Ph. lacustri*, la hipótesis filogenética generada por ML resulta interesante desde el punto de vista comparativo de los métodos de reconstrucción filogenética. Pol y Sidall (2001) realizaron simulaciones de datos en donde detectaron que el método de ML es inconsistente cuando se presentan grupos hermanos con ramas largas, esto es conocido como la zona de Farris, donde dos taxones presentan longitudes de ramas relativamente grandes, dando como resultado que el análisis de ML pueda presentar una “repulsión” de ramas largas. Esta inconsistencia del método no ha sido registrada con frecuencia e inclusive se argumenta que no es una inconsistencia como tal, sino que ML encuentra un árbol que resulta como si hubiera sido buscado al azar (Felsenstein, 2004). Con los árboles generados por MP e IB en este trabajo se aporta evidencia que apoya la idea de que está ocurriendo este fenómeno en ML. En uno de los árboles resultado del análisis de MP, el clado *Xystretum* spp. aparece como grupo hermano de *Gorgoderina* sp. mientras que en el otro, como hermano de *Prosthenhystera obesa*. La longitud de ramas del clado *Xystretum* spp. en ambos casos resulta ser la de mayor longitud e inclusive dicha longitud se puede observar también en el árbol de ML. Por

esta razón, preferimos discutir los resultados de las hipótesis generadas a partir de MP e IB para la interpretación de los resultados.

Las relaciones entre las poblaciones de *Ph. lacustri* son interesantes desde el punto de vista de la biogeografía histórica. Las localidades de San Juanico, El Olote y Pantepec, pertenecen a diferentes cuencas hidrológicas en tres estados de México y las tres se mantienen en clados independientes con apoyo de Bootstrap, decaimiento de ramas y probabilidades posteriores altos; además son parásitos de especies diferentes de *Ictalurus*. Por otro lado, las secuencias de la localidad de Presa Falcón son idénticas o con variación mínima con respecto a las poblaciones provenientes de los ríos de Estados Unidos y Canadá, éstas se agruparon en un mismo clado formando una politomía con apoyo de Bootstrap y decaimiento de ramas altos. El cladograma de áreas generado a partir de la hipótesis filogenética (Figura 5), nos indica que las poblaciones del Río Tuxpan y las de los Río Bravo, Nemaha y Assinibione, son hermanas. La población del Río Nazas es hermana de éstas, y a su vez la población del Río Balsas hermana de todas ellas. Las especies a las que parasitan las poblaciones de *Ph. lacustri* son, en el clado del Río Tuxpan *Ictalurus* sp., la del Río Nazas *Ictalurus* sp., éstas dos especies de peces son taxones que no han sido descritos hasta ahora, pero que son especies distintas de *Ictalurus* y en correspondencia, sus helmintos presentan cierto nivel de diferenciación genética. Por el otro lado, en el clado de San Juanico hay dos huéspedes que ocurren en simpatría en dicho lago, *Ictalurus dugesii* e *I. punctatus*; el primero es nativo mientras el otro fue introducido recientemente. Dos aspectos son interesantes para esta asociación, el primero es que San Juanico es un cuerpo de agua que actualmente está en contacto y se considera parte de la cuenca del Balsas, sin embargo, se ha documentado que los peces que se encuentran en esta laguna son típicos de la fauna lermense (Álvarez del Villar, 1972), por lo que su actual conexión al Balsas es secundaria; el segundo, es la reciente introducción de *I. punctatus* en este cuerpo, pues la asociación de este

parásito a *I. dugesii* puede ser una extensión ecológica de huésped, posterior a la introducción de *I. punctatus*, pues éste es un huésped típico en su distribución natural (ver Margolis y Arthur, 1979; McDonald y Margolis, 1995; Hoffman, 1999). Una forma de poner a prueba ambos escenarios, es obtener y secuenciar ejemplares de *Ph. lacustri* provenientes de *I. dugesii* de otras localidades que en este caso puede ser el lago de Chapala donde se encuentra *I. dugesii* y *Ph. lacustri*. Finalmente, en las localidades del Río Bravo, Río Nemaha y Río Assiniboine, las poblaciones de *Ph. lacustri* se encuentran parasitando a *Ictalurus punctatus* y *Noturus flavus*. Estas dos especies de ictalúridos se hallan en simpatria en algunas regiones de Norteamérica (ver Lee et al., 1980), además *I. punctatus* es una de las especies de la familia con mayor amplitud en su distribución y es el huésped para el que existen mayor cantidad de registros.

Por otra parte, se ha propuesto a *Ph. lacustri* como miembro de la fauna principal de ictalúridos y como una especie que presenta una estrecha asociación histórica con sus huéspedes, en particular con el denominado clado ‘punctatus’ (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). Si esta predicción es cierta, no es de sorprender que *Ph. lacustri* presente una estrecha asociación con el “bagre de canal” *I. punctatus* en Estados Unidos y Canadá. Su presencia en otras especies de ictalúridos se puede deber a que el parásito es capaz de parasitar a huéspedes de la misma familia que habitan el mismo lugar o que parasiten a nuevos huéspedes resultado de una extensión ecológica por medio de la introducción de esta *Ictalurus punctatus* con fines acuaculturales y de pesca extensiva. La presencia de algunos grupos de helmintos en diferentes huéspedes de la misma familia es común no solo en ictalúridos, sino también en otros grupos de peces dulceacuícolas, por ejemplo Goodeidos (Mejía-Madrid et al. 2005) y cíclidos (Vidal-Martínez et al., 2001). Esta hipótesis se sustenta en el hecho de que los registros de *Ph. lacustri* en Norteamérica (con excepción de México) siempre ocurren en localidades donde habita *I. punctatus* (ver Hoffman, 1999) y no ha sido registrado aún en localidades donde no se encuentre

esta especie de huésped. El número de especies de huéspedes de la familia en las que se ha reportado *Ph. lacustri* es de ocho (Hoffman, 1999), de las más de cuarenta especies que se conocen (Hardman, 2005) y los registros ocurren en zonas en las que también parasita a se registra en *I. punctatus*. A reserva de corroborar la presencia de *Ph. lacustri* en *I. dugesii* como un evento histórico y no ecológico, la diferenciación y relaciones de tres de las cuatro poblaciones de *Ph. lacustri* de nuestro país, sugieren que estos parásitos han compartido parte de la historia biogeográfica con sus huéspedes. Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2005), mediante un análisis panbiogeográfico, encontraron un trazo generalizado que va del sur de Estados Unidos al Eje Neovolcánico Transversal, donde se propone la conformación de un componente biótico neártico. Una de las especies que conforma este nodo es precisamente *Ph. lacustri*.

Posteriormente, Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) reanalizaron estos datos, adicionando datos de este grupo de helmintos en conjunto con otras especies también parásitas de ictalúridos y encuentran un trazo generalizado en el Altiplano Mexicano, concordante con estudios previos que señalan un trazo septentrional. Las regiones Oriental y Occidental de México se conectan en este trazo generalizado mediante el Eje Neovolcánico Transversal. Las relaciones entre las poblaciones de *Ph. lacustri* corroboran parcialmente esta conexión. La población de Tuxpan es hermana de las poblaciones del Río Bravo, Nemaha y Assinibione, confirmando la conexión de los helmintos de ictalúridos de México con los de regiones de más al norte. Sin embargo, la población hermana de estas anteriores resultó ser la del Río Nazas, una localidad al también al norte del país, quedando como hermana de éstas la población de San Juanico, en el Estado de Michoacán. Esto no corrobora la conexión entre el Occidente y el Oriente propuesta mediante la aproximación panbiogeográfica a través del Eje Neovolcánico Transversal, y en cambio propone una conexión del norte del país con la región oriental, misma que se encuentra en relación con el Eje Neovolcánico Transversal.

Se ha propuesto que la región del Altiplano de México ha experimentado eventos de conexión y separación de las cuencas hidrológicas que ahí se localizan, particularmente entre las del norte y las del centro del país que pudieron fragmentar a su vez la biota dulceacuícola (en particular la de peces) y favorecer la especiación de éstos (ver Miller y Smith, 1986 y Domínguez-Domínguez et al., 2006). Si estos eventos fueron los que favorecieron la especiación de *Ictalurus* en diversas cuencas hidrológicas de México, es muy probable que también tuvieran un efecto en *Ph. lacustri* aunque en menor escala. Los valores de la divergencia génica entre las poblaciones de *Ph. lacustri* son inferiores a los observados con respecto a *Ph. staffordi*; sólo la población de San Juanico difiere en 8.3% con respecto a la población de Canadá, acercándose al valor mínimo de diferencia entre *Ph. staffordi* y la misma población de San Juanico (9.5%). De esta manera, dado el gradiente de variación de las diferencias porcentuales y la distancia geográfica entre las poblaciones, adoptamos la posición conservadora de considerar esta variación como intraespecífica. Vilas et al. (2005) señalan que si los niveles de diferenciación porcentual entre individuos de poblaciones de una especie supera el 5% de divergencia, estos pueden ser sujetos a futuras investigaciones a fin de dilucidar si corresponden o no a taxones diferentes. Solo las poblaciones de Durango y San Juanico cumplen con este requisito, sin embargo ante un gradiente de variación aparentemente relacionado a la distancia geográfica, consideramos que dos elementos resultan trascendentes para la generación de una hipótesis más robusta de la asociación histórica de estos asociados: primero, la incorporación de secuencias de *Ph. lacustri* de más poblaciones que incremente la evidencia acerca de la variación en este grupo de parásitos para corroborar la conespecificidad o independencia de las poblaciones de *Ph. lacustri* de México, así como las predicciones elaboradas a partir de los resultados de este estudio; y segundo, la resolución de las relaciones entre las especies de *Ictalurus*, en particular del clado ‘punctatus’, que nos permita contrastar la historia de estos parásitos y sus huéspedes.

## **Agradecimientos**

Omar Domínguez (UMSNH), Rodolfo Pérez, Elizabeth Martínez, Ulises Razo, Lorena Garrido, Berenit Mendoza y Florencia Bertoni (IBUNAM) colaboraron en el trabajo de recolecta de los huéspedes y parásitos. Anindo Choudhury amablemente proporciono ejemplares provenientes de Estados Unidos y Canadá. Virginia León permitió el uso del laboratorio de Biología Molecular en el Instituto de Biología, UNAM y Laura Márquez proporcionó ayuda técnica en la obtención de las secuencias. R. R. V. agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado. Este estudio fué realizado con el apoyo financiero otorgado a G. P. P. de L. a través de los proyectos IN220605 e IN209608 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) y el 47233 de CONACyT.

## **Literatura citada**

- Álvarez, J. 1972. Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola de Michoacán. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 155-161.
- Bowles, J., Blair D., McManus, D. P. 1992. Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing. *Molecular and Biochemical Parasitology*. 54: 165–174.
- Domínguez-Domínguez, O., I. Doadrio, and Pérez-Ponce de León, G. 2006. Historical Biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis (BPA). *Journal of Biogeography* 33: 1704–1711.
- Felsenstein J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland (MA): Sinauer Associates.
- Gibson, D.I. 1996. *Trematoda*. In: Margolis, L. & Kabata, Z. [Eds]. *Guide to the parasites of*

- fishes of Canada. Part IV. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences No. 124. Ottawa: NRC Press. 373 pp.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/ 98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95–98.
- Hardman, N. 2005. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Ostariophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37: 700–720.
- Hillis, D., B.K. Mable, and C. Moritz. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. *In* Molecular systematics, D. Hillis, C. Moritz, and B.K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts, p. 321-383.
- Hoffman, G. L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Cornell University Press, Ithaca, New York, 539 p.
- Huelsenbeck, J. P. and Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Lamothe-Argumedo, R. 1988. Tremátodos de peces VIII. Primer registro de *Phyllodistomum lacustri* (Loewen, 1929), parásito de *Ictalurus dugesii* en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 58: 487-496.
- Lee, D.S., Gilbert, C.R., Hocutt, C.H., Jenkins, R.E., McAllister, D.E., Stauffer Jr., J.R., 1980. Atlas of North American freshwater fishes, North Carolina State Museum of Natural History, Raleigh, USA
- Margolis, L., and J. R. Arthur. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 199:1–269.
- McDonald, T., and L. Margolis. 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada: Supplement (1978–1993). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 122:1–265.

- Mejía-Madrid, H., Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-Ponce de León, G. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Mexico, with some biogeographical considerations. *Comparative Parasitology* 72: 200–211.
- Miller, R.R. & Smith, M.L. 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. The zoogeography of North American freshwater fishes (ed. by C.H. Hocutt and E.O. Wiley), Wiley-Intersciences, New York. pp. 487–519.
- Miura O., A. M. Kuris, M. E. Torchin, R. F. Hechinger, E. J. Dunham, and S. Chiba. 2005. Molecular-genetic analyses reveal cryptic species of trematodes in the intertidal gastropod, *Batillaria cumingi* (Crosse). *International Journal for Parasitology*. 35:793–801.
- Morozova E. V., Chrisanfova G. G., Arkhipov I. A. y Semyenova S. K. 2004. Polymorphism of the ND1 and CO1 Mitochondrial Genes in Populations of Liver Fluke *Fasciola hepatica* *Russian Journal of Genetics* 7: 817–820.
- Olson, P. D., Cribb, T. H., Tkach, V. V., Bray, R. A., y Littlewood, D. T. J. 2003. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology* 33: 733–755.
- Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: Empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.
- Pol, D. y Siddall, M. E. 2001. Biases in maximum likelihood and parsimony: a simulation approach to a ten-taxon case. *Cladistics*. 17:266-281.
- Posada, D. and Crandall KA 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14 : 817-818.



- Rodríguez-Hernández, M. M. 1985. Algunas especies parásitas del bagre *Ictalurus dugesii* del Lago de Chapala, Jalisco. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 110 p.
- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León G. 2005. Biogeografía Histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: Una hipótesis preliminar empleando el método Panbiogeográfico. p 217-226. In: Regionalización biogeográfica en Iberoamerica y tópicos afines. Eds. Llorente Bousquets y Morrone J. J. CYTED-UNAM-CONABIO.
- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. Revista Mexicana de Biodiversidad. En prensa.
- Razo-Mendivil, U., Rosas-Valdez, R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. A new cryptogonimid (Digenea) from the mayan *Cichlasoma urophthalmus* (Osteichthyes: Cichlidae), in several localities of the Yucatan peninsula, México. Journal of Parasitology. En prensa.
- Soo-Ung L. y Sun H. 2004. Variation of nuclear and mitochondrial DNAs in Korean and Chinese isolates of *Clonorchis sinensis*. The Korean Journal of Parasitology. 3: 145-148.
- Sorenson, M.D. y Franzosa, E.A. 2007. TreeRot, version 3. Boston University, Boston, MA.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP 4.0b10. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Velázquez-Silvestre, M. G. 1994. Comparación de la fauna helmintológica de *Gobiomorus dormitor* (Lacepede: 1800) en tres localidades del Estado de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Jalapa, Veracruz, México, 92 pp.

- Vidal-Martínez, V. M. 1995. Process structuring the helminth communities of native cichlid fish from southern Mexico. Ph. D. thesis, University of Exeter, U. K. 164 pp.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, L., Scholz, T., González-Solís, D. y E. Mendoza-Franco. 2001. Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico. Academia, Praha, 165 pp.
- Vilas, R. Criscione, C. D. y Blouin M. S. 2005. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites. *Parasitology* 6: 839.

Tabla 1. Huéspedes, localidades y estados de la República Mexicana para las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* empleadas en el presente estudio.

Huésped	Localidad	Cuenca Hidrológica
<i>Ictalurus dugesii</i>	Presa San Juanico <sup>2</sup>	Balsas
<i>Ictalurus punctatus</i>	Presa San Juanico <sup>2</sup>	Balsas
	Río Pantepec <sup>2</sup>	Tuxpan
	Buнавista <sup>3</sup>	Tuxpan
	Presa Falcón <sup>3</sup>	Bravo
<i>Ictalurus</i> sp. <sup>4</sup>	El Olote <sup>3</sup>	Mezquital

Referencias: <sup>1</sup> Lamothe-Argumedo, 1988; <sup>2</sup> Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; <sup>3</sup> Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008; <sup>4</sup> Los bagres del Río Tunal y del Río Nazas (El Olote) son especies de *Ictalurus* diferentes, aún no descritas.

Tabla 2. Especies de helmintos empleadas como grupos externos en el presente estudio, localidad de origen, huésped y hábitat del que se recolectaron.

Especie	Localidad	Huésped	Habitat
<i>Prosthenhystera obesa</i>	Costa Rica	<i>Roeboides guatemalensis</i>	Vesicula biliar
<i>Gorgoderina</i> sp.	Catemaco	<i>Rana</i> sp.	Vejiga urinaria
<i>Xystretum caballeroi</i>	Zihuatanejo	<i>Balistes polylepis</i> y	Vejiga urinaria
		<i>Sufflamen verres</i>	
<i>Xystretum</i> sp.	Champotón	<i>Balistes carolinensis</i>	Vejiga urinaria



Figura 1. Mapa de México mostrando las localidades donde se distribuye *Ph. lacustri*.

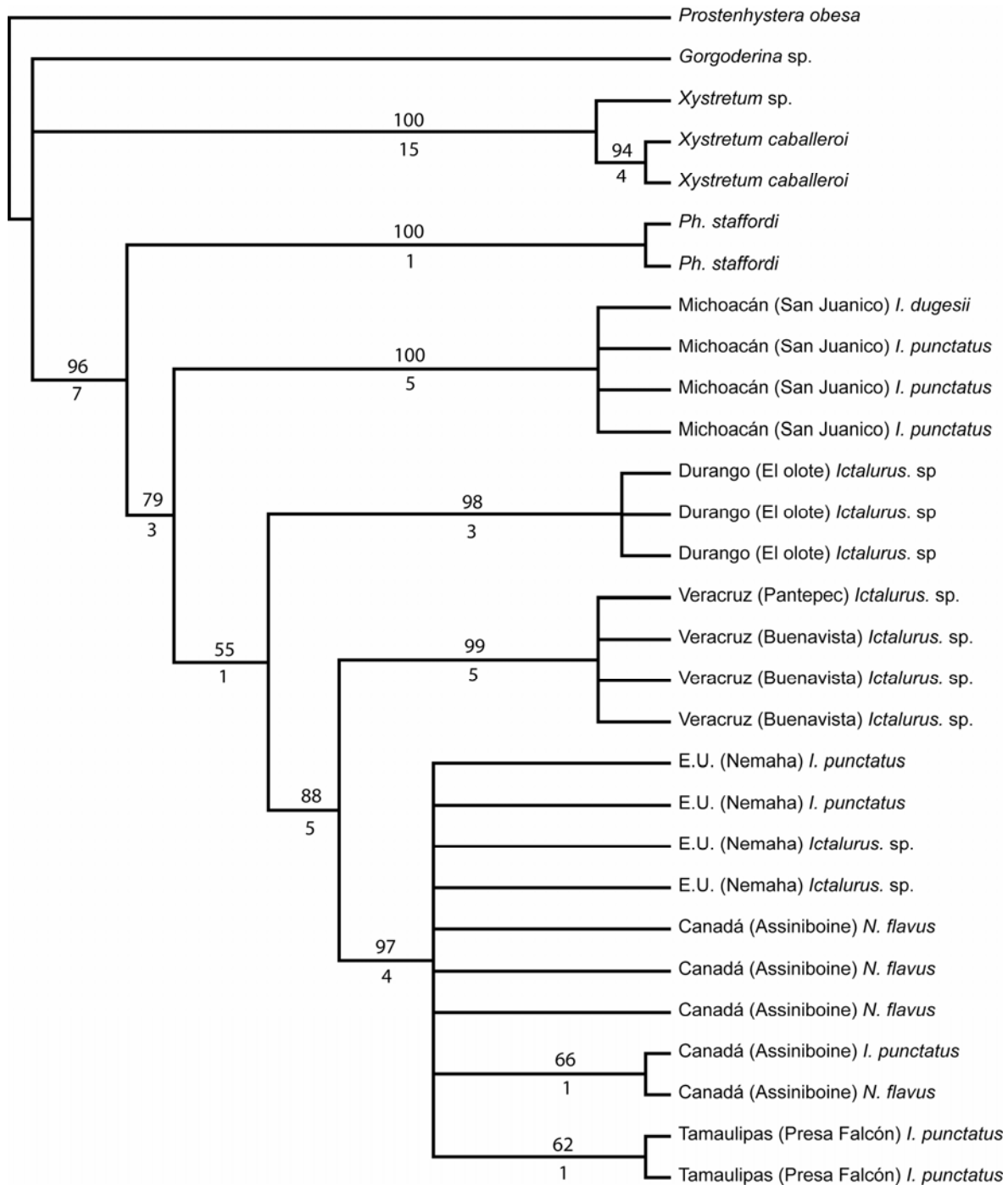


Figura 2. Árbol de consenso estricto resultado del análisis de MP de las poblaciones de *Ph. lacustri*, los números por encima de las ramas son valores de la prueba de bootstrap y los números por debajo, el índice de decaimiento de ramas. Para las poblaciones de *Ph. lacustri* se indica la localidad entre paréntesis y el hospedero al que parasitan.

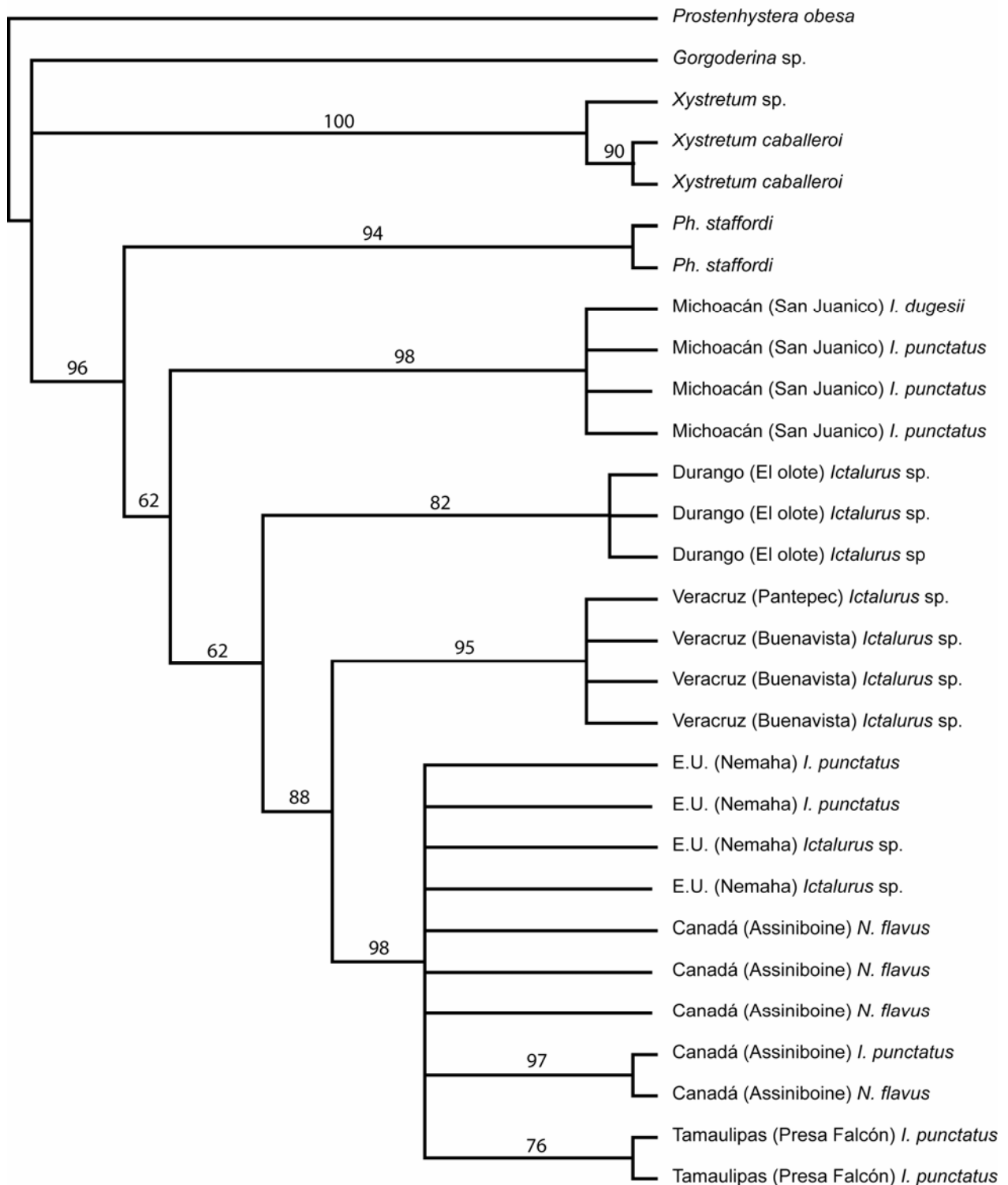


Figura 3. Árbol resultado del análisis basado en IB de las poblaciones de *Ph. lacustri*, los valores por encima de las ramas representan las probabilidades posteriores.

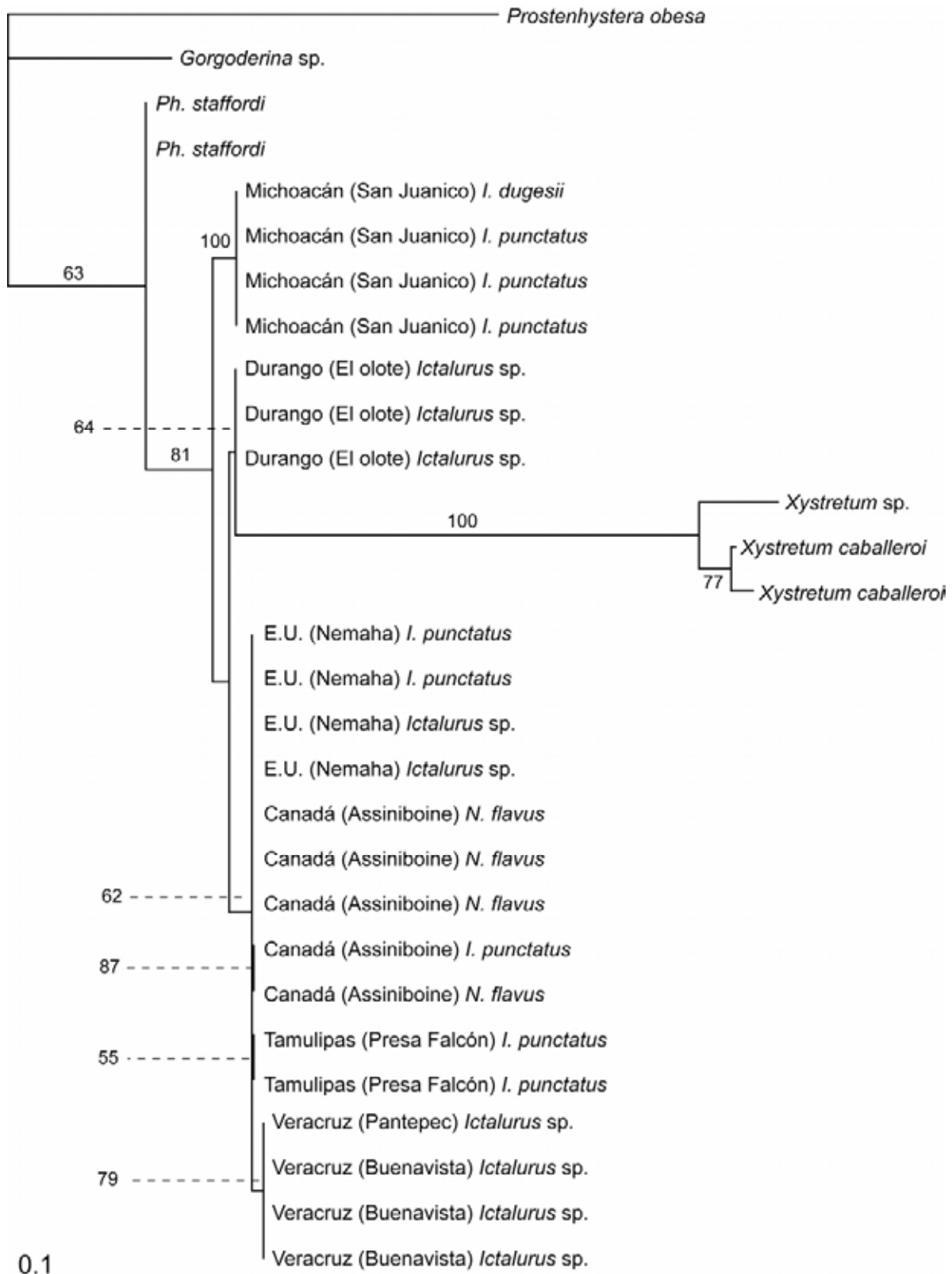


Figura 4. Árbol resultado del análisis basado en ML de las poblaciones de *Ph. lacustri*.

Tabla 3. Diferencias pareadas entre *Phyllodistomum staffordi* y las poblaciones de *Ph. lacustri* analizadas en el presente estudio, el triángulo superior muestra las diferencias absolutas y el inferior para el porcentaje.

	1	2	3	4	5	6	7
1. <i>Ph. staffordi</i>	-	31	41	33	40	39	40
2. <i>Ph. lacustri</i> San Juanico <sup>1</sup>	9.5	-	26	21	26	27	28
3. <i>Ph. lacustri</i> Pantepec y Buenavista <sup>2</sup>	12.2	7.7	-	19	13	12	13
4. <i>Ph. lacustri</i> El Olote <sup>3</sup>	9.8	6.2	5.6	-	20	19	20
5. <i>Ph. lacustri</i> Presa Falcón <sup>4</sup>	11.9	7.7	3.8	5.9	-	1	2
6. <i>Ph. lacustri</i> Nemaha <sup>5</sup>	11.6	8.0	3.5	5.6	0.2	-	0-1
7. <i>Ph. lacustri</i> Assinibione <sup>6</sup>	11.9	8.3	3.8	5.9	0.5	0-0.2	-

Huéspedes: <sup>1</sup> *I. dugesii* e *I. punctatus*, <sup>2</sup> *Ictalurus* sp., <sup>3</sup> *Ictalurus* sp., <sup>4</sup> *I. punctatus*, <sup>5</sup> *I. punctatus*, <sup>6</sup> *I. punctatus* y *Noturus flavus*.



Figura 5. Cladograma de áreas de las relaciones de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* superpuesto en un mapa de América del Norte.



## **Subcapítulo II. Análisis filogenético de las poblaciones de *Megathylacoides* spp.**

### **Introducción**

El género *Megathylacoides* (Proteocephalidae: Proteocephalidea) se compone de tres especies, *M. giganteum* (Essex, 1928), *M. lamothei* (García-Prieto, 1996) y *M. tva* Jones, Kerley y Sneed, 1956 (Hoffman, 1999; Scholz et al., 2003 y Rosas-Valdez et al. 2004). Esta última especie solo ha sido registrada para *Pyloodictis olivaris* en Texas (Jones et al. 1956), mientras que *M. giganteum* ha sido registrada ampliamente en Norteamérica, en tres géneros de ictalúridos (Hoffman, 1999). En nuestro país esta especie fue registrada por primera vez por Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) parasitando a dos especies de huéspedes en localidades distintas; posteriormente, Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2008) registraron a *M. giganteum* en otras localidades más, particularmente en el norte de México (ver Tabla 1 y Fig 1). La tercera especie, *M. lamothei* se distribuye principalmente en el sureste de México en las cuencas de los ríos Papaloapan y Grijalva-Usumacinta en la vertiente del Golfo de México (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Rosas-Valdez et al. 2004) y cuenca del Río Balsas en la vertiente del pacífico (Rosas-Valdez et al., 2007)(ver Tabla 1 y Fig 1).

En cuanto a la sistemática de *Megathylacoides*, Rosas-Valdez et al. (2004) utilizaron secuencias parciales del gen ribosomal 28S para generar una hipótesis filogenética de algunas especies de cestodos parásitos de ictalúridos, encontrando que los géneros *Corallobothrium*, *Corallotaenia* y *Megathylacoides* conforman un grupo monofilético (Corallobothriinae); además, también señalaron la posibilidad de que existen especies crípticas en *M. giganteum* de acuerdo a la variación de las secuencias y las relaciones filogenéticas obtenidas.

Considerando este último punto, decidimos realizar un análisis filogenético de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. que se distribuyen en México, con el propósito de evaluar la hipótesis de una diferenciación de dichas poblaciones con base secuencias de DNA. Estas

poblaciones se han encontrado en diferentes especies de huéspedes y en diferentes regiones de México. El gen mitocondrial citocromo oxidasa c subunidad I (*Cox I*) ha sido utilizado en análisis genéticos en cestodos, y también ha demostrado tener una tasa de cambio relativamente alta en comparación con los genes ribosomales en diferentes grupos de helmintos (Vilas et al., 2005). Además, este marcador molecular también ha sido útil en el reconocimiento de la diversidad de algunos grupos de cestodos (Haukisalmi et al. 2004, 2007). De esta forma, el objetivo de este trabajo es el de evaluar la variabilidad genética entre las poblaciones de *Megathylacoides* spp. en ictalúridos de México a través de un análisis filogenético utilizando secuencias del gen *Cox I*.

### **Material y Métodos**

Se recolectaron peces de la familia Ictaluridae en diferentes regiones de México, mismos que fueron disectados para la revisión de sus órganos internos en busca de helmintos. Cestodos de las especies *Megathylacoides giganteum* y *M. lamothei* fueron recolectadas del intestino de sus huéspedes y se fijaron en alcohol etílico absoluto. Las localidades y los huéspedes de donde se obtuvieron los ejemplares se muestran en la Tabla 1.

La extracción del DNA genómico se realizó empleando dos técnicas. La primera fue mediante el uso de columnas de extracción de la marca Qiagen<sup>TM</sup>, siguiendo las instrucciones del fabricante y el segundo método de extracción que se utilizó, fue el de Fenol-Cloroformo detallado en Hillis et al. (1996). Para la extracción se utilizó un fragmento del estróbilo, con un tamaño aproximado de 0.5 cm. La amplificación de los fragmentos del gen *Cox I* se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Para la amplificación de secuencias parciales del gen del *Cox I* se utilizaron los iniciadores JB3 (5-TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT-3) y JB4.5 (5-TAAAGAAAGAACATAATGAAAATG-3) (Bowles et al., 1992). El volumen final de la reacción de amplificación fue de 25 µl, utilizándose los siguientes reactivos para cada una de las

muestras: 2.5 µl de Buffer PCR, 2.5 µl de dNTP's, 1.25 µl de MgCl<sub>2</sub>, 2.5 µl de cada uno de los iniciadores a una concentración de 10 pmol, 0.125 µl de Taq polimerasa (Amplificasa de Biogénica) y 2 µl de templado. Las condiciones de la PCR para la amplificación de los fragmentos del *Cox I* consistieron en la desnaturalización del DNA elevando la una temperatura de 94°C durante 4 minutos, el ligamiento y copia de los fragmentos se realizaron con la implementación de 35 ciclos de cambios de temperatura, cada ciclo consistió de tres etapas, una de desnaturalización a 94°C por 45 segundos, seguida por la temperatura de acoplamiento de los iniciadores a 47°C por 45 seg., y una temperatura de elongación o extensión de 72° C por 90 seg., por último se realizó una etapa final de extensión a 72° C por 10 minutos y finalmente se conservaron a 4° C. El resultado de la PCR se evaluó en un gel de agarosa al 1% y una vez evaluadas, se purificaron en columnas de Sephadex™. Una vez purificados los productos, se evaluó la concentración de los fragmentos de DNA en un gel de agarosa al 1% y se calculó el volumen necesario para la reacción de secuenciación. Para la reacción de secuenciación se utilizó Big Dye Terminator™, siguiendo el método recomendado por el fabricante. Los ciclos de temperatura para tal reacción de secuenciación fueron: un paso inicial de desnaturalización a 94° C por 2 minutos, seguido por 30 ciclos de 94° C por 120 seg., 47° C por 15 seg. y 60° C durante 4 minutos, por último nuevamente se llevo a 60° C durante 5 minutos y se mantuvieron en 4°C. El producto de esta reacción se secó por completo en una centrifuga de vacío, para posteriormente leer las secuencias en un secuenciador automático ABIPrism 310 (Perkin Elmer). Las secuencias generadas y las obtenidas en GenBank fueron alineadas en Bioedit (Hall, 1999).

Las poblaciones de *Megathylacoides* spp. secuenciadas se detallan en las Tablas 1 y 2. La matriz de datos para *Megathylacoides* spp. se conformó por 33 individuos (dos representan grupos externos) y 312 caracteres. Los individuos secuenciados representan nueve localidades de

*M. giganteum*, dos de ellas provenientes de Estados Unidos y el resto de México; también se obtuvieron cuatro poblaciones de *M. lamothei*, todas de México. De las especies de proteocefálidos para las que existen secuencias del *Cox I* en GenBank, se seleccionó a dos taxones de acuerdo a las relaciones filogenéticas de *Megathylacoides* spp. dentro del Orden Proteocefalidea, para emplearlos como grupos externos (Rosas-Valdez et al., 2004).

En los análisis filogenéticos en sistemática molecular los métodos pueden caer en errores o inconsistencias como la atracción de ramas largas en Máxima Parsimonia o la repulsión de ramas largas en Máxima Verosimilitud (Felsenstein, 2004), por esta razón empleamos tres diferentes análisis para comparar y detectar posibles inconsistencias.

El análisis filogenético basado en Máxima Parsimonia (MP) se realizó en el programa PAUP versión 4.0b10 (Swofford, 2002). Este análisis consistió en una búsqueda heurística, cuyo árbol de inicio se obtuvo con la opción ‘stepwise adition’. La adición de secuencias fue al azar con 1000 réplicas utilizando el algoritmo tree-bisection-reconnection (TBR). Para evaluar el apoyo de las ramas, se realizaron las pruebas de bootstrap en PAUP y el índice de decaimiento de ramas en TreeRoot (Sorenson y Franzosa, 2007).

El análisis basado en Máxima Verosimilitud (por sus siglas en inglés ML) también fue realizado en PAUP, el modelo de substitución que mejor se adecuó a los datos fue seleccionado por el criterio de Akaique en Modeltest (Posada y Crandall, 1998). El modelo seleccionado fue HKY85+G. El análisis consistió de una búsqueda heurística, la adición de secuencias fue al azar y se realizaron 10 réplicas, el algoritmo utilizado fue tree-bisection-reconnection (TBR). Para evaluar el apoyo de las ramas, también se realizó una prueba de bootstrap de 100 replicas, con 10 replicas de la secuencia de adición al azar.

Finalmente, para el análisis basado en Inferencia Bayesiana (IB) se utilizó el programa Mr. Bayes 3.0b4 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). En este análisis se empleó el mismo modelo

de sustitución utilizado en ML. El análisis consistió de una búsqueda doble de 5,000,000 de generaciones, se realizó un muestreo cada 1000 generaciones. El “burn in” fue detectado mediante una grafica de los valores de Verosimilitud por generación y se estableció en la generación 150,000.

## **Resultados**

En el análisis filogenético de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. con MP, 215 caracteres son constantes, 9 son variables no informativos y 88 fueron informativos. Este análisis encontró cuatro árboles más parsimoniosos, con una longitud de 184 pasos. El índice de consistencia para los cuatro árboles fue de 0.73, el índice de retención fue de 0.92 y el índice de consistencia reescalado fue de 0.68. Las poblaciones de las especies de *Megathylacoides* empleadas en el presente estudio resultaron monofiléticas; la Figura 3 muestra el consenso estricto resultado de los cuatro árboles. Las poblaciones se agruparon en cinco clados: 1) Presa Falcón (Tamaulipas), 2) Lago San Juanico (Mich.) y Lago Chapala (Jal.), 3) Río Grijalva en Aztlán, Río Carrizal (Tab.) y Cerro de Oro (Ver.) 4) Ríos Nemaha y Platter (E. U.) y 5) Presa Vicente Guerrero (Tamps.), Ríos Tunal y Nazas (Dgo.) y Huetamo (Mich.). La variabilidad nucleotídica entre las poblaciones de *Megathylacoides* spp. empleadas en el presente estudio se muestran en la Tabla 3. El análisis de ML resultó en un árbol con un valor de verosimilitud de  $-\ln=1224.99254$ . Las poblaciones de *Megathylacoides* spp. también resultaron monofiléticas en este análisis, sin embargo en este caso se recuperaron siete clados organizados casi de la misma manera que con MP, aunque con mayor resolución. Las diferencias entre MP y ML radican en la posición del clado de Buenavista y Pantepec, que en el caso de ML resultó hermano del clado de Chapala, Mezcala y San Juanico, y en la resolución de la politomía entre los clados de Nemaha y Platter (Estados Unidos), Huetamo y el clado formado por Vicente Guerrero, Río Tunal y Río Nazas (ver Figuras 3 y 4). Finalmente, el resultado del análisis basado en IB coincidió con los anteriores recuperando la monofilia de las

poblaciones de *Megathylacoides* spp. y además también obtuvo siete clados como el análisis de ML. La diferencia de los resultados en comparación con MP y ML radica en las relaciones que guardan estos clados, donde existe una politomía entre algunos de ellos (ver Figura 5).

## **Discusión**

Los tres métodos empleados mostraron que las poblaciones de *Megathylacoides* spp. son monofiléticas y además también que los clados de la mayoría de las poblaciones tienen valores altos de Bootstrap (MP y ML), decaimiento de ramas (MP) y de probabilidades posteriores (ver Figuras 3, 4 y 5). Cuando sustituimos los nombres de las poblaciones con los nombres de las especies nominales de *Megathylacoides*, observamos que las relaciones no recuperaron la monofilia de éstas y que ambas son un grupo parafilético (Figura 6). Las diferencias entre las especies *M. giganteum* y *M. lamothei* fluctúan entre 9.9 y 13.7%, mientras que la variación intraespecífica oscila entre 7.3 y el 16% para *M. giganteum* y del 10.2% para *M. lamothei*. Las poblaciones de *M. giganteum* de Vicente Guerrero, Nazas y Mezquital (con secuencias casi idénticas) solo presentan una diferencia del 2.5% con respecto a *M. lamothei* de Huetamo. Estos valores en conjunto con las topologías obtenidas, muestran que no existe una clara diferenciación interespecífica. Vilas et al. (2005) proponen al *Cox I* como un marcador que puede generar datos en la prospección molecular en la búsqueda de especies crípticas. La variación intraespecífica señalada en su estudio indica que puede ocurrir hasta en un 3% y también señalan que si la comparación de secuencias entre individuos de una supuesta población tienen una variación por arriba del 5%, sean sujetas a observación adicional y que este valor puede ser evidencia de una posible especiación críptica. En los datos obtenidos en este estudio, la variación intraclado fue del 0.6 al 2.5%, mientras que las diferencias interclados van del 9.9 al 16% (ver Tabla 3). Un dato adicional es que estos clados presentan valores de apoyo de ramas altos en los tres métodos (Figuras 3, 4 y 5). En cuanto a la distribución, los clados corresponden parcialmente con ciertas

cuenca hidrológica, tal es el caso del Río Bravo (Presa Falcón), Lerma-Santiago (Chapala y Mezcala), el Río Tuxpan (Pantepec y Buenavista), los ríos Papaloapan y Usumacinta (Papaloapan, Carrizal y Aztlan), Ríos Nemaha y Platter (localidades con los mismos nombres). Dos casos difieren de este esquema: el primero es en el clado del Lerma-Santiago, donde se incluye San Juanico que a pesar de que forma parte de la cuenca del Río Balsas, tiene una composición íctica lermense (Álvarez del Villar, 1972) y el segundo es el clado que incluye a los ríos Nazas, Mezquital y Soto La Marina (San Pedro Jicorica, Río Tunal y Vicente Guerrero, respectivamente) en el que se incluye el Río Balsas (Huetamo). Por último, casi todos los clados corresponden a una especie de huésped distinta (Figura 3), sin embargo nuevamente San Juanico y Huetamo, son la excepción. Estos datos en conjunto (filogenia, diferencias intra e interclados, geografía y huésped al que parasitan) nos sugieren que cada uno de los clados representa un taxon diferente y por lo tanto una especie críptica, sin embargo consideramos que es necesario examinar de manera detallada la morfología de los ejemplares, en busca de alguna característica que apoye la independencia de cada clado.

El cladograma de áreas resultado de las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. se muestra en la Figura 7. Este cladograma se dividió en dos partes para ilustrar las relaciones entre las áreas involucradas que aparentemente tienen relaciones complejas desde el punto de vista geográfico. En principio, la politomía del cladograma involucra tres regiones de Norteamérica, la parte central de Estados Unidos, el Altiplano mexicano y la depresión del Balsas. Este resultado indica que existe una conexión biogeográfica entre el norte del país y la parte central de Estados Unidos, a su vez, la conexión biogeográfica de los helmintos parásitos de ictalúridos de México y los de ictalúridos de regiones más al norte, fué propuesto previamente mediante un estudio panbiogeográfico (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005). Estas áreas resultaron hermanas del clado del sureste de México, Rosas-Valdez y Pérez

Ponce de León (2008) encontraron un trazo generalizado que concuerda parcialmente con estas relaciones entre áreas. Este trazo generalizado también involucra las regiones biogeográficas Golfo de México, Depresión del Balsas y Altiplano mexicano. En la segunda parte del cladograma encontramos que tres regiones son hermanas del clado anterior, el Río Tuxpan, el Río Lerma-Santiago y el Río Bravo son sucesivamente hermanos, relacionando así la provincia del Golfo de México, el Eje Volcánico Transmexicano y la provincia Tamaulipas. En este caso, las relaciones entre estas áreas son inconsistentes con el estudio panbiogeográfico (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). A manera de conclusión podemos decir que la hipótesis de homología primaria se corroboró parcialmente con las relaciones de las poblaciones de *Megathylacoides* spp.

### **Agradecimientos**

Omar Domínguez (UMSNH), Rodolfo Pérez, Elizabeth Martínez, Ulises Razo, Lorena Garrido, Berenit Mendoza y Florencia Bertoni (IBUNAM) colaboraron en el trabajo de recolecta de los huéspedes y parásitos. Anindo Choudhury amablemente proporcionó ejemplares provenientes de Estados Unidos y Canadá. Virginia León permitió el uso del laboratorio de Biología Molecular en el Instituto de Biología, UNAM y Laura Márquez proporcionó ayuda técnica en la obtención de las secuencias. R. R. V. agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado. Este estudio realizado con el apoyo financiero otorgado a G. P. P. de L a través de los proyectos IN220605 e IN209608 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM), 47233 del CONACyT y el FM001 de CONABIO.



## Literatura citada

- Álvarez del Villar, J. 1972. Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola de Michoacán. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 155-161.
- Bowles, J. Blair D. y McManus, D. P. 1992. Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing. *Molecular and Biochemical Parasitology* 54: 165–174.
- Jones, A. W., C. Kerley y K. E. Sneed. 1956. New species and a new subgenus of *Corallobothrium* (Cestoda, Proteocephala) from catfishes of the Mississippi basin. *Journal of the Tennessee Academy of Sciences* 31:179-185.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Ser.* 41:95-98.
- Haukisalmi, V., Wickström, L. M., Henttonen, H., Hantula, J., y Gubányi, A. 2004. Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paranoplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus voles* (Arvicolinae). *Zoologica Scripta* 33: 277–290.
- Haukisalmi, V., Hardman, L. M., Hardman, M., Laakkonen, J., Niemimaa, J., Henttonen, H. 2007. Morphological and molecular characterization of *Paranoplocephala buryatiensis* n. sp. and *P. longivaginata* Chechulin & Gulyaev, 1998 (Cestoda: Anoplocephalidae) in voles of the genus *Clethrionomys*. *Systematic Parasitology* 66:55–71.
- Hillis, D., B.K. Mable, and C. Moritz. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. *In* Molecular systematics, D. Hillis, C. Moritz, and B.K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 321-383.
- Hoffman, G. L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Cornell University Press,

Ithaca, New York. 539 p.

Pérez-Ponce de León, G. y Choudhury, A. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: Empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.

Posada, D. y Crandall, K. A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 9: 817-818.

Rosas-Valdez R, Choudhury A. and Pérez-Ponce de León G. 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from north american ictalurid fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology*. 90 1123-1127.

Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León G. 2005. Biogeografía Histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en America del Norte: Una hipótesis preliminar empleando el método Panbiogeográfico. p 217-226. In: Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Eds. Llorente Bousquets y Morrone J. J. CYTED-UNAM-CONABIO.

Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury and G. Pérez-Ponce de León. 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species composition and biogeographical affinities. *Comparative Parasitology* 74: 204-210.

Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En prensa.

Scholz, T., Rosas, V. R., Pérez-Ponce de León, G., Choudhury, A. y de Chambrier, A. 2003. Taxonomic status of *Choanoscolex lamothei* García-Prieto, 1990 (Cestoda:

Proteocephalidea) using morphological and molecular evidence. *Journal of Parasitology* 89: 1212–1219.

Sorenson, M. D. y Franzosa, E. A. 2007. TreeRot, version 3. Boston University, Boston, MA.

Swofford, D. L. 2002. PAUP 4.0b10. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Vilas, R., Criscione, C. D. y Blouin, M. S. 2005. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites. *Parasitology* 6: 839.

Tabla 1. Huéspedes, localidades y estados de la República Mexicana para las poblaciones de *Megathylacoides giganteum* empleadas en el presente estudio.

Huésped	Localidad	Estado
<i>Ictalurus dugesii</i>	Lago de Chapala <sup>1</sup>	Jalisco
	Presa San Juanico <sup>1</sup>	Michoacán
<i>I. punctatus</i>	Presa Falcón <sup>2</sup>	Tamaulipas
	Presa Vicente Guerrero	Tamaulipas
	Río Pantepec <sup>2</sup>	Veracruz
	Buenvista <sup>2</sup>	Veracruz
	Presa Falcón <sup>2</sup>	Tamaulipas
<i>Ictalurus</i> sp. <sup>3</sup>	San Pedro Jicorica <sup>3</sup>	Durango

Referencias: <sup>1</sup> Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; <sup>2</sup> Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008. <sup>3</sup> Nueva localidad <sup>4</sup> Los bagres del Río Tunal y del Río Nazas (San Pedro Jicorica) son especies de *Ictalurus* aún no descritas.

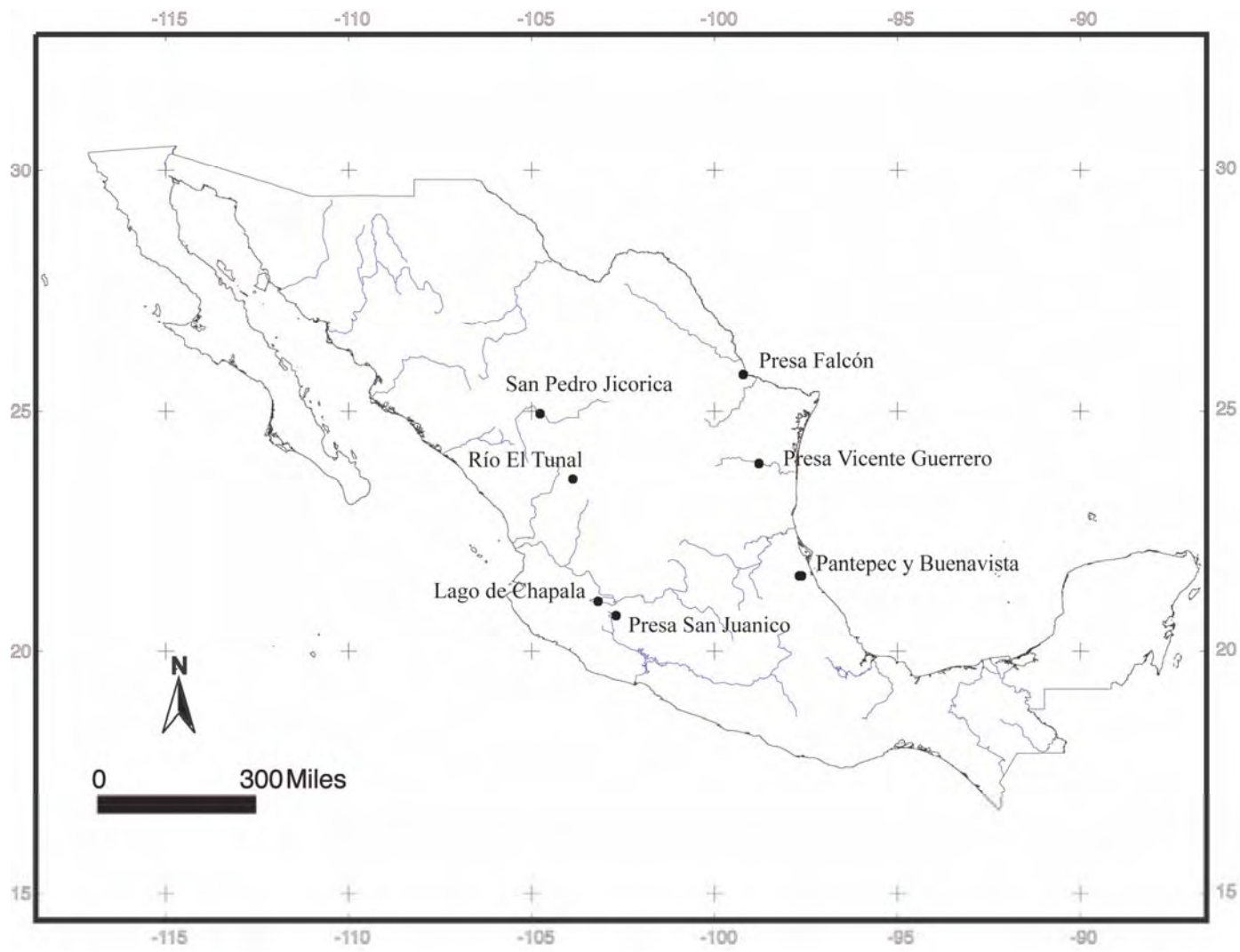


Figura 1. Mapa de México mostrando las localidades donde se distribuye *M. giganteum*.

Tabla 2. Huéspedes, localidades, estados de la República Mexicana y obtención de secuencias de ADN para las poblaciones de *Megathylacoides lamothei* empleadas en el presente estudio.

Huésped	Localidad	Estado
<i>Ictalurus furcatus</i>	Presa Cerro de Oro <sup>1</sup>	Oaxaca
	Tlacotalpan <sup>1</sup>	Oaxaca
	Aztlan <sup>4</sup>	Tabasco
<i>Ictalurus balsanus</i>	Huetamo <sup>6</sup>	Michoacán

Referencias: <sup>1</sup> Scholz et al. (2003); <sup>2</sup> García-Prieto (1990) <sup>3</sup> Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002); <sup>4</sup> Rosas-Valdez et al. (2004); <sup>5</sup> Rosas-Valdez et al. (2007); <sup>6</sup> Rosas-Valdez et al. (2008).

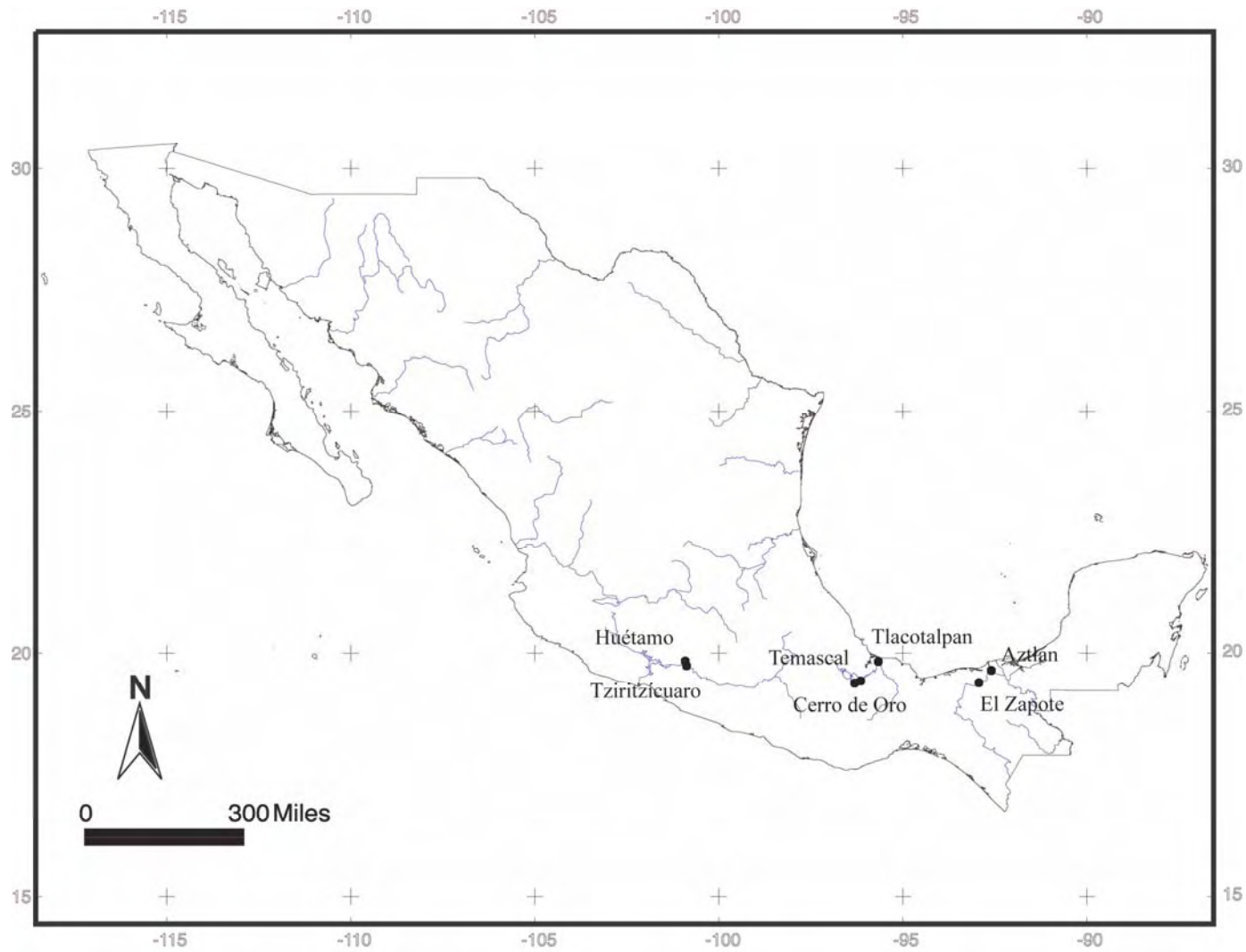


Figura 2. Mapa de México mostrando las localidades donde se distribuye *M. lamothei*.

Tabla 3. Diferencias pareadas de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. utilizadas en el estudio, el triángulo superior es para las diferencias absolutas y el inferior indica el porcentaje.

Poblaciones de <i>Megathylacoides</i> spp.	1	2	3	4	5	6	7
1. <i>M. lamothei</i> Carrizal <sup>1</sup> /Aztlan <sup>1</sup> /Cerro de Oro <sup>1</sup>	-	31	35	43	38	32	43
2. <i>M. giganteum</i> Vicente Guerrero <sup>2</sup> /Nazas <sup>3</sup> /Mezquital <sup>3</sup>	9.9-10.2	-	23	44	36	8	41
3. <i>M. giganteum</i> Nemaha <sup>2</sup> /Platter <sup>2</sup>	11.2	7.3	-	51	42	23	50
4. <i>M. giganteum</i> Pantepec <sup>3</sup> /Buenavista <sup>3</sup>	13.7	14.1	16.3	-	41	44	43
5. <i>M. giganteum</i> Chapala <sup>4</sup> /Mezcala <sup>4</sup> /San Juanico <sup>2</sup>	12.1	11.5	13.4	13.1	-	35	39-41
6. <i>M. lamothei</i> Huetamo <sup>5</sup>	10.2	2.5	7.3	14.1	11.2	-	43
7. <i>M. giganteum</i> Presa Falcón <sup>2</sup>	13.7	13.1	16	13.7	12.5- 13	13.7	-

Huéspedes: <sup>1</sup>*I. furcatus*, <sup>2</sup>*I. punctatus*; <sup>3</sup>*I. sp.*, <sup>4</sup>*I. dugesii sp.*; <sup>5</sup>*Ictalurus balsanus*



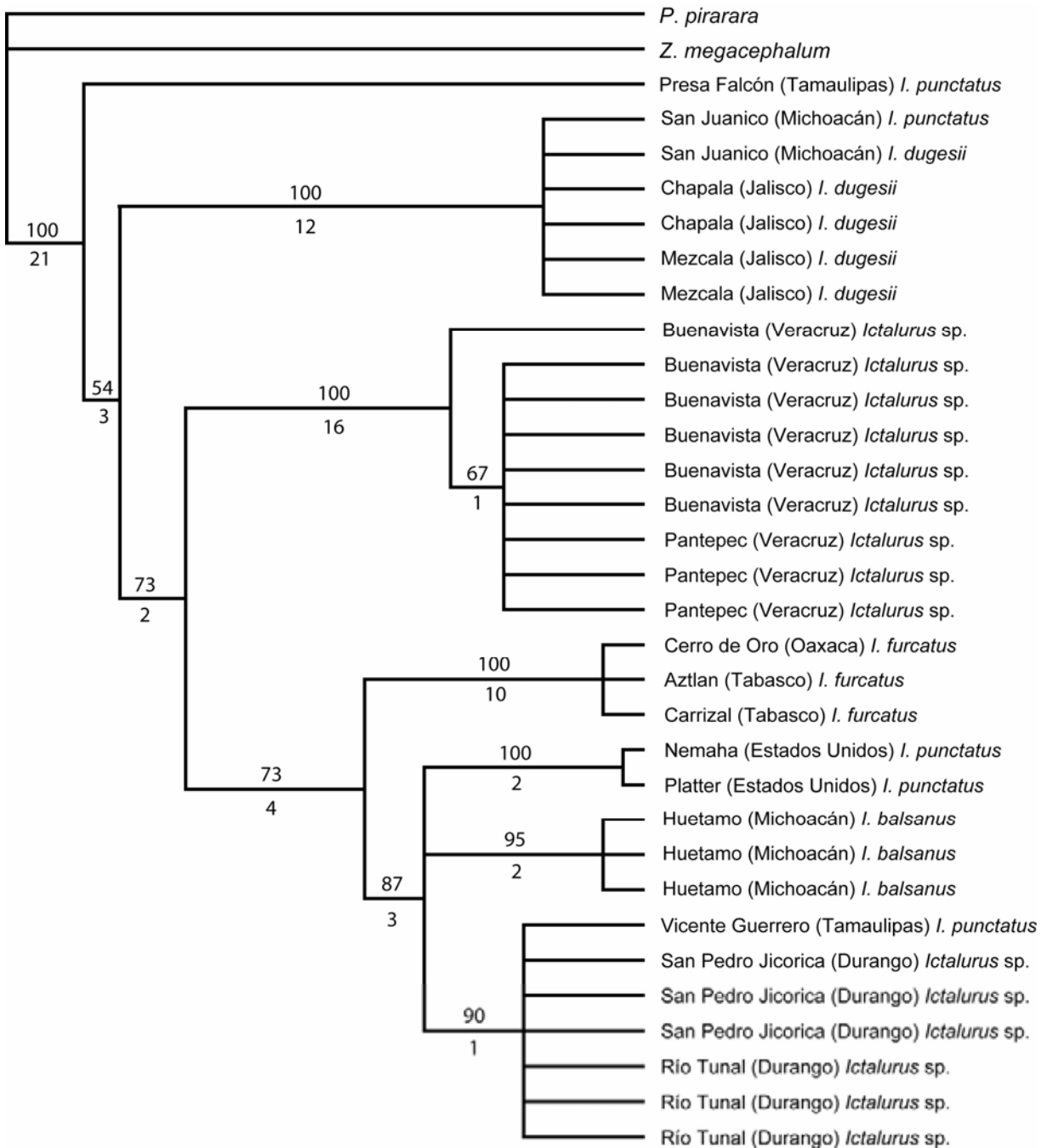


Figura 3. Cladograma de consenso estricto del análisis de MP, de las relaciones de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. Los números encima de las ramas indican el apoyo de bootstrap y los valores por debajo indican los valores de decaimiento de ramas. Entre paréntesis se indica el estado donde se encuentra la localidad y además, el huésped al que parasitan.

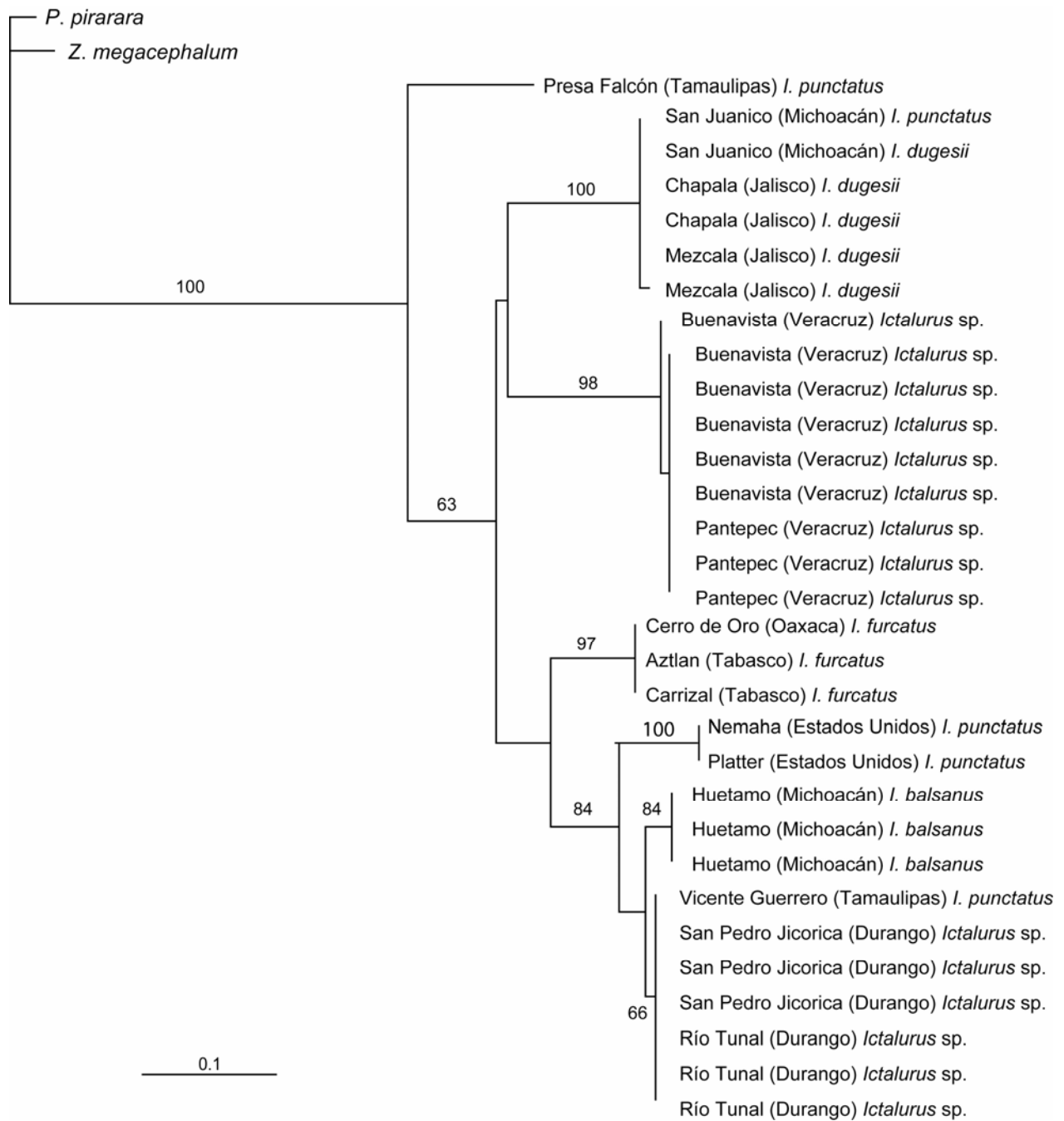


Figura 4. Filograma resultado del análisis de ML, de las relaciones entre las poblaciones de *Megathylacoides* spp.

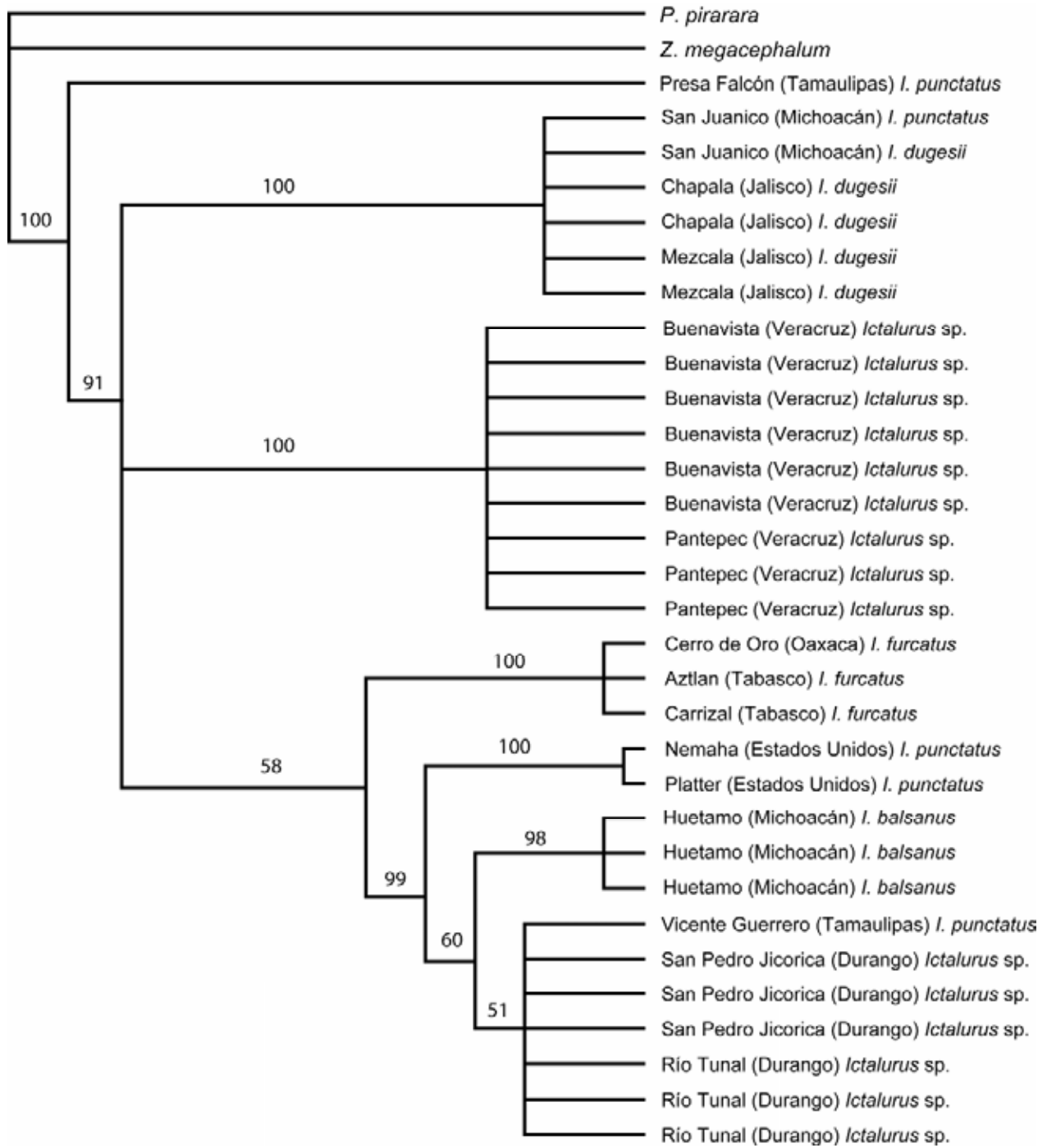


Figura 5. Consenso de mayoría resultado del análisis de IB de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. Los valores sobre las ramas indican los valores de probabilidades posteriores.

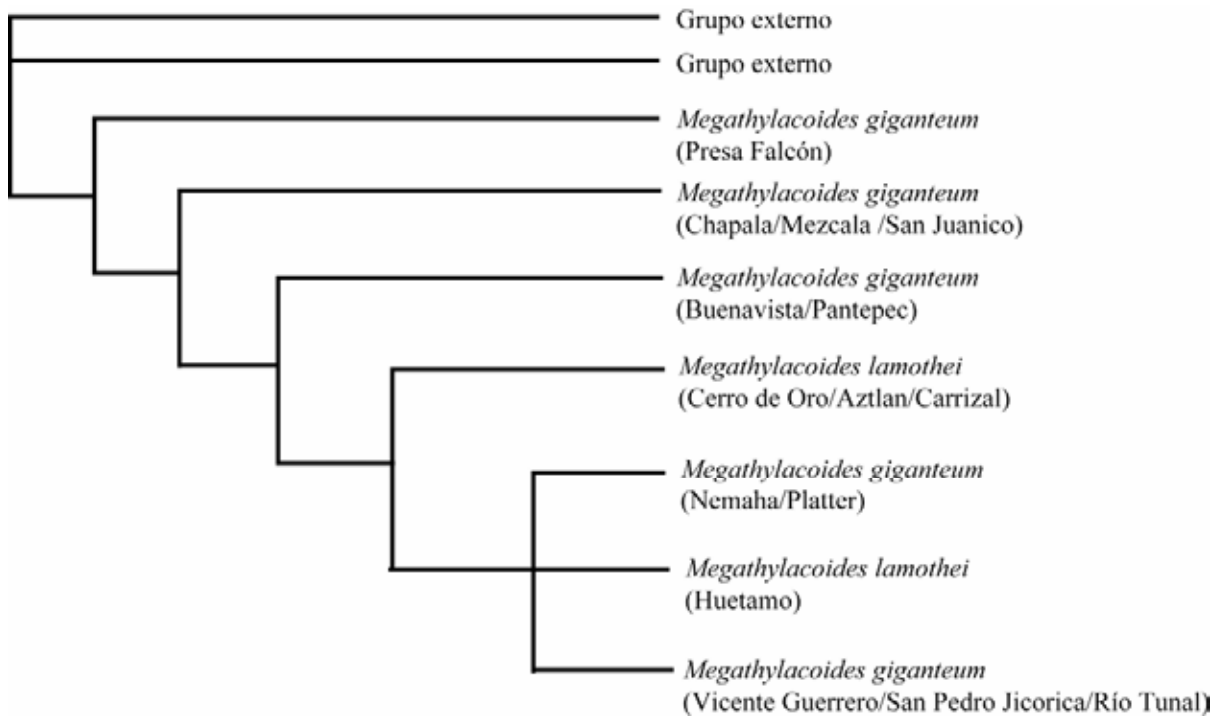


Figura 6. Relaciones filogenéticas de las especies de *Megathylacoides* spp. basadas en el consenso estricto de MP.

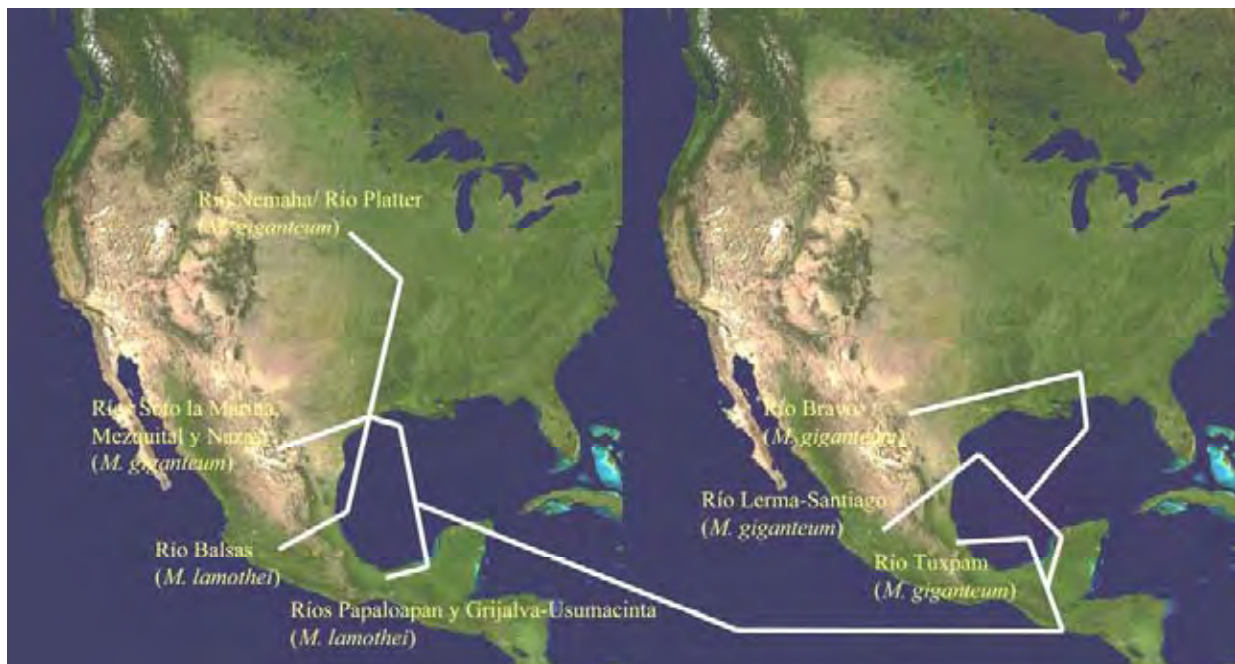


Figura 7. Cladograma de áreas de las relaciones de las poblaciones de *Megathylacoides* spp. superpuesto en un mapa de América del Norte.

### **Subcapítulo III. Análisis Biogeográfico Cladista preliminar de algunas especies de helmintos parásitos de ictalúridos de México.**

#### **Introducción**

La complejidad biótica de México ocasiona que se considere como una de las regiones del mundo más interesantes desde el punto de vista biogeográfico. Esta complejidad es el resultado de varios factores, entre los que destaca la presencia de 3 componentes bióticos Neártico, Neotropical y de Transición (Morrone, 2005). Diversos estudios han empleado métodos de Biogeografía histórica con el objetivo de dilucidar las relaciones entre áreas de endemismo en México (un resumen de éstos se puede consultar en Morrone, 2005). En cuanto a los métodos empleados en estos estudios, destacaremos que algunos han empleado análisis de biogeografía cladística, estos estudios involucran diversos taxones y diversas áreas de nuestro país (Zink et al. 2000; Flores Villela y Goyenechea, 2001; Marshall y Liebherr, 2000; Domínguez-Domínguez et al. 2005; Escalante et al. 2007 entre otros autores). Sin embargo, el presente estudio representa el primero que utiliza relaciones filogenéticas de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas.

A partir de las filogenias de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y *Megathylacoides* spp. obtenidas previamente, realizamos un estudio de biogeografía cladista con la finalidad de obtener una hipótesis de relaciones entre las áreas donde se distribuyen estos parásitos. Estos taxones pertenecen al grupo de parásitos principales de ictalúridos y como se ha argumentado con anterioridad, son elementos sólidos para utilizarse en un análisis biogeográfico cladístico (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005; 2008). Las regiones del país involucradas en este análisis incluyen principalmente zonas reconocidas dentro del componente Neártico y algunas otras del componente Neotropical. Además, las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri* y de *Megathylacoides* spp. empleadas en el presente estudio, también representan provincias biogeográficas correspondientes a diversas partes de México. Considerando la regionalización

propuesta por Morrone (2005), encontramos que las provincias Altiplano Mexicano, Tamaulipas, Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Golfo de México, están representadas por las localidades que se incluyen en los análisis filogenéticos (ver Tabla y Figura 1).

De esta manera, el objetivo del presente estudio es generar una hipótesis de biogeografía cladista a partir del análisis de dos grupos de helmintos parásitos de ictalúridos de México y contrastar la hipótesis de relaciones de áreas obtenida con las generadas en estudios previos.

Las hipótesis de relaciones entre poblaciones de las especies de *Megathylacoides* y de *Phyllodistomum lacustri*, fueron utilizadas en un análisis biogeográfico basado en el Análisis de Parsimonia de Brooks (Brooks, 1981, 1985, 1990; Brooks et al. 2001). Este método fue seleccionado debido a que además de ser uno de los métodos más utilizados en biogeografía, también han demostrado poseer diferentes propiedades de acuerdo a los datos analizados (Dowling, 2002; Brooks y McLennan, 2001).

## **Métodos**

Las hipótesis filogenéticas empleadas, la numeración de los taxones y nodos y las matrices de datos se presentan en el Anexo 1a, 1b, 1c y 1d. A partir de estos cladogramas se elaboraron las matrices de datos de los Análisis de Parsimonia de Brooks Primario (BPA1) y secundario (BPA2) de acuerdo con el método propuesto por Brooks et al. (2001). El análisis de Máxima parsimonia se efectuó en el programa PAUP (Swofford, 2002) mediante una búsqueda de tipo “Branch-and-bound” y los caracteres se consideraron desordenados.

## **Resultados**

El resultado del análisis de BPA1 se muestra en la figura 2. Éste es el árbol de consenso estricto resultado de 42 árboles más parsimoniosos con una longitud de 34. En este consenso se obtuvieron dos clados, uno correspondiente a las cuencas hidrológicas del sureste de México (Río

Papaloapan +Río Grijalva) y otro que incluye tres cuencas Hidrológicas del Norte de México (Río Mezquital +Río Nazas +Río Soto La Marina) y el Río Balsas. El resto de las cuencas hidrológicas resultó en una politomía basal, con excepción del Río Lerma-Santiago que resultó el grupo hermano de todos. Para resolver las inconsistencias decidimos duplicar áreas como se propone en el método del BPA secundario. De acuerdo con Brooks et al. (2001), la duplicación de áreas no se realiza de manera arbitraria y un criterio que se debe utilizar cuando hacemos el BPA2, es duplicar lo menos posible. Sin embargo las duplicaciones hechas para cada una de las áreas que resultaron en politomía, no la resuelven. De esta manera el análisis de todas las áreas susceptibles a duplicación, resultó en un solo árbol de longitud 31 (Figura 3).

## **Discusión**

Además de la topología de las filogenias, las inconsistencias de los cladogramas son los factores que provocan una limitada resolución del BPA1, de las 13 áreas involucradas, sólo cinco comparten ambos parásitos que son los ríos Balsas, Nazas, Nemaha, Mezquital y Tuxpan. De esta manera, éstas inconsistencias resultan en una ausencia de patrón biogeográfico y reflejan las diferentes historias de los grupos analizados. A pesar de que este grupo de parásitos son representantes de la fauna principal de ictalúridos de México, también presentan diferencias en cuanto a preferencia hospedatoria, distribución, variaciones genéticas y relaciones entre los individuos de sus poblaciones (ver Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008 y filogenias en subcapítulos anteriores). Estas diferencias adicionan complejidad al estudio de los helmintos parásitos de ictalúridos, pues considerando que son representantes (junto con sus huéspedes) del componente Neártico, los resultados generales de este trabajo muestran que no existe un patrón general. Brooks y McLennan (2002) señalan que existe una regla en este tipo de estudios, la regla de los tres árboles, ésta señala que es necesario tener al menos tres hipótesis filogenéticas para este tipo de estudios. Por esta razón consideramos necesaria la implementación de al menos un

tercer grupo de organismos que nos ayude en la resolución de este análisis previo. Lundberg (1992) reconoció dos clados en un análisis filogenético de las especies de *Ictalurus*. Considerando estos dos clados, *Phyllodistomum lacustri* es parásita de especies del clado 'punctatus', mientras las especies de *Megathylacoides* se encuentran parasitando a miembros de ambos clados 'punctatus' y 'furcatus' (Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2008). Si bien los helmintos parecen tener una preferencia hospedatoria y distribución asociada a cierto grupo de especies, las relaciones filogenéticas del género *Ictalurus* permanecen sin resolver e inclusive se complican aún más ante la posibilidad de un incremento en la diversidad alfa de este grupo en nuestro país (ver Miller et al. 2005). De esta manera, consideramos que una hipótesis filogenética resuelta del género *Ictalurus*, puede aportar información valiosa en la búsqueda de los patrones en este grupo de parásitos y resolver si en verdad existe una historia asociada, ya no a nivel de familia de huéspedes sino tal vez inclusive a un nivel específico. Esto se puede observar claramente en el cladograma de BPA1, pues los clados que resultaron, se encuentran también en la hipótesis filogenética de *Megathylacoides* spp., es decir, son elemento idénticos de una de las dos hipótesis utilizadas. El resto de las áreas que permanecen en politomía son precisamente las áreas en que se codistribuyen los parásitos. Su nula resolución (o ausencia de patrón general) es un elemento que refuerza las consideraciones anteriormente expuestas.

En el análisis de BPA2 se obtuvo una mejor resolución, pero nuevamente se observa que las relaciones obtenidas entre áreas son resultado de las relaciones de cada hipótesis filogenética. Las duplicaciones de todas las áreas comunes entre los taxones, resultaron en un cladograma de áreas que representa de manera fidedigna las dos filogenias (Figura 3). Nuevamente el BPA2 refuerza la hipótesis de una independencia en los eventos de cladogenésis de las filogenias y, en concreto que ambos grupos de parásitos tienen historias distintas.



Los problemas en biogeografía cladista que no permiten encontrar una resolución en los análisis, son la ausencia de áreas, los taxones ampliamente distribuidos y las áreas redundantes (Humphries y Parenti, 1999). En este caso, las filogenias presentan áreas ausentes como son los ríos Balsas, Grijalva, Lerma-Santiago, Papaloapan, Platter y Soto La Marina (*Ph. lacustri*) y Assiniboine (*Megathylacoides* spp.); taxones ampliamente distribuidos en algunos clados de ambas filogenias (resueltos en el BPA1 y BPA2 bajo el supuesto 0, ver Anexo 1a y 1b) y distribuciones redundantes (en el caso de *Megathylacoides* spp. ver Anexo 1b). Estas inconsistencias generaron que el análisis resultara en una ausencia de patrón general que se observa en el cladograma de áreas resultante, donde la mayoría de los clados y las áreas que permanecen como ramas independientes, son idénticas a las filogenias de cada taxon. Esto indica que los helmintos parásitos de ictalúridos presentan una historia compleja y que posiblemente se encuentren asociados a la historia de los huéspedes a un nivel específico, o en su defecto, que las historias de los parásitos representen pseudo-incongruencias (ver Donoghue y Moore, 2003), es decir, patrones de diferentes edades (Humphries y Parenti, 1999).

En cuanto a la relación de áreas resultado de los análisis, difícilmente podemos realizar una hipótesis y las relaciones recaen en las filogenias de ambos taxones. El BPA1 muestra que la parte norte de México representada por las provincias de Tamaulipas, Sierra Madre Occidental y Altiplano Mexicano, presenta relaciones cercanas con Estados Unidos y Canadá, lo que concuerda con la evidencia de estudios previos que relacionan esta región de México con zonas de Estados Unidos (Liebherr, 1994; Marshall y Liebherr, 2000), ésta relación esta dada por la filogenia de *Megathylacoides* spp. Por su parte, la provincia Golfo de México se divide al menos en dos, que resultaron con relaciones diferentes, una de ellas se representa por las cuencas hidrológicas de los ríos Papaloapan y Grijalva que se encuentran en la parte sur de la provincia y que han sido reconocidas como parte del componente Neotropical (ver Morrone, 2005) y la

segunda corresponde al Río Tuxpan, estos dos componentes se hallan separados por el Eje Neovolcánico Transversal. Esta separación en dos parece ser congruente con un análisis de endemismos elaborado por Espinosa y Huidobro (2005), donde con base en el estudio de peces dulceacuícolas encontraron una división de la provincia debido a este rasgo geológico.

De esta manera, los resultados obtenidos en este estudio son un ejemplo de la complejidad de las historias de los helmintos parásitos de ictalúridos aún cuando forman parte de la fauna principal de los ictalúridos. Por esta razón, consideramos importante la resolución de la filogenia del género *Ictalurus* y la incorporación de nuevas hipótesis filogenéticas de más especies de helmintos parásitos de ictalúridos que nos permitan contrastar sus historias con las de los ya incorporados a este estudio y con esto generar una historia biogeográfica y evolutiva más robusta de estos asociados.

### **Agradecimientos**

A Elizabeth Martínez por la literatura proporcionada y la discusión de algunas ideas en biogeografía. R. R. V. agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado. Este estudio realizado con el apoyo financiero otorgado a G. P. P. de L a través de los proyectos IN220605 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) y el 47233 del CONACyT.

### **Literatura citada**

- Brooks, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30, 229–249.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 660–680.
- Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution:

methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39, 14–30.

Brooks, D. R., Dowling, A. P. G., van Veller, M. G. P. and Hoberg, E. P. 2004. 'Ending a decade of deception: A valiant failure, a not so- valiant failure, and a success story', *Cladistics*, Vol. 20, pp. 32–46.

Brooks, D.R. y McLennan, D.A. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 757–767.

Brooks, D.R., Van Veller, M.G.P. y McLennan, D.A. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography* 28: 343–358.

Brooks, D.R. y McLennan, D.A. 2002. *The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery*. University of Chicago Press, Chicago.

Domínguez-Domínguez, O, I. Doadrio y G. Pérez-Ponce de León. 2006. Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1437–1447.

Donoghue M. J. y Moore B. R. 2003. Toward an Integrative Historical Biogeography. *Integr. Comp. Biol.* 43:261–270.

Dowling, A. P. G. 2002. 'Testing the accuracy of TreeMap and Brooks parsimony analyses of coevolutionary patterns using artificial associations', *Cladistics*, Vol. 18, pp. 416–435.

Escalante T., Rodríguez, G., Cao, N., Ebach M. C., y Morrone J. J. 2007. Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94:561–565.

Espinosa-Pérez, H. y L. Huidobro-Campos. 2005. Ictiogeografía de los peces dulceacuícolas de la vertiente del Golfo de México. *In Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de*

- Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED), J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. p. 295-318.
- Flores Vilella O y Goyenechea I. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. In: Johnson JD, Webb RG, Flores Vilella O (eds) Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation. The University of Texas at El Paso, El Paso, pp 171–181.
- Humphries, C. J. Y Parenti, L. R. 1999. Cladistic Biogeography Second edition: Interpreting patterns of Plant and Animal distribution. Oxford University Press. New York. 187 p.
- Liebherr, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). Canadian Entomologist 126: 841-860.
- Lundberg, J.G. 1992. The phylogeny of ictalurid catfishes: a synthesis of recent work. p 392–420. En: Mayden, R.L. (Ed.), Systematics, Historical Ecology, y North American Freshwater Fishes. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Marshall C. J. y Liebherr, J.K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. Journal of Biogeography 27:203–216.
- Miller, R.R., W.L. Minckley, and S.M. Norris. 2005. Freshwater fishes of México. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois, 490 p.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207–252.
- Rosas-Valdez, R. y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Biogeografía histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en Norteamérica: Una hipótesis preliminar utilizando el método panbiogeográfico. Llorente, J., and J.J. Morrone (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias-CONABIO. pp. 217-226.

- Rosas-Valdez R. y Pérez-Ponce de León, G. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, En prensa.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP 4.0b10. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Zink, R. M., R. C. Blackwll-Rago y F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 497-503.

Tabla 1. Poblaciones de las especies de helmintos empleadas en las hipótesis filogenéticas, cuenca hidrológica donde se distribuyen y region hidrológica a la que corresponde.

<b>Especie</b>	<b>Cuenca Hidrológica</b>	<b>Región Biogeográfica</b>
<i>Phyllodistomum lacustri</i>	Río Assiniboine	Canadá
<i>Megathylacoides lamothei</i> <i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Balsas	Depresión del Balsas
<i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Bravo	Tamaulipas
<i>M. lamothei</i>	Río Grijalva	Golfo de México
<i>M. giganteum</i>	Río Lerma Santiago	Eje Volcánico Transmexicano
<i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Mezquital	Sierra Madre Occidental
<i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Nazas	Altiplano Mexicano
<i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Nemaha	Estados Unidos
<i>M. lamothei</i>	Río Papaloapan	Golfo de México
<i>M. giganteum</i>	Río Platter	Estados Unidos
<i>M. giganteum</i>	Río Soto La Marina	Tamaulipas
<i>M. giganteum</i> <i>Ph. lacustri</i>	Río Tuxpan	Golfo de México

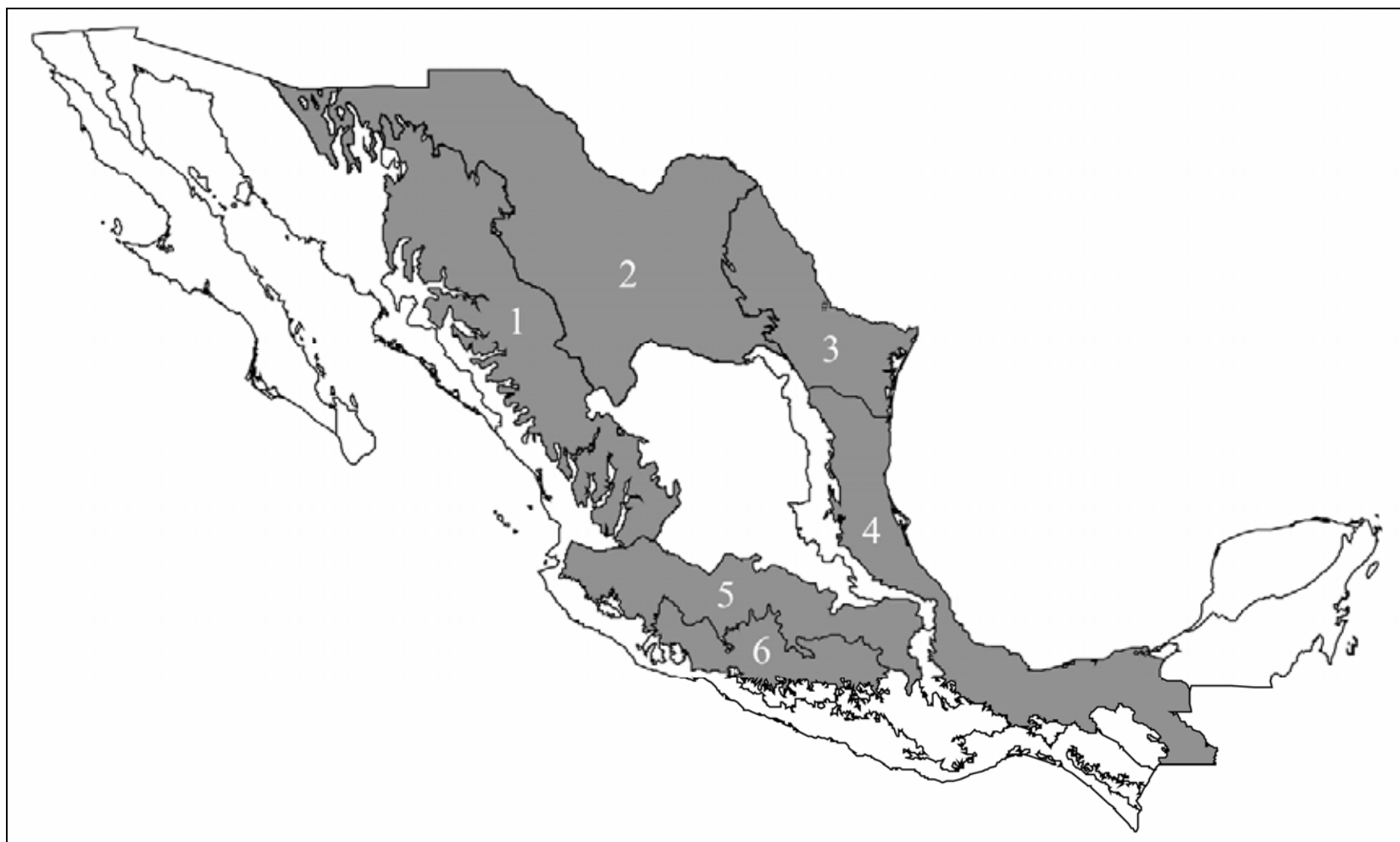


Figura 1. Regiones biogeográficas representadas por las localidades de las poblaciones de los análisis filogenéticos empleados en el presente estudio. 1. Sierra Madre Occidental, 2. Altiplano Mexicano, 3. Tamaulipas, 4. Golfo de México, 5. Cuenca del Balsas y 6. Eje Volcánico Transmexicano.

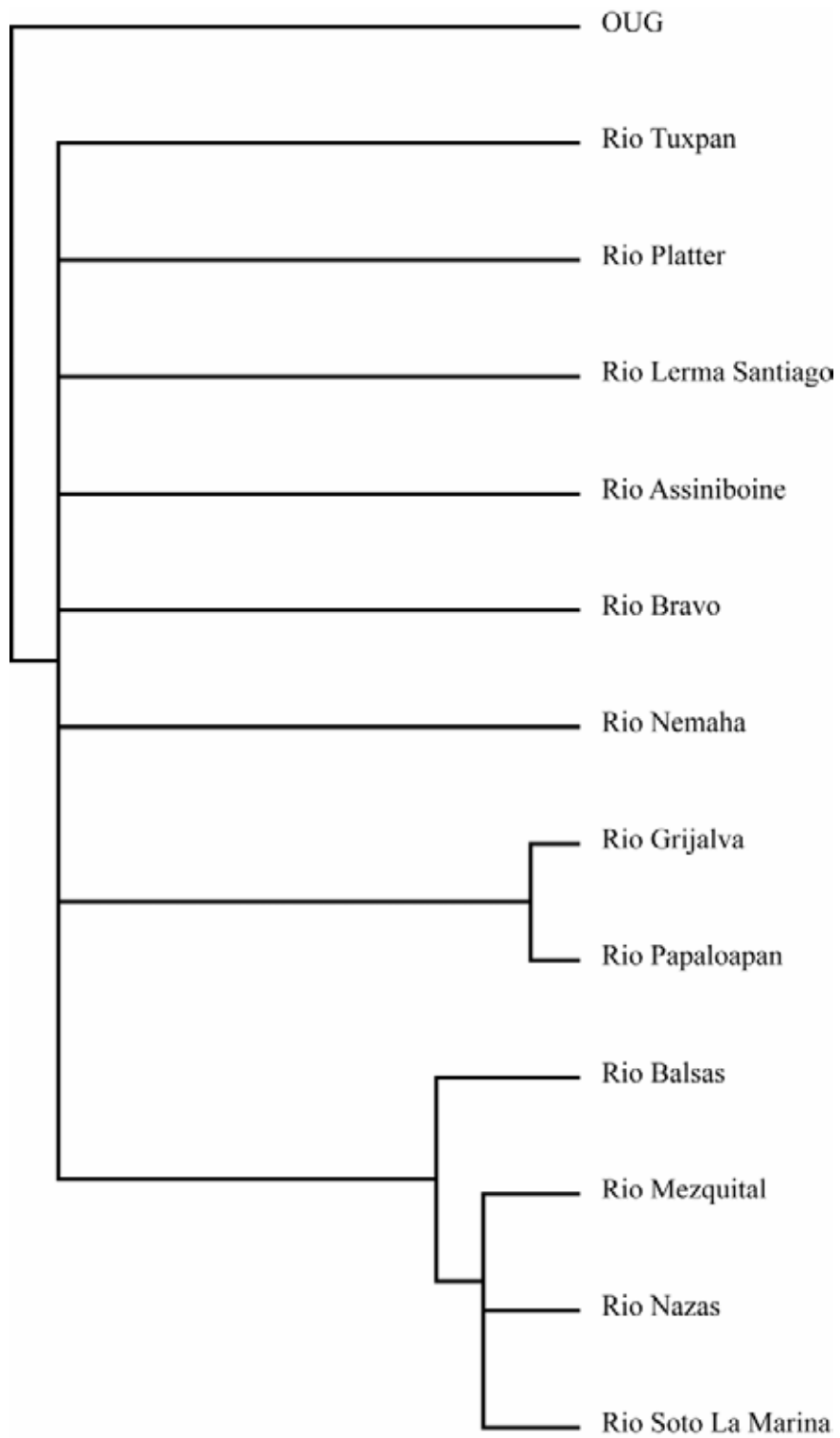


Figura 2. Cladograma de áreas resultado del analisis de BPA primario.



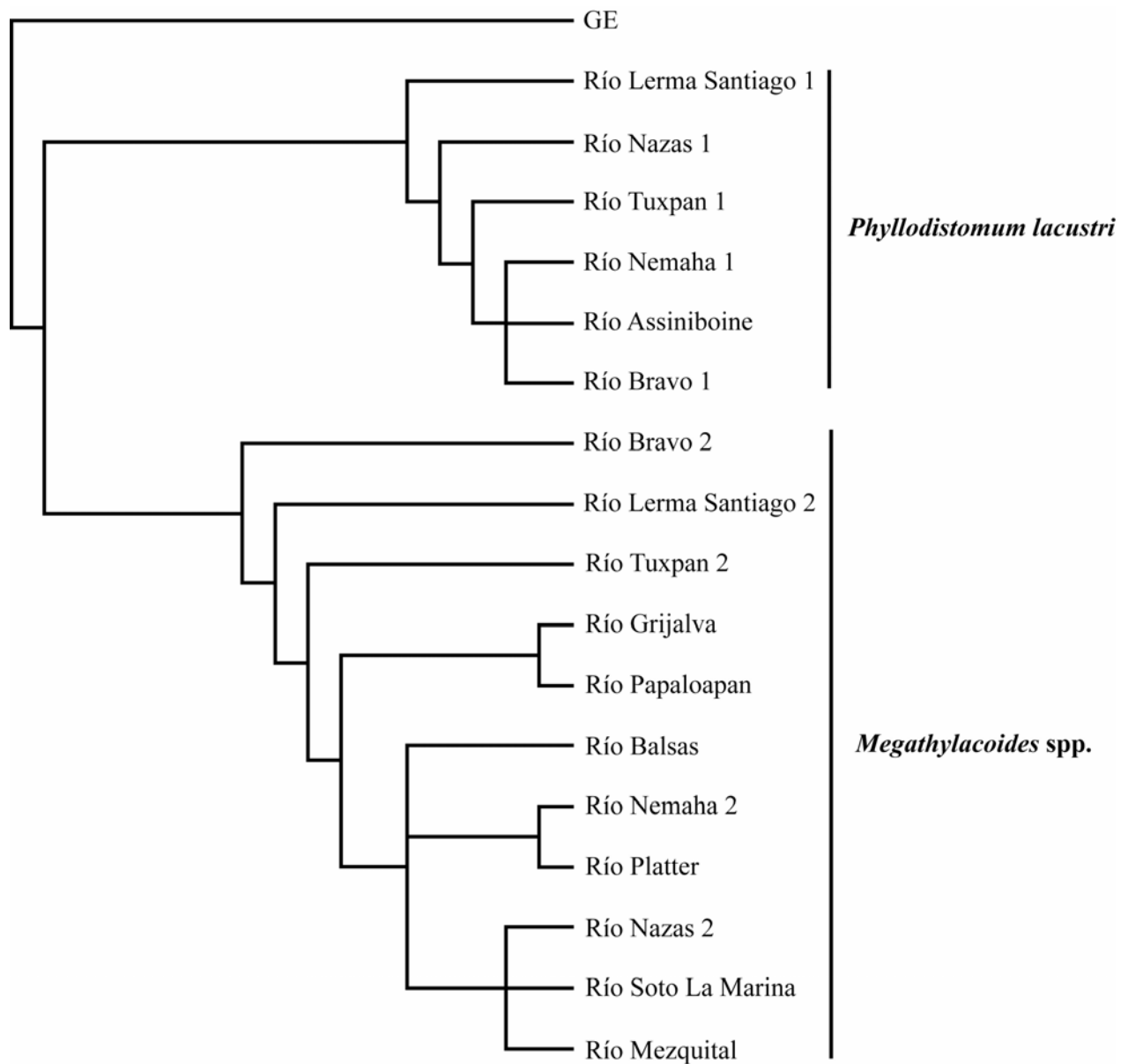
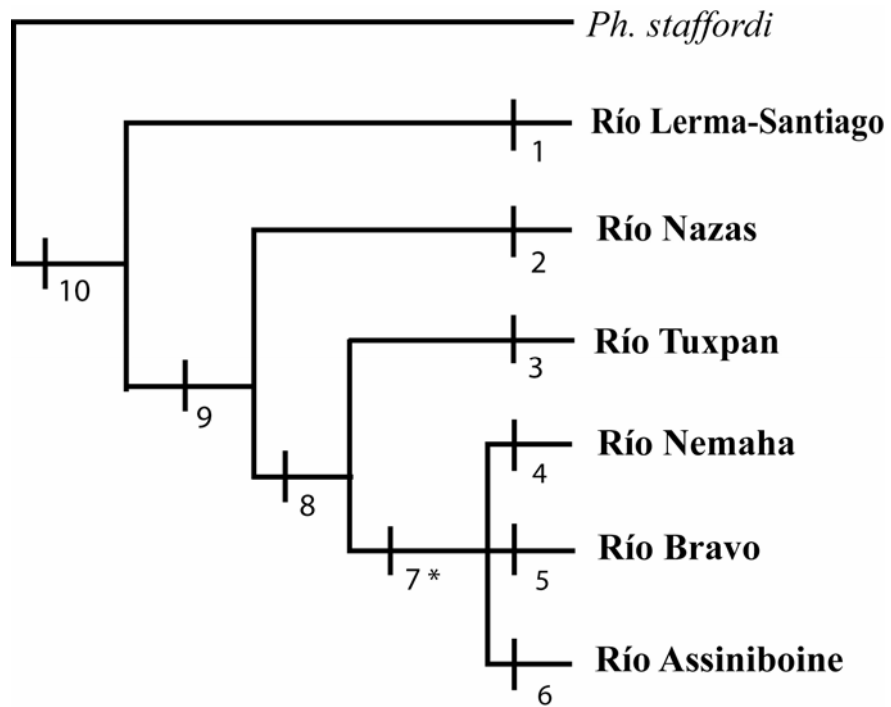


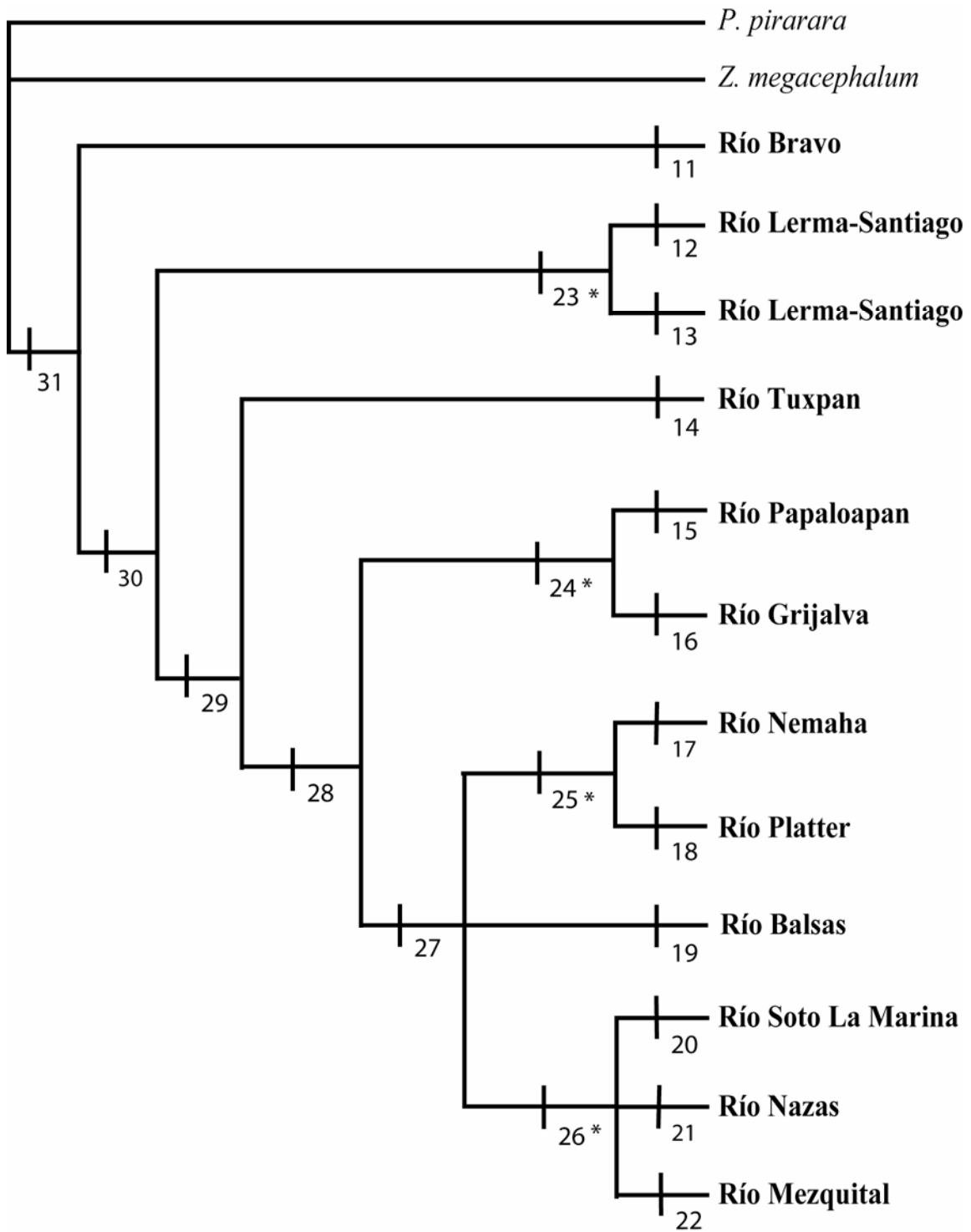
Figura 3. Cladograma de áreas resultado del analisis de BPA secundario, cada uno de los clados esta marcado con el taxon al que pertenecen las relaciones.

### Anexo 1.

a) Árbol filogenético de las relaciones entre las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri*. El asterisco representa la resolución de taxones ampliamente distribuidos mediante el supuesto 0.



b). Árbol filogenético de las relaciones entre las poblaciones de *Megathylacoides* spp. El asterisco representa la resolución de taxones ampliamente distribuidos mediante el supuesto 0.



c) Matriz de datos del análisis de BPA primario.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
OUG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Balsas	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Nazas	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Tuxpan	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Nemaha	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Río Bravo	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Assiniboine	0	0	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Lerma Santiago	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Grijalva	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Papaloapan	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Platter	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Mezquital	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Soto La Marina	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

d) Matriz de datos del análisis de BPA secundario.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
OUG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Balsas	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Nazas 1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Nazas 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Tuxpan 1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Tuxpan 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Nemaha 1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Nemaha 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Bravo 1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Bravo 2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Assiniboine	0	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Lerma Santiago 1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Río Lerma Santiago 2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Río Grijalva	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Papaloapan	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Platter	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Mezquital	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Río Soto La Marina	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

## Conclusiones generales

A partir de la integración de los cuatro capítulos que conforman el presente estudio sobre la biogeografía histórica de helmintos endoparásitos de Siluriformes (Osteichthyes) Dulceacuícolas de México, se generaron las siguientes conclusiones generales:

Se estableció el registro helmintológico en 5 especies de ictalúridos y una de heptaptéridos. El inventario consiste de 89 especies de helmintos en 129 localidades de 16 estados de la República Mexicana. De éstas, 33 registros nuevos de localidades y 8 registros nuevos de huéspedes fueron resultado del trabajo de campo. La hipótesis biogeográfica basada en el método panbiogeográfico indica que existen parásitos cuya afinidad biogeográfica es congruente a la de su grupo de huéspedes. Esto confirma la hipótesis de que los parásitos y sus huéspedes llegan a tener una estrecha asociación biogeográfica, misma que se establece generalmente al nivel de familia de huéspedes en aquellas regiones donde sus representantes habitan.

El estudio de especificidad hospedatoria corroboró la presencia de helmintos principales en estos grupos de huéspedes y que éstas están asociadas a grupos de huéspedes al nivel taxonómico de familia.

En cuanto al intercambio de los helmintos entre especies de huéspedes que ocurren en simpatría (*Ictalurus furcatus* y *Rhamdia guatemalensis*), encontramos que éste es nulo en cuanto a helmintos principales, limitado en cuanto algunas especies de helmintos en estadio adulto y ocurre con mayor frecuencia en helmintos en estadio larvario.

La filogenia molecular de las poblaciones de *Phyllodistomum lacustri*, mismas que parasitan a diversas especies de huéspedes, resultó en cuatro clados bien definidos que representan en su mayoría poblaciones geográficamente aisladas. Estas poblaciones mostraron

divergencia genética que parecen estar asociadas a la distancia geográfica, sin embargo el nivel de divergencia no es suficiente como para considerarlas especies crípticas.

Las relaciones entre las poblaciones de individuos de dos especies del género *Megathylacoides* también resultaron en grupos asociados en clados, que están en su mayoría geográficamente aislados. Estos clados presentan divergencias genéticas entre si, sin embargo, para establecer los límites entre especies y la posible presencia de especies crípticas, es necesario un detallado análisis morfológico que determine si esta variación corresponde con diferencias morfológicas o exclusivamente genéticas.

La hipótesis biogeográfica generada a partir del análisis de parsimonia de Brooks secundario (BPA2) con base en las hipótesis filogenéticas de dos taxones de helmintos, reveló que no existe un patrón biogeográfico general resultado de las diferencias en la topología de los taxones a partir de los cuales se construyó el cladograma de áreas, así como de las inconsistencias biogeográficas, tales como son las áreas ausentes y los taxones ampliamente distribuidos. Estos resultados indican que la historia biogeográfica de los taxones de helmintos empleados en el presente estudio, es diferente y que es necesario incorporar datos adicionales de más grupos de parásitos, así como los de sus huéspedes.

## **Publicaciones generadas**

A continuación presentamos dos publicaciones generadas en este estudio, que no fueron incluidas en los capítulos de los resultados, pero que son citados en los mismos y también fueron resultado de las investigaciones hechas a lo largo del proyecto. La primera corresponde a un análisis panbiogeográfico de algunas especies de helmintos parásitos de ictalúridos de Norteamérica y la segunda es un listado y discusión acerca de la composición taxonómica y afinidades biogeográficas de los helmintos parásitos de *Ictalurus balsanus*, especie endémica a la cuenca del Río Balsas.

Rosas-Valdez R. y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Biogeografía Histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en America del Norte: Una hipótesis preliminar empleando el método Panbiogeográfico. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds). CYTED-UNAM-CONABIO, México, D.F. p 217-226.



# Biogeografía histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: Una hipótesis preliminar utilizando el método panbiogeográfico

Rogelio Rosas-Valdez y Gerardo Pérez-Ponce de León

En la actualidad los estudios parasitológicos se consideran de gran relevancia en las iniciativas sobre biodiversidad, no solo por el efecto deletéreo que potencialmente pueden producir los parásitos a sus huéspedes, sino también por la información contenida en los propios registros parasitológicos, los cuales indican aspectos diferentes de la relación parásito-huésped y del ambiente donde ambos se distribuyen (Brooks y Hoberg, 2000; Brooks *et al.*, 2001). En América del Norte se cuenta con el registro de una parte importante de los helmintos que parasitan peces de agua dulce, el cual puede encontrarse en los trabajos de Hoffman (1967, 1999), Margolis y Arthur (1979), McDonald y Margolis (1995), y Pérez-Ponce de León *et al.* (1996). Particularmente en México, los peces dulceacuícolas representan el grupo de vertebrados más estudiado desde el punto de vista helmintológico (Pérez Ponce de León *et al.*, 1996; Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001), y a pesar de carecer de un inventario completo de la fauna helmintológica de estos vertebrados, se han inferido patrones de biogeografía histórica en algunos sistemas parásito-huésped (*v. gr.* Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002, 2004; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003). Asimismo, se han reconocido afinidades entre áreas de acuerdo con la ocurrencia de los parásitos y los huéspedes que parasitan (Pérez-Ponce de León, 2003).

Otro hecho importante es que México ocupa una posición importante como zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical. Los peces dulceacuícolas son especialmente diversos y presentan una interesante mezcla de especies cuyo origen se encuentra en alguna de estas regiones, con un amplio contenido de especies endémicas en algunas cuencas hidrológicas, como la del Lerma-Santiago o la del Grijalva-Usumacinta (Miller, 1986; Espino-

sa-Pérez *et al.*, 1993, 1998). Algunos grupos de peces dulceacuícolas típicamente neárticos (Cyprinidae, Catostomidae, Ictaluridae y Centrarchiidae) extienden sus límites de distribución hacia el sur; en su mayoría alcanzan la región del centro de México. Asimismo, existen especies que extendieron su distribución desde el sur del continente americano, incluyendo representantes de las familias Cichlidae, Pimelodidae, Characidae y Poeciliidae (Miller y Smith, 1986). Todo lo anterior coloca a México como una zona de enorme importancia para explicar patrones biogeográficos.

Los Siluriformes representan un orden de peces comúnmente conocidos como 'bagres', que habitan ambientes marinos, dulceacuícolas y salobres, distribuyéndose en todo el mundo (De Pinna, 1993). En América del Norte aproximadamente se cuenta con 55 especies de peces dulceacuícolas pertenecientes a las familias Ictaluridae, Pimelodidae y Ariidae. Tan solo en México, este grupo de peces al menos está representado por 15 especies (Espinosa-Pérez *et al.*, 1993). Es importante mencionar que mientras los ictalúridos y pimelódidos son peces dulceacuícolas primarios, con distribución neártica y neotropical, respectivamente, los áridos han logrado ocupar los tres tipos de ambientes (marino, salobre y dulceacuícola), su distribución es cosmopolita y solo algunas especies están restringidas al agua dulce (Espinosa-Pérez *et al.*, 1993). La familia Ictaluridae se distribuye exclusivamente en América del Norte y alcanza el límite más sureño de su distribución en la frontera entre México y Guatemala, en la cuenca del río Usumacinta (Lee *et al.*, 1980). Esta familia está representada por 50 especies aproximadamente, contenidas en siete géneros (Lundberg, 1992; Hardman y Page, 2003; Hardman, 2004). Una de sus especies, el 'bague de canal' *Ictalurus punctatus*, tiene importancia económica

pues se utiliza con fines acuaculturales y en pesquerías, motivo por el cual ha sido introducida en diferentes cuencas hidrológicas en México. En Canadá y los Estados Unidos se han registrado alrededor de 151 especies de helmintos como parásitos de ictalúridos (Margolis y Arthur, 1979; McDonald y Margolis, 1995; Hoffman, 1999). En México, únicamente cuatro especies de ictalúridos han sido estudiadas desde el punto de vista helmintológico (ver Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002), arrojando un registro de aproximadamente 28 especies de helmintos.

Al considerar únicamente la fauna helmintológica de cuatro especies de ictalúridos, Pérez-Ponce de León y Choudhury (2002) hipotetizaron que los huéspedes tienden a presentar una fauna helmintológica principal ('core fauna') en un sentido biogeográfico, es decir, especies de helmintos ocurren en huéspedes particulares en regiones geográficas particulares como resultado de una historia evolutiva y biogeográfica común. La hipótesis además indica que cada especie de huésped alberga esta fauna helmintológica principal aun en regiones donde coexisten con otros miembros de grupos filogenéticamente relacionados. De esta forma, tomando en cuenta únicamente al componente de especies de helmintos principales en ictalúridos, es posible realizar inferencias sobre el origen de la asociación parásito-huésped y en particular los parásitos pueden proveer información muy útil sobre el origen y la historia biogeográfica de los ictalúridos. Algunas inferencias se han realizado hasta el momento (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002, 2004; Scholz *et al.*, 2003; Rosas-Valdez *et al.*, 2004), sin embargo, es necesario acumular mayor cantidad de información en ictalúridos a lo largo de la denominada Zona de Transición Mexicana (Marshall y Liebherr, 2000; Morrone y Márquez, 2001), aspecto al que los autores de esta contribución han dirigido sus esfuerzos desde hace cinco años.

La información obtenida hasta el momento nos permite inferir hipótesis preliminares sobre la historia biogeográfica de la relación parásito-huésped entre algunos taxones de helmintos (aquellos que forman parte de la fauna principal) y los ictalúridos a los que parasitan. Se cuenta con hipótesis filogenéticas parciales para algunos grupos tanto de helmintos como de peces (Klassen y Beverly-Burton, 1985; Lundberg, 1992; Hardman y Page, 2003; Hardman, 2004;

Rosas-Valdez *et al.*, 2004), sin embargo, al momento no es posible utilizar los métodos de la biogeografía cladística, no obstante, es posible proponer una hipótesis preliminar utilizando la distribución de éstos a través de un análisis de trazos (panbiogeografía). De esta manera, el objetivo del presente trabajo es el de proponer una hipótesis preliminar sobre la biogeografía histórica de los helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte (con especial atención a México), utilizando los datos de distribución en un análisis panbiogeográfico.

## Material y métodos

**Distribución de helmintos.** Se emplearon registros de la distribución de 20 especies de helmintos parásitos exclusivos de ictalúridos: seis especies de céstodos, diez de digéneos, tres de monogéneos y una de nemátodo (Cuadro I). Los datos de distribución se obtuvieron a través de una búsqueda bibliográfica retrospectiva en distintas fuentes, las que aparecen referidas en compilaciones tales como las de Margolis y Arthur (1979), McDonald y Margolis (1995), Hoffman (1967, 1999) y Pérez-Ponce de León *et al.* (1996). En forma complementaria, se obtuvieron algunos registros a partir de la base de datos de helmintos de vertebrados silvestres de México (proyecto U007, [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx)).

**Áreas de distribución.** La distribución de helmintos parásitos de ictalúridos comprende 39 localidades, la mayoría de las cuales corresponden a cuencas hidrológicas de la vertiente del Atlántico, pues la distribución natural de ictalúridos se encuentra al este de las Montañas Rocallosas en los Estados Unidos y en la planicie costera del golfo de México. Solo en México, la distribución incluye cuencas pacíficas, como las de los ríos Balsas y Lerma-Santiago.

**Análisis panbiogeográfico.** Las localidades donde se distribuye cada una de las especies fueron situadas como puntos en un mapa de América del Norte, los cuales fueron unidos por líneas de distancia mínima para obtener los trazos individuales para cada especie (Craw, 1999; Morrone, 2004). Posteriormente, los trazos individuales de las especies fueron com-

parados para obtener trazos generalizados (Crisci, 2001; Crisci *et al.*, 2003). Finalmente, se compararon los trazos generalizados obtenidos en el presente trabajo con la distribución de las especies de ictalúridos a los que parasitan y con los resultados de estudios previamente publicados en donde el método pan-biogeográfico fue utilizado como herramienta para establecer regiones biogeográficas (Contreras-Medina y Elosa, 2001; Morrone y Márquez, 2001).

### Trazos de los helmintos de ictalúridos en América del Norte

Los trazos individuales de cada especie se muestran en las figuras 1-20. Como resultado de la comparación de los trazos individuales de las especies de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte se obtuvieron 10 trazos generalizados compuestos de especies diferentes (Fig. 21), lográndose reconocer siete nodos. Asimismo, algunos de los taxones

**Cuadro I.** Especies de helmintos empleadas en el presente estudio.

Grupos de helmintos	Especies estudiadas
Céstodos	<i>Corallobothrium fimbriatum</i> <i>C. parafimbriatum</i> <i>Corallotaenia minutia</i> <i>C. parva</i> <i>Megathylacoides giganteum</i> <i>M. lamothei</i>
Digéneos	<i>Acetodextra amiuri</i> <i>Alloglossidium corti</i> <i>A. geminum</i> <i>Megalogonia ictaluri</i> <i>Phyllodistomum carolini</i> <i>P. hunteri</i> <i>P. lacustri</i> <i>P. satffordi</i> <i>Polylekithum ictaluri</i> <i>Vietosoma parvum</i>
Monogéneos	<i>Ligictaluridus floridanus</i> <i>L. mirabilis</i> <i>L. pricei</i>
Nemátodos	<i>Dichelyne robusta</i>

empleados no forman parte de algún trazo: *Megathylacoides lamothei*, *Corallotaenia minutia*, *C. parva*, *Corallobothrium parafimbriatum*, *Phyllodistomum hunteri*, *P. carolini* y *Vietosoma parvum* (todas estas especies poseen una distribución que incluye solo dos localidades y en ningún caso se superponen con los de otros taxones). El céstodo *M. lamothei* tampoco forma parte de un trazo generalizado, a pesar de contar con registros para cuatro localidades en el sureste de México, sin embargo, para generar un trazo generalizado es necesario contar con dos o más trazos individuales de taxones no relacionados (ver Crisci *et al.*, 2003).

Cada uno de los 10 trazos que reconocemos a partir del análisis está compuesto por especies diferentes:

Traza 1. Es el único trazo que incluye a México y se compone por las especies *Alloglossidium corti*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Megathylacoides giganteum* y *Ligictaluridus pricei*.

Traza 2. Lo componen las especies *Alloglossidium corti*, *A. geminum*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Dichelyne robusta*, *Ligictaluridus floridanus*, *L. pricei*, *Megalogonia ictaluri*, *Megathylacoides giganteum*, *Phyllodistomum staffordi*, *P. lacustri* y *Polilekithum ictaluri*.

Traza 3. Este trazo está compuesto por *Alloglossidium corti*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Ligictaluridus pricei*, *L. floridanus*, *Megathylacoides giganteum* y *Phyllodistomum lacustri*.

Traza 4. Involucra tres taxones: *Alloglossidium corti*, *Ligictaluridus floridanus* y *L. pricei*.

Traza 5. Está conformado por *Corallobothrium fimbriatum*; *Megathylacoides giganteum*, *Acetodextra amiuri*, *Alloglossidium corti*, *A. geminum*; *P. lacustri*, *P. satffordi*, *Ligictaluridus pricei* y *Dichelyne robusta*.

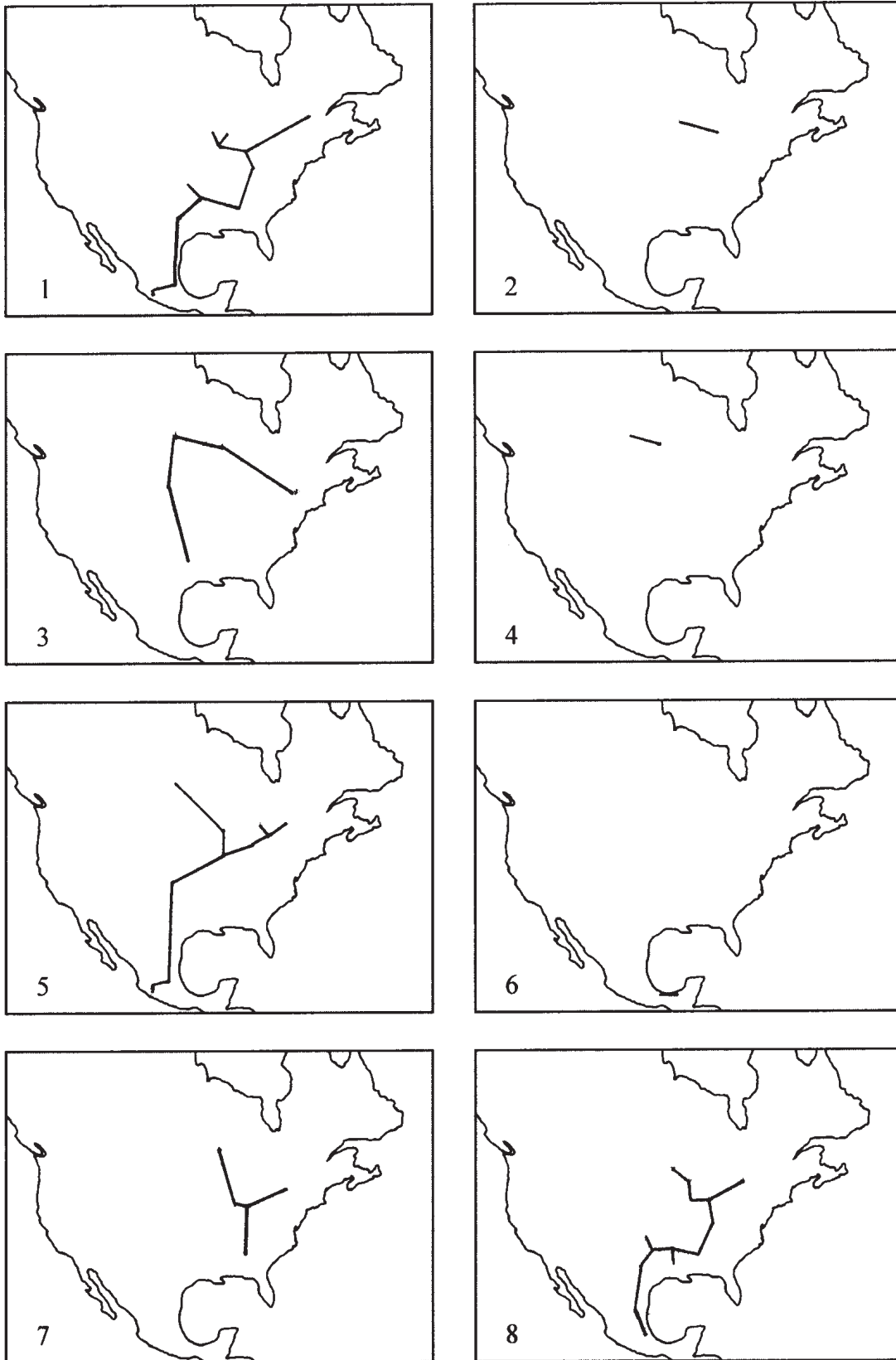
Traza 6. Incluye a *Acetodextra amiuri*, *Alloglossidium corti*, *A. geminum*, *Ligictaluridus floridanus*, *L. pricei*, *Phyllodistomum lacustri* y *P. satffordi*

Traza 7. Incluye a *Ligictaluridus floridanus* y *L. pricei*.

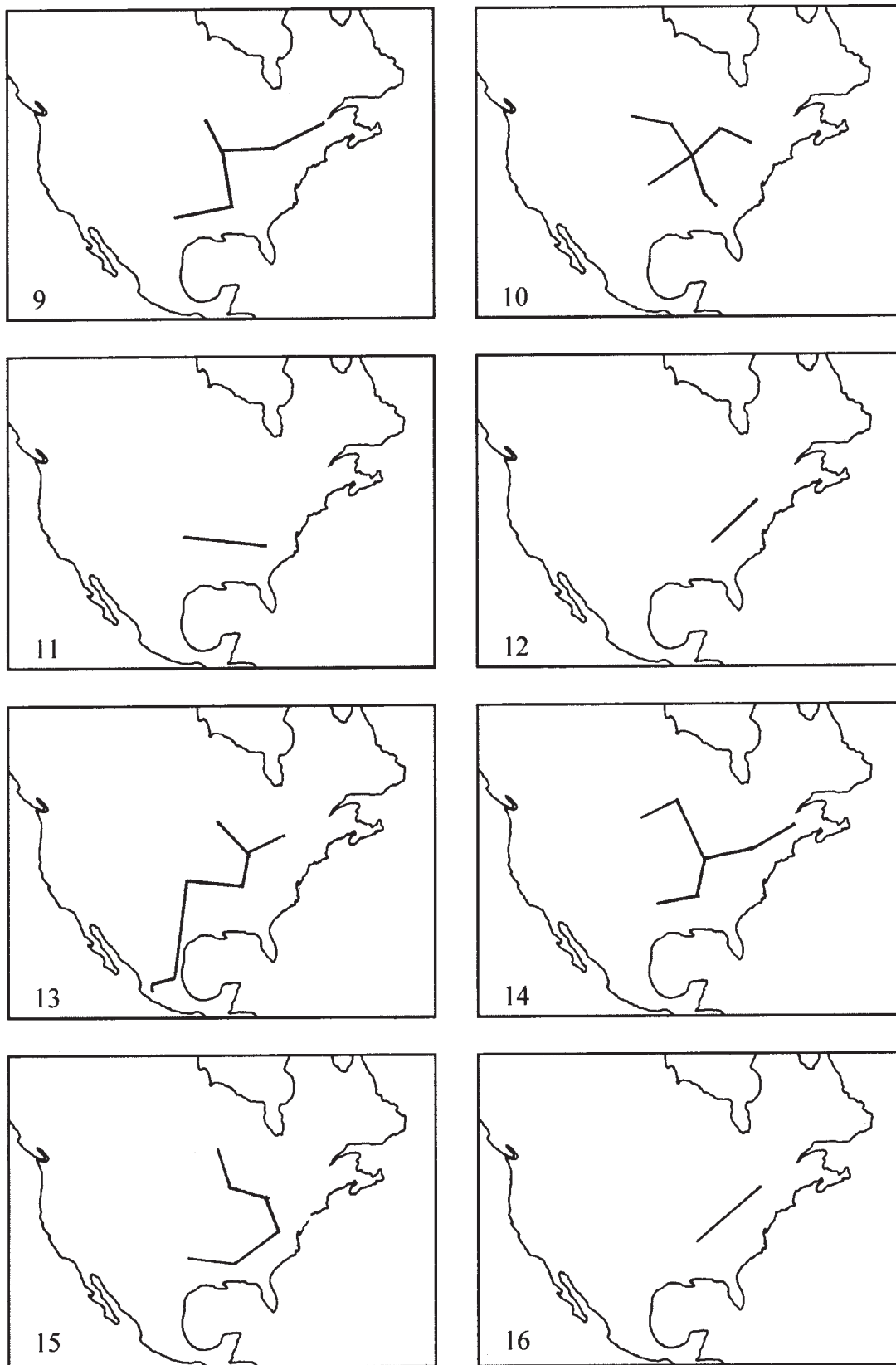
Traza 8. Está conformado por *Alloglossidium corti*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Dichelyne robusta*, *Ligictaluridus floridanus*, *L. mirabilis* y *L. pricei*.

Traza 9. Incluye a *Alloglossidium geminum*, *Megalogonia ictaluri*, *Phyllodistomum satffordi* y *P. lacustri*.

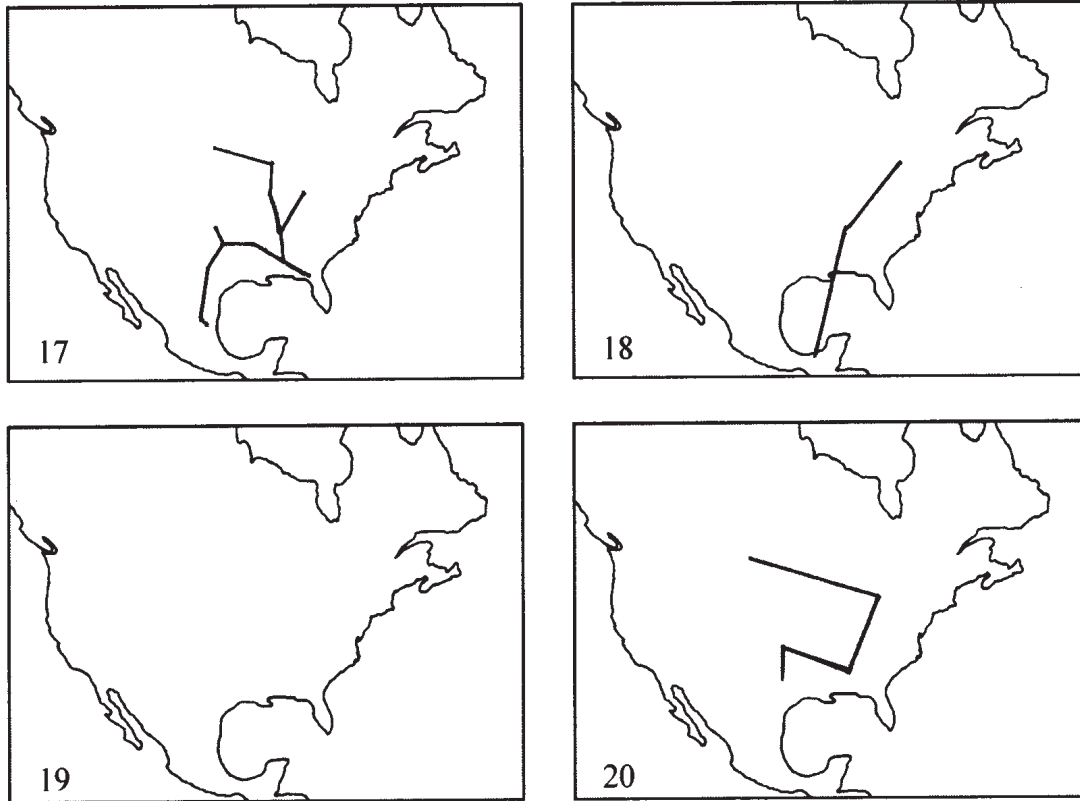
Traza 10. Está conformado por *Alloglossidium geminum*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Dichelyne robusta*, *Ligictaluridus pricei*, *Phyllodistomum lacustri* y *P. satffordi*.



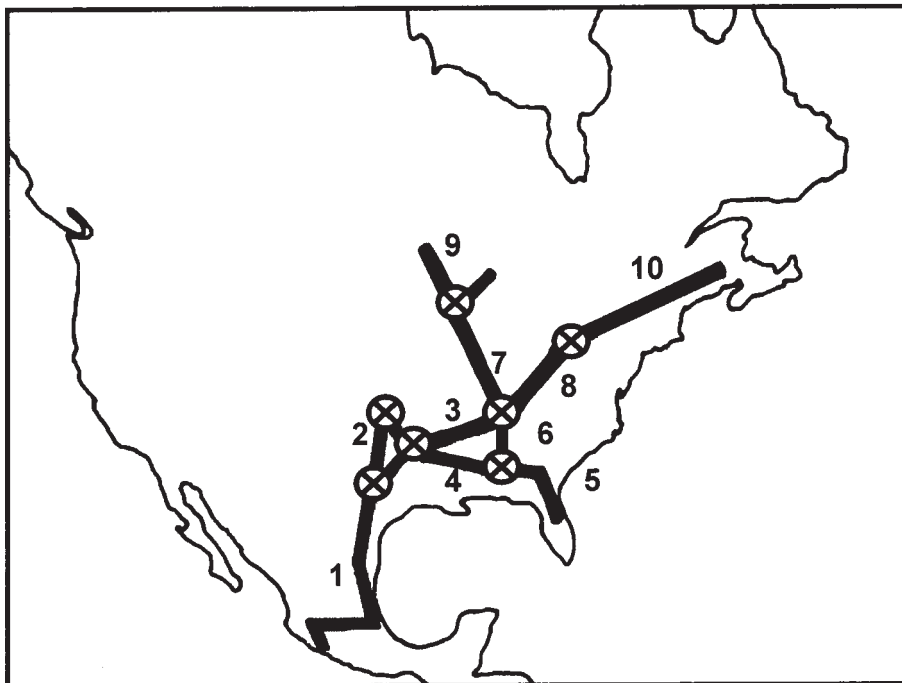
**Figs. 1-8.** Trazos individuales de helmintos. 1, *Corallobothrium fimbriatum*; 2, *C. parafimbriatum*; 3, *Corallotaenia minutia*; 4, *C. parva*; 5, *Megathylacoides giganteum*; 6, *M. lamothei*; 7, *Acetodextra amiuri*; 8, *Alloglossidium corti*.



**Figs. 9-16.** Trazos individuales de helmintos. 9, *A. geminum*; 10, *Megalogonia ictaluri*; 11, *Phyllodistomum carolini*; 12, *P. hunteri*; 13, *P. lacustri*; 14, *P. saffordi*; 15, *Polylekithum ictaluri*; 16, *Vietosoma parvum*.



**Figs. 17-20.** Trazos individuales de helmintos. 17, *Ligictaluridus floridanus*; 18, *L. mirabilis*; 19, *L. pricei*; 20, *Dichelyne robusta*.



**Fig. 21.** Trazos generalizados obtenidos a partir de los trazos individuales.

Asimismo, nuestro análisis arroja la presencia de siete nodos, todos ellos localizados en la región suroeste de los Estados Unidos, correspondiendo a la cuenca del río Mississippi. Llama la atención que en México no se generó ningún nodo. De acuerdo con el método panbiogeográfico, los nodos resultan de la convergencia de dos o más trazos generalizados y sirven para establecer límites biogeográficos (Craw *et al.*, 1999). Según Craw (1989), los nodos también pueden considerarse como áreas de endemismo donde dos o más trazos generalizados se superponen. Nuestros resultados indican que los nodos no representan límites biogeográficos establecidos, en virtud de que existen taxones tales como *M. giganteum*, *C. fimbriatum* y *Phyllodistomum lacustri* cuya distribución se extiende desde el centro de México hasta el sur de Canadá, pasando por numerosas localidades de la cuenca del río Mississippi en los Estados Unidos. De acuerdo con esto, los siete nodos que encontramos denotan dos áreas de endemismo, una que incluye tres nodos correspondientes al río Little Brazos en el estado de Texas, E.U.A. cuya cuenca desemboca en el Golfo de México, y otros cuatro nodos correspondientes al río Mississippi, el cual se extiende desde el sur de la región de los Grandes Lagos hasta desembocar en el Golfo de México, pasando por numerosos tributarios en la planicie de los Estados Unidos al oeste de los Apalaches. Estos resultados son acordes con dos provincias faunísticas de los peces dulceacuícolas neárticos (Burr y Mayden, 1992). Las dos zonas de endemismo que identificamos en este trabajo corresponden a la provincia de la cuenca del Mississippi ('Mississippi basin') (con cuatro nodos), situada en el centro de Estados Unidos, entre los Apalaches y las Montañas Rocallosas. La otra zona de endemismo corresponde con la provincia denominada Vertiente Oeste del Golfo ('Western Gulf Slope') que incluye tres nodos, principalmente en el estado de Texas.

### **Biogeografía histórica de los helmintos de ictalúridos**

La biogeografía es la disciplina que se encarga del estudio de la distribución de los organismos mediante el reconocimiento de patrones y la generación de

hipótesis de los fenómenos que los causaron (Morrone, 2004). Dentro de esta disciplina existen diferentes metodologías que son de gran utilidad para reconocer homología biogeográfica, una de ellas es la panbiogeografía. A través de un análisis panbiogeográfico es posible generar una hipótesis de relación de áreas a partir de organismos no relacionados filogenéticamente; esta hipótesis de homología biogeográfica primaria puede contrastarse o corroborarse posteriormente mediante análisis biogeográficos cladísticos (Morrone, 2004).

Los resultados de nuestro estudio utilizando a los helmintos que parasitan a ictalúridos, indican una historia biogeográfica compleja, donde una cuenca hidrográfica en particular, la del río Mississippi, concentra la mayor diversidad de las especies de helmintos parásitos en ictalúridos. Asimismo, la provincia faunística del Mississippi concentra la mayor diversidad de ictalúridos en América del Norte (contenidas en cuatro géneros: *Ictalurus*, *Noturus*, *Ameiurus* y *Pyloodictis*). Al parecer, en México la historia biogeográfica de los helmintos es menos compleja en virtud de que no encontramos nodo alguno y, de acuerdo con Morrone (2004), el trazo generalizado indica que los helmintos de ictalúridos constituyen un componente biótico. Sin embargo, es necesario señalar que la mayor diversidad de especies del género *Ictalurus* precisamente se concentra en nuestro país, encontrándose las ocho especies que componen al mismo, con solo dos de ellas, *I. punctatus* e *I. furcatus*, extendiendo su distribución hacia el norte del río Bravo, alcanzando el sur de Canadá. Llama la atención que los helmintos no han seguido una historia de especiación tan intensa como la de sus huéspedes, pues de acuerdo con los registros con los que se cuenta al momento (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Scholz *et al.*, 2003), la fauna helmintológica de los ictalúridos en México está compuesta por un componente importante de las denominadas especies principales ('core fauna'), las cuales son encontradas en ictalúridos en otras partes de América del Norte.

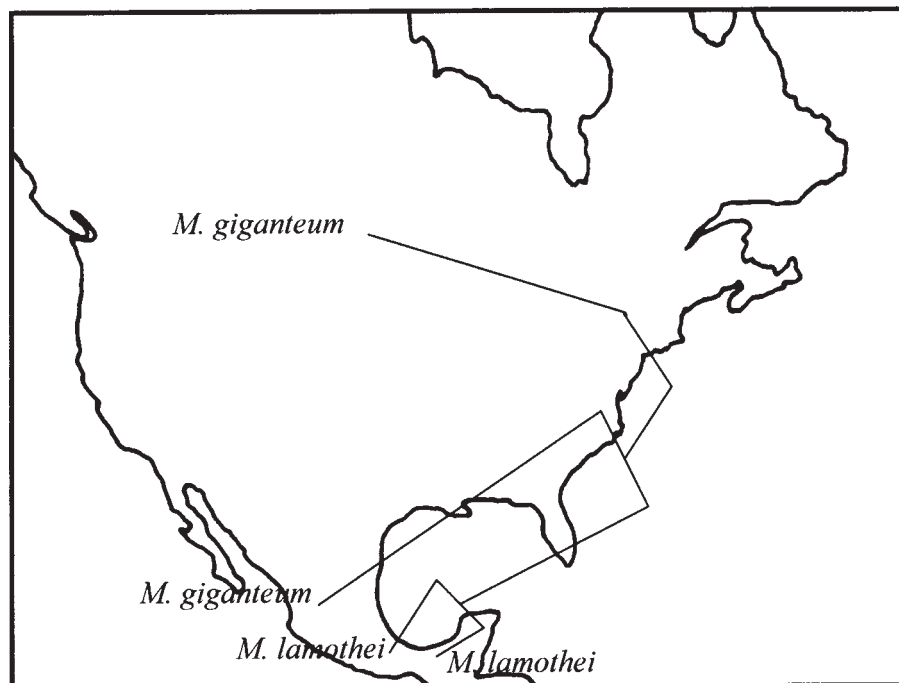
Las especies de helmintos que componen al trazo 1, el cual no es nombrado en este trabajo, pero parcialmente corresponde al trazo Norteamericano Oriental de Contreras-Medina y Elosa-León (2001), solo se han registrado en cuatro especies de *Ictalurus*: *I.*



*balsanus*, *I. dugesi*, *I. furcatus* e *I. punctatus*, las primeras dos endémicas y exclusivas en las cuencas de los ríos Balsas y Lerma-Santiago, respectivamente, mientras *I. punctatus* e *I. furcatus* son las especies del género que tienen una mayor distribución. Este componente biótico está conformado por cinco especies de helmintos: *Alloglossidium corti*, *Phyllodistomum lacustri*, *Corallobothrium fimbriatum*, *Megathylacoides giganteum* y *Ligictaluridus pricei* (las primeras cuatro han sido propuestas como componentes principales de la fauna helmintológica de ictalúridos; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002). Estos helmintos on frecuencia son encontrados en miembros del grupo *punctatus* dentro del género *Ictalurus* (de acuerdo con la hipótesis filogenética de Lundberg, 1992).

De manera adicional se cuenta con información de dos especies de helmintos que se encuentran parasitando a *I. furcatus* en el sureste mexicano, el céstodo *Megathylacoides lamothei* y el nemátodo *Spinitectus tabascoensis*. La especie *M. lamothei* fue considerada dentro del análisis por contar con registros de su presencia en localidades de las cuencas de los ríos Grijalva-Usumacinta y Papaloapan. Sin embargo, esta

especie no forma parte del trazo generalizado mostrado en la figura 21, dado que su distribución no permite incorporarla al componente biótico al que nos referimos un poco antes. Adicionalmente, se ha demostrado que *M. lamothei* es la especie hermana de *M. giganteum*, de acuerdo con la hipótesis filogenética de Rosas-Valdez et al. (2004) (Fig. 22). Por otra parte, *S. tabascoensis* fue registrado como parásito de *I. furcatus* en el Río Grijalva-Usumacinta y no fue considerado en el análisis de trazos por ser una especie endémica de dicha cuenca hidrológica. Otras especies de *Spinitectus* han sido registradas como parásitos de ictalúridos en América del Norte (ver Hoffman, 1999; Choudhury y Perryman, 2003), por lo que el registro de especies cogenéricas en ictalúridos de otras localidades de México (principalmente del norte), así como un análisis filogenético de éstas arrojará información importante para complementar la historia biogeográfica del grupo. El presente análisis constituye por ello una hipótesis preliminar en la búsqueda de patrones de biogeografía histórica de helmintos en un grupo particular de peces, en este caso ictalúridos. El siguiente paso de esta línea de investigación deberá incluir análisis biogeográficos



**Fig. 22.** Relaciones filogenéticas y distribución de algunas poblaciones de dos especies de *Megathylacoides*.



cladísticos con componentes de distintos taxones de helmintos, en particular aquellos que forman parte de la fauna principal, y de los huéspedes que parasitan.

### Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Jorge Llorente y Juan J. Morrone por su invitación para escribir este capítulo. R.R.V. agradece a DGEP y a CONACYT por el apoyo proporcionado en la forma de una beca para realizar sus estudios de doctorado dentro del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. G.P.P. de L. agradece el apoyo financiero del programa PAPIIT-UNAM nos. IN205501 e IN240904.

### Referencias

- Aguilar-Aguilar, R. y R. Contreras-Medina.** 2001. La distribución de los mamíferos de México: un enfoque panbiogeográfico, pp. 213-219. En: Llorente-Bousquets, J. y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F.,
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado.** Parsimony Analysis of Endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.*, 30: 1861-1872.
- Brooks, D.R., V. León-Regagnon y G. Pérez-Ponce de León.** 2001. Parásitos y Biodiversidad, pp. 245-289. En: Hernández, M.H., A.N.G. Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (eds.). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Brooks, D.R. y E.P. Hoberg.** 2000. Triage for the biosphere: The need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. *Comp. Parasitol.*, 67: 1-25.
- Brooks, D.R. y D. McLennan.** 1993. *Parascript: Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution press. Washington, D.C.
- Brooks, M.B. y R.L. Mayden.** 1992. Phylogenetics and North American freshwater fishes, pp. 18-75. En: Mayden, R.L. (ed.). *Systematics, historical ecology, & North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Choudhury, A. y B. J. Perryman.** 2003. *Spinitectus macrospinus* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from the Channel catfish *Ictalurus punctatus* in Southern Manitoba and its distribution in other *Ictalurus* spp.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa.** 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México, pp. 197-211. En: Llorente-Bousquets, J. y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Craw, R.C., J.R. Grehan y M.J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series. Nueva York y Oxford.
- Crisci, J.V.** 2001. The voice of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 28: 157-168.
- Crisci, J.V., L. Katinas y P. Posadas.** 2003. *Historical biogeography: An introduction*. Harvard University Press. Harvard.
- De Pinna, M.C.C.** 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order. Tesis Doctoral. Universidad de Nueva York. 482 p.
- Espinosa Pérez, H., T. Gaspar Dillanes y P. Fuentes Mata.** 1993. *Los peces dulceacuícolas mexicanos*. Serie Listados Faunísticos de México III. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Espinosa Pérez, H., P. Fuentes Mata, M.T. Gaspar Dillanes y V. Arenas.** 1998. Notas acerca de la ictiofauna mexicana, pp. 227-250. En: Ramamorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. Comps. *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología UNAM., México, D.F.
- Espinosa-Organista, D. y J. Llorente-Bousquets.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO. México, D.F.
- Hardman, M.** 2004. The phylogenetic relationships among *Noturus* catfishes (Siluriformes: Ictaluridae) as inferred from mitochondrial gene cytochrome b and nuclear recombination activating gene 2. *Mol. Phyl. Evol.*, 30: 395-208
- Hardman, M. y L.M. Page.** 2003. Phylogenetic relationships among Bullhead Catfishes of the genus *Ameiurus* (Siluriformes: Ictaluridae). *Copeia*, 2003: 20-33.

- Hoffman, G.** 1967. *Parasites of North American freshwater fishes*. Primera edición.
- Hoffman, G.** 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. Segunda edición. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York, 539 p.
- Margolis, A., y J.R. Arthur.** 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 199.
- Marshall, C.J. y J.K. Liebherr.** 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition zone. *J. Biogeogr.*, 27: 203-216.
- Miller, R.R.** 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, México, 30: 121-153.
- McDonald y A. Margolis.** 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Canadian Special Publications of Fishes and Aquatic Sciences. 122.
- Morrone, J.J.** 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Ent.*, 48: 149-162.
- Morrone, J.J. y J. Márquez.** 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *J. Biogeogr.*, 28: 635-650.
- Lundberg, J.G.** 1992. The phylogeny of ictalurid catfishes: A synthesis of recent work, pp. 392-420. En: Mayden, R.L. (ed.), *Systematics, historical ecology, & North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford.
- Pérez-Ponce de León, G.** 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of Mexico: Insights from host-parasite systems. *J. Parasitol.*, 89 (suppl.): s126-s133.
- Pérez-Ponce de León, G. y L. García-Prieto.** 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas*, 37: 7-11.
- Pérez Ponce de León G. y A. Choudhury.** 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: Empirical evidence for biogeographical patterns. *Comp. Parasitol.*, 69: 10-19.
- Pérez-Ponce de León G., y A. Choudhury.** 2004. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: The search for patterns and process. *J. Biogeogr.* (en prensa).
- Pérez Ponce de León G., L. García Prieto, D. Osorio Sarabia y V. León Regágnon.** 1996. *Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México*. Serie Listados faunísticos de México VI. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Rosas-Valdez R., A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León.** 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from North American ictalurid fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *J. Parasitol.* (En prensa).
- Scholz, T., R. Rosas-Valdez, G. Pérez-Ponce de León, A. Choudhury y A. de Chambrier.** 2003. Taxonomic status of *Choanoscolex lamothei* García-Prieto, 1990 (Cestoda: Proteocephalidae) using morphological and molecular evidence. *J. Parasitol.*, 89: 1212-1219.

Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury y G. Pérez-Ponce de León. 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species composition and biogeographical affinities. *Comparative parasitology*. 74: 204–210.

## Helminth Parasites of the Balsas Catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in Several Localities of the Balsas River Drainage, Mexico: Species Composition and Biogeographical Affinities

ROGELIO ROSAS-VALDEZ,<sup>1</sup> OMAR DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ,<sup>2</sup> ANINDO CHOUDHURY,<sup>3</sup> AND GERARDO PÉREZ-PONCE DE LEÓN<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, U.N.A.M. Ap. Postal 70-153. C.P. 04510, México D.F., México,

<sup>2</sup> Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 58088, Morelia, Michoacán, México, and

<sup>3</sup> Division of Natural Sciences, St. Norbert College, 100 Grant Street, DePere, Wisconsin 54115, U.S.A.

**ABSTRACT:** Ictalurid catfishes represent a family of freshwater fishes exclusively North American in distribution. The Balsas catfish, *Ictalurus balsanus*, is endemic to the Balsas River drainage in central Mexico, which flows to the Pacific Ocean. In this article we present the helminth fauna of this catfish through a survey along its distributional range in the Balsas River basin. Between December 2003 and May 2006, 148 specimens of *I. balsanus* were collected from 10 localities in the Balsas River drainage. In total, 10 species of helminths were found, including 2 digeneans, 2 cestodes, and 6 nematodes. These parasites correspond to 4 larval forms (*Eustrongylides* sp., *Contraecacum* sp., *Serpinema trispinosum*, and *Clinostomum complanatum*) and 6 adults (*Creptotrema agonostomi*, *Rhabdochona canadensis*, *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus*, *Raillietema kritscheri*, *Megathylacoides lamothei*, and Monticellidae gen. sp.). The results are used to address some biogeographical aspects, particularly the concept of core parasite faunas and parasite faunal exchange in a transitional area.

**KEY WORDS:** *Ictalurus balsanus*, freshwater fishes, *Eustrongylides* sp., *Contraecacum* sp., *Serpinema trispinosum*, *Clinostomum complanatum*, *Creptotrema agonostomi*, *Rhabdochona canadensis*, *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus*, *Raillietema kritscheri*, *Megathylacoides lamothei*, Monticellidae gen. sp., Mexico.

The North American catfish family Ictaluridae is represented by 7 extant genera, of which *Ictalurus* is the most widespread and includes 7 nominal species with a combined distribution from Canada to Guatemala and Belize, some of which are also endemic to particular river drainages in Mexico (Lundberg, 1992, Miller et al., 2005). One such Mexican ictalurid, the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* Jordan and Snyder, 1900, is endemic to the Balsas River system, which flows to the Pacific Ocean through a large east-west-trending geosyncline bounded by the Eje Volcánico Transmexicano and Sierra Madre del Sur, 2 well defined biogeographical provinces situated in the Mexican transition zone (see Morrone [2005]). The fish fauna of the Balsas drainage is dominated by an interesting mix of neotropical, middle-American, and uniquely Mexican families (Cichlidae, Goodeidae, Characidae, Poeciliidae), which makes the presence of the Balsas catfish of particular biogeographical interest because it is endemic to this drainage and yet part of a nearctic fish clade (Ictaluridae) (Miller and Smith, 1986). The helminth fauna of this catfish is known from some previous studies that reported the presence of certain species in a particular locality along the basin

(Osorio-Sarabia, 1982; Salgado-Maldonado et al., 1998; Caspeta-Mandujano et al., 1999, 2001; Pérez-Ponce de Leon and Choudhury, 2002; Caspeta-Mandujano, 2005; Garrido-Olvera et al., 2006). The main objective of this article is to document the helminth parasites of this catfish through a more comprehensive/wide-ranging survey along its distributional range in the Balsas River basin. The results of the study are then extended to address certain biogeographical aspects, particularly the concept of core parasite faunas and parasite exchange in a transitional area (see Choudhury and Dick [1998]; Perez-Ponce de Leon and Choudhury, 2002, 2005).

### MATERIALS AND METHODS

One-hundred and forty eight specimens of *I. balsanus* were collected from 10 localities in the Balsas river drainage between December 2003 and May 2006. Sample size and geographic coordinates for each locality are listed in Table 1. Sampling sites (Fig. 1) were chosen to correspond with the distribution of the Balsas catfish as established by Miller et al. (2005). Fish were collected by electrofishing, gillnetting, and angling; fish were kept on ice until they were examined 4 hr after capture. The methods for examining the hosts for parasites and processing helminths followed those described in Pérez-Ponce de León and Choudhury (2002). Voucher specimens of all helminth species were deposited in the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City (Table 2).

<sup>4</sup> Corresponding author.

**Table 1. Sampling localities (organized by state) along the Balsas River Drainage, geographical coordinates, and host sample size.**

Locality	Sample size	Geographical coordinates
Michoacán		
Carácuaro	2	19°0'58"N; 101°7'33"W
Huetamo	36	18°37'35"N; 100°53'49"W
Las Trojes	18	19°5'38.8"N; 101°49'33.3"W
Las Animas	11	19°3'44"N; 101°50'45"W
Tafetán	2	19°25'6"N; 100°54'25"W
Tziritzicuaró	6	18°29'42"N; 100°51'34"W
Guerrero		
Ciudad Altamirano	18	18°21'37"N; 100°40'5"W
Morelos		
Xicatlacotla	14	18°31'09"N; 99°11'31"W
Nexpa	21	18°30'55"N; 99°8'46.9"W
Huixtla	20	18°28'34.1"N; 99°8'34.7"W

## RESULTS

In total, 10 species of helminths (4 larval and 6 adults) were found, including 2 digeneans, 2 cestodes, and 6 nematodes. The metacercariae of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 and the larval forms, viz. the third stage larvae L3 of the nematodes *Eustrongylides* sp. and *Contraecaecum* sp., mature in fish-eating birds, whereas *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) mature in turtles. The adult helminths of *I. balsanus* reported in this study include the digenean *Creptotrema agonostomi* Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza, and Caspeta-Mandujano, 1999; the nematodes *Rhabdochona canadensis* Moravec and Arai, 1971, *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec, and Salgado-Maldonado, 1999, and *Railletinema kritscheri* Moravec, Salgado-Maldonado, and Pineda-Lopez, 1993 (all 4 previously recorded as parasites of *I. balsanus* or other host species in the same river basin); and the cestodes *Megathylacoides lamothei* (García-Prieto, 1990) and Monticellidae gen. sp., reported for the first time in the Balsas catfish. A list of the helminth species and infection data in each sampled locality is presented in Table 2. Comments about their taxonomy and distribution are given below.

Larval forms infecting the Balsas catfish are also common parasites of other freshwater fishes in Mexico, particularly the metacercariae of *C. complanatum* and the third-stage larvae of *Contraecaecum* sp. Both species have been found in more than 30 species of hosts and 35 localities (see Pérez-Ponce de León et al. [1996]).

The allocreadiid *C. agonostomi* was recorded previously in *I. balsanus* from the Chontalcoatlán

River, an affluent of the Balsas basin, and in the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, from 2 localities in Los Tuxtlas, Veracruz, and the Cuitzmala River, Jalisco (Salgado-Maldonado et al., 1998). More recently, this digenean was recorded as a parasite of *A. monticola* from the Ayuquila River (Salgado-Maldonado et al., 2004).

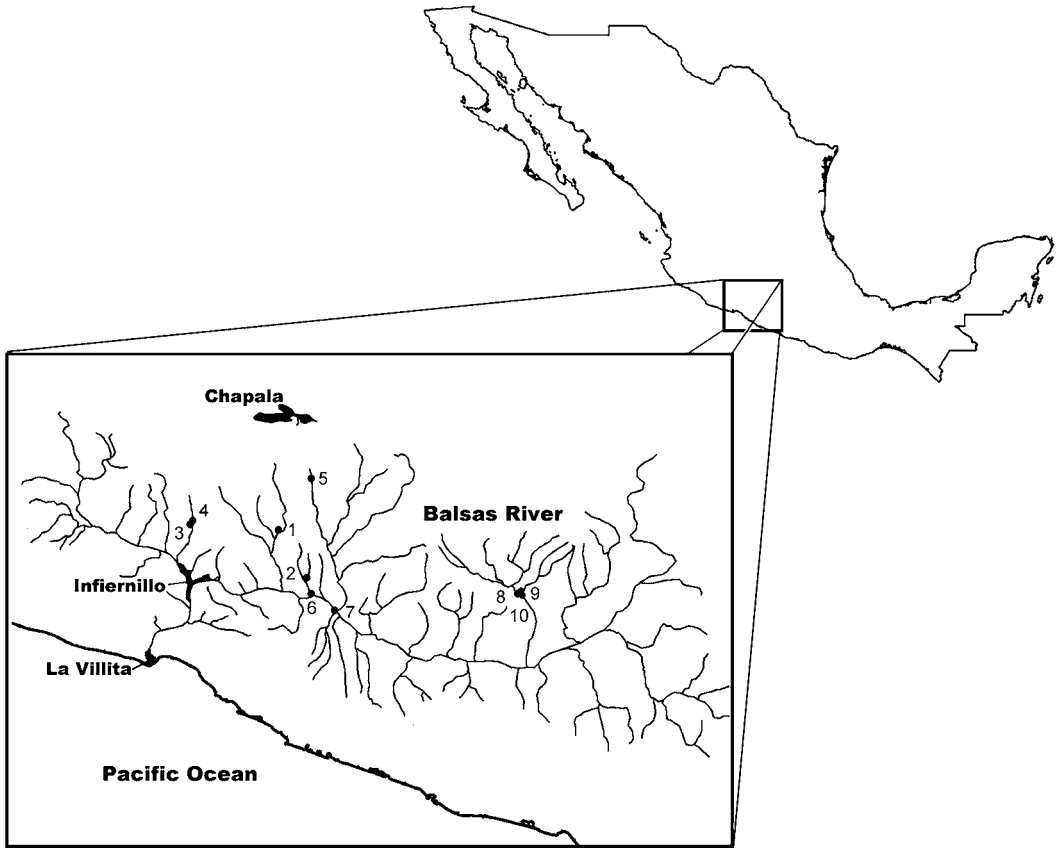
Tapeworms belonging to the family Monticellidae were collected in several specimens of *I. balsanus* from 3 localities in the State of Morelos. These tapeworms are characterized by having scolices with biloculate suckers and inconspicuous longitudinal muscles. Specimens collected in this study exhibit some characteristics that clearly indicate they represent an undescribed genus of monticellid that differs from the ones previously described in South America and is being described elsewhere.

The coralobothriine tapeworm, *M. lamothei*, was reported previously from the blue catfish, *Ictalurus furcatus*, from the Papaloapan and Grijalva-Usumacinta river basins (see Scholz et al. [2003]; Rosas-Valdez et al., 2004).

*Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* was recorded previously in *I. balsanus* by Caspeta-Mandujano et al. (1999) from the Chontalcoatlán River in Morelos, but was also recorded as a parasite of *A. monticola* in the Los Tuxtlas region in Veracruz State. *Agonostomus monticola*, which occurs in freshwater streams of both slopes of the Americas and the West Indies (Miller et al., 2005), was designated as the type host of *D. mexicanus* because gravid females were reported from this host. In our study, gravid females were found in *I. balsanus*.

Only 1 male and 2 female specimens of *R. kritscheri* were found in the Balsas catfish. The very low prevalence (0.05%) and abundance values (3) in *I. balsanus* suggest that is an atypical host, and this record could be considered an accidental infection. The nematode *R. kritscheri* is a typical parasite of cichlids distributed mainly in Southeast Mexico (see Vidal-Martínez et al. [2001]). Additionally, Moravec (2000) recorded a Cosmocercidae gen. sp. in the redband cichlid *Cichlasoma istlanum* from El Infiernillo Reservoir, which belongs to the same river basin. Based on the observation of females, Moravec (2000) suggested that it could be *R. kritscheri*.

The nematode *R. canadensis* is the most widely distributed helminth in the Balsas catfish because it was found in 7 of the 10 sampled localities, albeit with low abundance and prevalence values. Previously, this rhabdochonid was only found in Mexico in cyprinids such as *Hybopsis boucardi*, *Dionda ipni*, and *Azteculea sallaei* (see Garrido-Olvera et al.



**Figure 1.** Map of Mexico showing the collecting sites of *Ictalurus balsanus* in the Balsas River: Carácuaro (1), Huetamo (2), Las Trojes (3), Las Animas (4), Tafetán (5), Tziritzácuaro (6), Ciudad Altamirano (7), Xicatlacotla (8), Nexpa (9), Huixtla (10).

[2006]) from the Balsas and Panuco river basins. In addition, it is a common species among freshwater fishes in North America, infecting at least 10 species from the Cyprinidae and Salmonidae (Margolis and Arthur, 1979; McDonald and Margolis, 1995; Hoffman, 1999).

## DISCUSSION

This report constitutes the most extensive survey in Mexico of the helminth parasites of an ictalurid catfish along its distributional range in a particular river basin. The helminth fauna of *I. balsanus* reported here, in addition to those previously recorded, brings the total number of helminth species in the Balsas catfish to 16: 4 larvae and 12 adults. As stated before, 3 of the larval stages found in this study are common parasites of freshwater fishes belonging to several families, and their distributional ranges

involve several river basins in Mexico (Pérez-Ponce de León et al., 1996). Because larval forms depend upon the definitive host (fish-eating birds or turtles) for dispersal, no further biogeographical assumptions were made, and clearly their presence in this host-parasite system relies on transmission dynamics and not necessarily on historical processes.

The adult helminths of *I. balsanus*, on the other hand, reflect the transitional composition of the Balsas River, as its headwaters are located in the boundary between the Nearctic and Neotropical biogeographical regions. This boundary is known as the Balsas depression. The Balsas catfish is an endemic species of the Balsas river basin and is the sister species of the blue catfish, *I. furcatus*, whose distributional range extends from Texas southward through the lowlands of the Mexican Atlantic slope to the shared border between Mexico, Guatemala, and Belize (Lundberg, 1992). Three helminth species

**Table 2. Helminth parasites of *Ictalurus balsanus* from 10 localities of the Balsas River Drainage, indicating infection site, collection locality, prevalence, and intensity of infection at each locality.**

Species	Infection site*	Collection locality	Prevalence (%)	Intensity (range)	CNHE†
Larval forms					
<i>Eustrongylides</i> sp.	Me, Mu	Xicatlacotla	14.2	1–2	5579
		Nexpa	19.0	1–3	5580
		Huixastla	0.5	7	5582–3
<i>Serpinema trispinosum</i>	I	Las Trojes	0.5	3	5581
<i>Contracaecum</i> sp.	Me	Carácuaro	50.0	1	5587
		Ciudad Altamirano	33.3	1–9	5585
		Huetamo	30.5	1–24	5588
		Tziritzicuaro	33.3	1	5586
		Huixastla	0.5	1	5584
<i>Clinostomum complanatum</i>	S, F	Las Trojes	16.6	5–15	5738–9
Adult forms					
<i>Creptotrema agonostom</i>	I	Las Trojes	11.1	1–2	5745
		Nexpa	4.7	1	5744
		Las Animas	45.4	1–6	5743
		Huixastla	0.5	11	5742
<i>Dichelyne (Dichelyne) mexicanus</i>	I	Ciudad Altamirano	5.5	2	5589
		Huetamo	2.7	3	5827
		Las Trojes	16.6	2–7	5828
		Las Animas	18.1	1–2	5829
		Huixastla	0.5	1	5830
<i>Rhabdochona canadensis</i>	I	Huetamo	11.1	1–6	5831
		Las Animas	36.3	4–38	5602
		Nexpa	19.0	1–5	5832
		Las Trojes	22.2	1–2	5601
		Xicatlacotla	35.7	1–5	5833
		Ciudad Altamirano	5.5	2	5834
		Tziritzicuaro	16.6	2	5835
		Huixastla	10.0	6–16	5836
<i>Raillietema kritscheri</i>	I	Las Trojes	0.5	3	5578
<i>Megathylacoides lamothei</i>	I	Huetamo	16.6	1–4	5741
		Tziritzicuaro	33.3	1	5740
Monticellidae gen. sp.	I	Xicatlacotla	14.2	1	5737
		Nexpa	14.2	1	5736
		Huixastla	20.0	1–5	5734–5

\* Me, mesentery; Mu, muscle; I, intestine; S, skin; F, fins.

† Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.

show Nearctic affinities, *R. canadensis*, reported in different hosts in North America (mostly in cyprinids), and the corallobothriine cestodes *M. lamothei* and *Corallobothrium fimbriatum*. Members of both genera of corallobothriine cestodes belong to a monophyletic assemblage that infects ictalurid catfishes in North America (Scholz et al., 2003; Rosas-Valdez et al., 2004) and as such can be considered as having a Nearctic connection (see Pérez-Ponce de León [2003]).

A second group of 4 species, Monticellidae gen. sp., *R. kritscheri*, *C. agonostomi*, and *Rhabdochona kidderi*, clearly show a Neotropical affinity since their host and geographic distribution correspond to this biogeographical region. Monticellid tapeworms are Neotropical proteocephalidean parasites of fresh-

water fishes in South America, mainly siluriforms (Rego et al., 1999), with only 1 species (*Monticellia ophisterni* Scholz, Salgado-Maldonado, and Chamberrier, 2001) occurring in eels in southeastern Mexico. The presence of 2 gravid specimens of Monticellidae gen. sp. in the Balsas catfish (a nearctic derivative) raises the possibility of either parasite host-sharing with another Neotropical fish in the drainage or a host-switching event. The cosmocercid nematode *R. kritscheri* (an accidental species in the Balsas catfish), is commonly found as a parasite of certain cichlids in southeastern Mexico (Moravec, 1998; Vidal-Martínez et al., 2001).

The case of *C. agonostomi* and *R. kidderi* is difficult to explain. Most of the species of *Creptotrema*,



i.e., *Creptotrema creptotrema* Travasos, Artigas, and Pereira, 1928, *Creptotrema paranaensis* Vicente, Santos, and Souza, 1978, and *Creptotrema pati* Lunaschi, 1985, are found in freshwater fishes of South America, whereas only 1 species, *Creptotrema funduli* Mueller, 1934, is found in freshwater fishes from the United States and Canada (Gibson, 1996; Hoffman, 1999). Other than this record of *C. agonostomi* from *I. balsanus* in the Balsas River (this study), the trematode has only been reported in the mugilid *A. monticola* in localities of the Pacific (Cuitzmala and Ayuquila river basins) and Atlantic slope (Papaloapan river basin), corresponding to the Neotropical part of Mexico. In the absence of a phylogenetic analysis, we cannot establish the affinity of *C. agonostomi* either with the neotropical or nearctic elements. The nematode *R. kidderi* is commonly found in Neotropical river basins (Papaloapan, Panuco, and Grijalva-Usumacinta river basins and the Yucatan Peninsula sinkholes on the Atlantic slope and Gulf of Mexico slope, and the Balsas and Ayuquila on the Pacific slope) (see Garrido-Olvera et al. [2006]). The most northern record of this rhabdochoniid is in cichlids and poeciliids from Texas (Moravec, 1998). However, a phylogenetic analysis of *Rhabdochona* from the Americas (Mejia-Madrid et al., 2007) does not indicate close relationships with any neotropical *Rhabdochona* species.

Five other helminth species are found in the Balsas catfish whose affinities for specific biogeographical regions remain uncertain. The distribution of the cucullariid *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* encompasses neotropical and nearctic river drainages, having been found in ictalurids in the Grijalva-Usumacinta, Papaloapan, Pantepec, Soto La Marina, and the Bravo (Rio Grande) river basins (unpublished data). *Dichelyne (Dichelyne) mexicanus* appears to be morphologically similar to *Dichelyne robusta*, a parasite of ictalurids north of Mexico (Choudhury, unpublished observations), and the 2 may be closely related. The genus also comprises both marine and freshwater representatives, but no explicit phylogenetic analysis has been conducted to determine the interrelationships of the species. The nematodes *Atractis bravoae* and *Procamallanus (Spirocamallanus) pereirai* have been found only in El Infiernillo reservoir, which the Balsas River drains into before opening to the Pacific Ocean.

Finally, another species whose biogeographical affinity was not established is the anisakid *Hysterothylacium* sp., but its affinity may be determined once its taxonomy is clarified.

Pérez-Ponce de Leon and Choudhury (2005) analyzed the helminth fauna of freshwater fishes in Mexico based on 3 predictions relating to host-specificity, faunal exchange in transitional areas, and the biogeographic core fauna. They demonstrated that the parasite fauna is largely circumscribed by higher levels of monophyletic host taxa (families, orders, etc.) independent of areas and concluded that host lineage specificity, mainly at the level of the host family, appears to be an important factor in determining patterns of host-parasite associations and biogeography. Pérez-Ponce de León and Choudhury (2005) also noted that there were low levels of parasite exchange among most of the families of fishes studied and that sharing of parasites was also mainly restricted to species within a monophyletic lineage of hosts (confamilial hosts for most parasites). The study reported here both challenges and supports the overall conclusions of that study. In the Balsas river basin, fishes from several families, mainly of Neotropical origin, coexist with *I. balsanus*, and the helminthological record of some of them has been established: *Astyanax fasciatus* (Characidae); *Heterandria bimaculata*, *Poecilia sphenops*, and *Poeciliopsis gracilis* (Poeciliidae); *Hybopsis boucardi* (Cyprinidae); *Ilyodon whitei* (Goodeidae); *Atherinella balsana* (Atherinopsidae); and *Cichlasoma istlanum* (Cichlidae); as well as some introduced species such as *Poecilia reticulata* (Poeciliidae), *Archocentrus nigrofasciatus*, *Oreochromis aureus*, and *Tilapia zillii* (Cichlidae) and *Cyprinus carpio communis* (Cyprinidae) (see Osorio-Sarabia [1982]; Salgado-Maldonado et al., 2001).

The Balsas catfish shares 3 adult helminths with other fishes in the Balsas basin: (1) the nematode *Hysterothylacium* sp., which also infects the poeciliid *Poeciliopsis balsas*, and the cichlids *O. aureus* and *A. nigrofasciatus*; however, since this nematode is not identified at species level, chances are that they may belong to a different species; (2) *Rabdochona canadensis*, which is also found in the cyprinid *Hybopsis boucardi*, and (3) *R. kidderi*, which was found in *C. istlanum*, *A. nigrofasciatus*, and in *Ilyodon whitei*. These 3 species of nematodes are also found in other fishes in several river basins in Mexico (see Garrido-Olvera et al. [2006], and references therein). Interestingly, the 3 species of cestodes (Monticellidae gen. sp., *C. fimbriatum* and *M. lamothei*) clearly corroborate the prediction that parasite fauna is largely circumscribed by higher levels of monophyletic host taxa because all of them are parasites of freshwater siluriforms, and, in particular, the last 2 are parasites of Ictaluridae.



This study also lends further support to the concept of a biogeographic core helminth fauna unique to ictalurids (Pérez-Ponce de León and Choudhury, 2002). Two members of the core fauna are present in the endemic Balsas catfish: the coralobothriines *C. fimbriatum* and *M. lamothei*. The first, *C. fimbriatum*, is widely distributed in ictalurids in North America, ranging from Southern Canada to Central Mexico. Its presence in ictalurid catfishes appears to be a result of an ancient historical association. *Ictalurus balsanus* arguably evolved as a result of a peripheral isolates speciation event involving an ancestral widespread species closely related to the modern day blue catfish, *I. furcatus*, since these ictalurids are sister species (Lundberg, 1992). It appears that the presence of *C. fimbriatum* in the Balsas catfish is a legacy of the ancestral population that was isolated in the Balsas river drainage concomitant with the evolution of its ictalurid host. The other cestode, *M. lamothei*, is a common parasite of *I. furcatus*, but interestingly, is found only in populations of *I. furcatus* occurring in Neotropical river basins on the Atlantic slope of Mexico and not further north. On the other hand, its sister species, *Megathylacoides giganteum*, is commonly found in *I. furcatus* and other species of ictalurid catfishes in North America (See Hoffman [1999]; Pérez-Ponce de León and Choudhury, 2002). In fact, other ictalurids in Mexico (*Ictalurus dugesi* and *Ictalurus punctatus*, which are members of the “*punctatus* clade”) are also parasitized by *M. giganteum* (see Pérez-Ponce de León and Choudhury [2002]).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank Elizabeth Martínez, Luis Escalera, Rodolfo Pérez, Alejandro Ocegüera, and Ulises Razo for their help during field work. We also thank Hugo Mejía for his help with the taxonomic determination of *Rhabdochona*. R.R.V. wishes to thank DGEP and CONACyT for scholarships to accomplish his Ph.D. degree. This study was supported by a grant from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) No. 47233 and Program PAPIIT-UNAM No. IN220605 to G.P.P.dL.A.C. wishes to acknowledge financial support from St. Norbert College Summer Faculty Development Grants.

#### LITERATURE CITED

- Caspeta-Mandujano, J. M.** 2005. Nematode Parasites of Freshwater Fishes in Mexico: Key to Species, Descriptions and Distribution. Facultad de Ciencias Biológicas, UAEM. Morelos, México. 175 pp.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec, and G. Salgado-Maldonado.** 1999. Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Folia Parasitologica* 46: 289–295.
- Choudhury, A., and T. A. Dick.** 1998. Patterns and determinants of helminth communities in the Acipenseridae (Actinopterygii: Chondrostei), with special reference to the lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*. *Canadian Journal of Zoology*, 76:330–349.
- Garrido-Olvera, L., L. García-Prieto, and G. Pérez-Ponce de León.** 2006. Checklist of the adult nematode parasites of fishes in freshwater localities from Mexico. *Zootaxa* 120:1–45.
- Gibson, I. D.** 1996. Trematoda. Pages 1–373 in L. Margolis and Z. Kabata, eds. *Guide to the Parasites of Fishes of Canada. Part IV.* Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, Canada.
- Hoffman, G. L.** 1999. *Parasites of North American Freshwater Fishes*, 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, New York. 539 pp.
- Lundberg, J. G.** 1992. The phylogeny of ictalurid catfishes: a synthesis of recent work. Pages 392–420 in R. L. Mayden, ed. *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes.* Stanford University Press, Stanford, California.
- Margolis, L., and J. R. Arthur.** 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 199:1–269.
- McDonald, T., and L. Margolis.** 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 122: 1–265.
- Mejía-Madrid, H., A. Choudhury, and G. Pérez-Ponce de León.** 2007. Phylogeny and biogeography of *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Nematoda: Rhabdochonidae) spp. from the Americas. *Systematic Parasitology* 67:1–18.
- Miller, R. R., and M. L. Smith.** 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. Pages 491–517 in C. H. Hocutt and E. O. Wiley, eds. *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes.* John Wiley and Sons, New York.
- Miller, R. R.** 2005. *Freshwater Fishes of Mexico.* University of Chicago Press—Museum of Zoology, University of Michigan. 652 pp.
- Moravec, F.** 1998. *Nematodes of Freshwater Fishes of the Neotropical Region.* Academia, Praha. 464 pp.
- Morrone, J. J.** 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207–252.
- Orosio-Sarabia, D.** 1982. Contribución al estudio parasitológico de las especies de peces nativas e introducidas en la Presa Adolfo López Mateos “El Infernillo”. Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 194 p.
- Pérez-Ponce de León, G.** 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of México: insights from host-parasite systems. *Journal of Parasitology* 89(Suppl.):S126–S133.
- Pérez-Ponce de León, G., and A. Choudhury.** 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69:10–19.

- Pérez-Ponce de León, G., and A. Choudhury.** 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32:645–659.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and V. León-Règagnon.** 1996. Helminths Parasitos de Peces de Aguas Continentales de México. Serie Listados Faunísticos de México VI. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. 100 pp.
- Rego, A. A., J. C. Chubb, and G. C. Pavanelli.** 1999. Cestodes in South American freshwater teleost fishes: keys to genera and brief description of species. *Revista Brasileira de Zoología* 16:299–367.
- Rosas-Valdez, R., A. Choudhury, and G. Pérez-Ponce de León.** 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from north american ictalurid fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology* 90: 1123–1127.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, and J. M. Caspeta-Mandujano.** 1998. *Creptotrema agonostomi* n. sp. (Trematoda: Allocreadiidae) from the intestine of freshwater fish of México. *Journal of Parasitology* 84:431–434.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Soto-Galera, E. Mayén-Peña, D. Brailovsky, and R. Báez-Vale.** 2001. Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas River Drainage Basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68:196–203.
- Salgado-Maldonado, G., N. Mercado-Silva, G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, R. Aguilar-Aguilar, and L. I. Íñiguez-Dávalos.** 2004. Helminth parasites of freshwater fishes of the Ayuquila river, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, west Mexico. *Comparative Parasitology* 71:67–72.
- Scholz, T., R. Rosas V., G. Pérez-Ponce de León, A. Choudhury, and A. de Chambrier.** 2003. Taxonomic status of *Choanoscolex lamothei* García-Prieto, 1990 (Cestoda: Proteocephalidae) using morphological and molecular evidence. *Journal of Parasitology* 89: 1212–1219.
- Thatcher, V. E.** 1993. Trematódeos Neotropicais. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Amazonas. 553 pp.
- Vidal-Martínez, V., M. L. Aguirre-Macedo, T. Scholz, D. González-Solís, and E. Mendoza-Franco.** 2001. Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico. Academia. Praga. 165 pp.