



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



Estructura espacial de los tremátodos parásitos de la hidromedusa *Clytia folleata* (McCrary, 1859) en la zona costera del norte de Quintana Roo.

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

presenta

BIOL. MAR. MARISOL YARETH MORALES HERNÁNDEZ

Director de tesis:

DRA. LOURDES SEGURA PUERTAS
DRA. MA. LEOPOLDINA AGUIRRE MACEDO

Comité tutorial:

DR. RAMIRO ROMÁN CONTRERAS
DR. VICTOR MANUEL VIDAL MARTINEZ
DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMIREZ
DR. ALBERTO OCAÑA LUNA

2009.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mí esfuerzo, por lo que se que tuve que
pasar y todo lo q ue me ha costado
conseguir esta meta más en mí vida, y
por que se que sigue faltando mas
camino...
¡Que venga lo q ue sigue!



AGRADECIMIENTOS



Este estudio fue posible gracias al proyecto **PAPIIT-IN214703-2** "Biodiversidad de Organismos pláncnicos e hidrología de la zona lagunar y costera del norte de Quintan Roo".

A mi querida co-directora **María de Lourdes Segura Puertas** (q.e.p.d.), por haberme dado la oportunidad de trabajar bajo su tutoría, por que el tiempo que pude conocerla fue una excelente persona y siempre tuvo palabras de animo y amistad, su buen humor y gran sonrisa ante la adversidad. Donde quiera que se encuentre Dra. Lu...gracias por todo!

A mi co-directora **Leopoldina Aguirre Macedo**, por dirigirme y compartir conmigo sus conocimientos en el estudio de los trematodos y la investigación. Dra. Leo gracias por ayudarme a continuar en este camino tan exigente que es la ciencia.

Al comité revisor, por su participación en cada tutorial para el mejoramiento de este estudio. Doctores **Victor Vidal, Ramiro Román, Marina Sánchez y Alberto Ocaña**, les agradezco su tiempo y esfuerzo en cada uno de los comentarios realizados al escrito en pro de que al final quedara lo mejor posible.

A los compañeros del laboratorio de zooplancton de la UAPM-ICMYL:

M. en C. Laura Celis Gutiérrez por la separación de las medusas, por su asesoría y valiosa ayuda en la determinación taxonómica y corroboración de las especies. Especialmente por acudir en mi ayuda cuando me sentía perdida entre tanta medusa, querida Lau tu participación fue un elemento clave.

M. en C. Alma Rosa Almaral Mendivil por la recolección de las muestras mensuales y la separación del material planctónico utilizado en este estudio, por sus consejos y sugerencias que aportaron su granito de arena a la tesis.

Dr. José Nicolás Álvarez Cadena, por sus consejos y apoyo técnico, por que siempre me brindó su ayuda, así como una sonrisa y palabras de ánimo durante las arduas horas de laboratorio.

A toda la gente buena que pude conocer durante la maestría, en el D.F. y en Puerto Morelos, compañeros, administrativos y personal, por que no se puede estar solo todo el tiempo. Me llevo conmigo siempre el bonito recuerdo de mi vivencia como estudiante de maestría.

En este logro también debo agradecer de manera muy especial al compañero de mi todavía corta vida. Por haber logrado resistir juntos estos tres años, siempre tendré el recuerdo de lo bien que vivimos aunque sé que nos faltó tiempo para disfrutar más. **Mi Guillermo**, tu amor, paciencia, compañía y muchas cosas más, son una parte importante para continuar adelante ahora que finalizamos esta etapa más de nuestras vidas.

A **mi familia**, por que siguen estando a mi lado en cada paso de mi vida, por que se que mis logros ellos también los celebran como propios y por eso siempre insisten en que siga adelante fijándome nuevas metas cada vez, aunque eso me lleve lejos de ellos sé que siempre me acompañan...los amo!

Una vez más a todos....

Muchas Gracias...!



Índice

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	4
Objetivo general	6
Área de estudio	7
Material y métodos	
I. Obtención del material biológico	9
II. Procesamiento del material biológico e identificación taxonómica.....	9
III. Determinación de la correlación espacio-temporal.....	10
Resultados	
I. Variación temporal y espacial de los parámetros hidrológicos.....	11
II. Variación temporal y espacial de <i>Clytia folleata</i> parasitada	12
III. Resultados taxonómicos	
Familia Fellodistomidae Nicoll, 1913.....	13
<i>Lintonium</i> sp. 1.....	14
<i>Lintonium</i> sp. 2.....	15
<i>Bacciger</i> sp.	16
Familia Lepocreadiidae (Odhner, 1905).....	18
<i>Lepocreadium</i> sp.	18
<i>Opechona</i> sp. 1.....	20
<i>Opechona</i> sp. 2.....	21
IV. Variación temporal y espacial de los tremátodos de <i>Clytia folleata</i>	22
V. Correlación espacio-temporal.....	24
Discusión	
I. Variación espacio-temporal de <i>Clytia folleata</i>	26
II. Identificación taxonómica de tremátodos.....	27
III. Variación espacio-temporal de los tremátodos.....	28
IV. Correlación espacio-temporal.....	30
Conclusiones	34
Referencias	35
ANEXO	43

Indice de figuras y tablas

Figura 1 Ciclo de vida de <i>Opechona bacillaris</i> modificado de Marcogliese (1995).	2
Figura 2 Localización del área de estudio y los sitios de muestreo.	7
Figura 3 Variación mensual promedio de los parámetros hidrológicos.....	11
Figura 4 Variación espacial promedio de los parámetros hidrológicos	12
Figura 5 Variación espacio-temporal de <i>C. folleata</i> parasitadas durante 2005	13
Figura 6 Metacercaria de <i>Lintonium</i> sp. 1.....	15
Figura 7 Metacercaria de <i>Lintonium</i> sp. 2.....	16
Figura 8 Metacercaria de <i>Bacciger</i> sp.....	17
Figura 9 Metacercaria de <i>Lepocreadium</i> sp.....	19
Figura 10 Metacercaria de <i>Opechona</i> sp. 1.....	21
Figura 11 Metacercaria de <i>Opechona</i> sp. 2.....	22
Figura 12 Variación temporal de <i>Lintonium</i> sp. 1 y <i>Bacciger</i> sp.	23
Figura 13 Variación espacial de <i>Lintonium</i> sp. 1 y <i>Bacciger</i> sp.	23
Figura 14 Índice de prevalencia espacial y abundancia media de <i>Lintonium</i> sp. 1 y <i>Bacciger</i> sp.....	24
Figura 15 Valores locales de correlación de las metacercarias con algunos parámetros hidrológicos para el mes de junio.	25
Figura 16 Valores locales de correlación de las metacercarias con algunos parámetros hidrológicos.	25
Figura 17 Valores locales de correlación de las metacercarias con la salinidad..	26
Figura 18 Valores locales de correlación de las metacercarias con <i>C. folleata</i> total.....	45
Figura 19 Valores locales de correlación de las metacercarias con la salinidad.....	47
Figura 20 Valores locales de correlación de las metacercarias con la temperatura.....	48
Figura 21 Valores locales de correlación de las metacercarias con el oxígeno disuelto.....	50
Figura 22 Valores locales de correlación de las metacercarias con el pH.....	51
Figura 23 Valores locales de correlación de las metacercarias con la profundidad.....	53
Tabla I Especies de metacercarias identificadas en medusas.....	5
Tabla II Posición taxonómica de las especies de hidromedusas parasitadas	43
Tabla III Porcentaje de infección por especie de hidromedusa durante 2005	44
Tabla IV Número de ejemplares revisados de <i>C. folleata</i> durante 2005.....	44

Resumen

En el litoral de Quintana Roo se conoce muy poco sobre el parasitismo de tremátodos en organismos del zooplancton. Los trabajos existentes se refieren a registros taxonómicos y descripciones de las etapas larvales. Con este estudio se hace una contribución al conocimiento de los tremátodos que parasitan a la hidromedusa *Clytia folleata* durante un ciclo anual determinando los factores que contribuyen a su estructura espacial. La recolección del material se realizó mensualmente en 12 estaciones de muestreo localizadas principalmente dentro del Sistema Lagunar Nichupté y en la zona arrecifal desde Punta Nizuc hasta Puerto Morelos. En cada una de las estaciones se registró la profundidad y los parámetros hidrológicos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH. Las hidromedusas fueron revisadas para cuantificar y remover a los parásitos para su identificación hasta el nivel taxonómico más bajo posible. A cada especie de tremátodo identificada se le realizó una caracterización morfológica y se calcularon los parámetros de prevalencia, intensidad y abundancia media. El análisis de la estructura espacial de los parásitos se realizó mediante índices de distancia calculados con ayuda del programa SADIE y contorneados en mapas mediante un método de interpolación lineal con el programa Surfer. Temporalmente, los valores promedio de temperatura del agua más altos se registraron en agosto y septiembre y el mínimo en febrero; los valores promedio de salinidad más altos se presentaron en mayo y los más bajos en noviembre; el valor promedio de oxígeno disuelto más alto se presentó en noviembre y el mínimo en octubre. Se identificaron 18 especies de hidromedusas parasitadas, y *C. folleata* presentó porcentajes de infección del 9% (243 ejemplares), que representaron tan sólo el 4.0% del total de *C. folleata* revisados, con el pulso mayor en el mes de mayo (2.63%). Se contabilizaron 304 tremátodos y de acuerdo con su morfología y tamaño se distinguieron seis especies en fase de metacercaria incluidas en las familias Lepocreadiidae y Fellodistomidae. Los géneros *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp. presentaron los valores de prevalencia y abundancia media más altos. La intensidad se mantuvo en un intervalo de 1 a 2 metacercarias por hospedero, intensidades de 3 a 4 fueron escasas, así como hidromedusas con más de una especie de tremátodo. Se detectaron asociaciones significativas ($P < 0.025$) entre el número de metacercarias con el número de hidromedusas, la salinidad y el oxígeno disuelto, y disociaciones significativas ($P > 0.975$) con la temperatura, la profundidad y la salinidad. Estas asociaciones no se observaron durante todo el año, por lo que se sugiere que se trate de un sistema pobremente estructurado y muy cercano al azar. De igual manera, se sugiere que la influencia de otros parámetros ambientales como el patrón de vientos y la velocidad de la corriente, así como la densidad y el tamaño del hospedero ó la presencia de los otros hospederos involucrados en el ciclo de vida, tienen influencia adicional sobre la estructura espacial de los tremátodos en las hidromedusas del litoral norte de Quintana Roo.

Palabras clave: *Clytia folleata*, metacercarias, Lepocreadiidae, Fellodistomidae, Quintana Roo, estructura espacial.

Introducción

Los tremátodos son un grupo muy numeroso y diverso de parásitos de vertebrados, caracterizados por su complejo ciclo de vida, el cual puede involucrar hasta tres hospederos: dos intermedios y uno definitivo (Williams & Jones 1994).

Los huevos de los tremátodos se liberan en el agua junto con las heces fecales del hospedero definitivo, una vez en el medio acuático se desarrolla por lo general la primera forma larvaria denominada miracidio que emerge del huevo y penetra al primer hospedero intermedio, invariablemente molusco (Figura 1A), donde se desarrolla el esporocisto y posteriormente de manera asexual da origen a numerosas redias, madres e hijas. Aún en el primer hospedero intermedio, las redias hijas se desarrollan en cercarias que posteriormente emergen y nadan activamente penetrando en el segundo hospedero intermedio, que pueden ser organismos vertebrados e invertebrados (ctenóforos, medusas, quetognatos ó poliquetos) (Figura 1B), donde se desarrollan en metacercarias. Finalmente, el segundo hospedero intermedio es ingerido por el hospedero definitivo, que puede ser un pez u otro vertebrado (Figura 1C), en el cuál se desarrolla la forma adulta del parásito (Williams & Jones 1994; Marcogliese 1995).

En general, se conoce muy poco sobre el ciclo de vida de los tremátodos, especialmente en relación a sus hospederos intermedios, sobre todo en aquellas especies que no están directamente relacionadas con la salud humana ó los animales domésticos ó de importancia comercial.

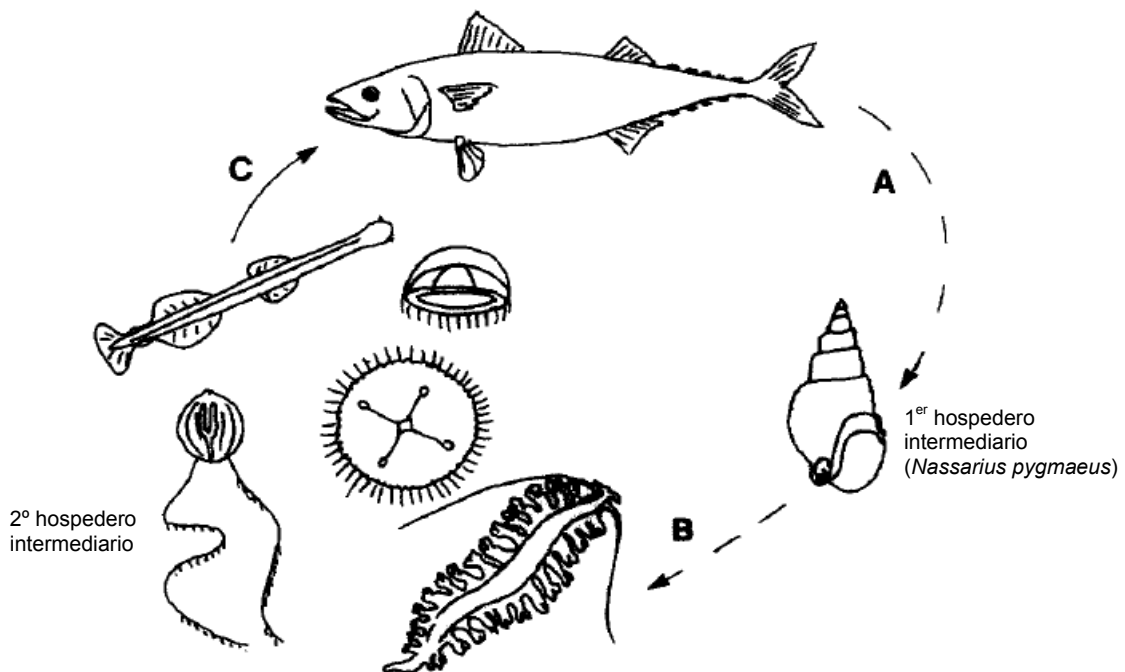


Figura 1 Ciclo de vida de *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) Looss, 1907 (Modificado de Marcogliese 1995).

En los ecosistemas acuáticos hay una amplia gama de invertebrados que podrían ser hospederos intermediarios potenciales para estos parásitos, por ser un elemento principal de la dieta de muchos vertebrados que son los hospederos definitivos; los parásitos transmitidos por algunas especies del zooplancton pueden afectar severamente la dinámica poblacional de las especies de peces que son sus hospederos definitivos. Es por esta razón que la estimación del impacto de estos parásitos requiere un mejor entendimiento de su dinámica de transmisión (Marcogliese 1995).

Las hidromedusas son un componente importante y abundante del zooplancton y el bentos, por ser de los depredadores más activos (Bouillon *et al.* 2004). Entre las especies más comunes se encuentran aquellas asignadas a los géneros *Clytia* Lamouroux, 1812 y *Obelia* Péron & Lesueur, 1810 pertenecientes a la Familia Campanulariidae Johnston, 1836 (Lindner & Migotto 2002).

Un aspecto importante de la ecología de las hidromedusas radica en la interacción que presentan con los peces, por la depredación que ejercen sobre sus larvas (Arai 1988; Bouillon *et al.* 2004) y principalmente por ser parte de la dieta de muchas especies marinas (Ates 1988; Arai 2005); de aquí que las hidromedusas podrían estar involucradas como hospederos intermediarios de algunos tremátodos de peces (Purcell & Arai 2001).

La transmisión de las fases larvarias de los tremátodos hacia los distintos hospederos involucrados en su ciclo de vida varía espacial y temporalmente influenciada por diferentes factores, ocasionando alta heterogeneidad en la prevalencia durante tiempos particulares del año (Thieltges & Reise 2007). La distribución espacial de los hospederos intermediarios y definitivo, puede concentrar o dispersar a los parásitos en ciertos sitios creando áreas localizadas donde puede existir una alta transmisión hacia los siguientes hospederos. La variación temporal de la abundancia de un hospedero también influye en el patrón espacial y en la transmisión de los parásitos hacia los nuevos hospederos (Smith 2001).

Debido a la gran variabilidad temporal y espacial en la transmisión de los parásitos a las poblaciones de hospederos, una especie de parásito puede aparecer o desaparecer en el tiempo o dentro de una misma localidad sin una tendencia determinada; de igual manera, ciertas especies pueden estar presentes en una localidad pero ausentes en otra localidad cercana (Poulin & Morand 1999; Poulin 2003).

Por otro lado, la transmisión de las diferentes fases de desarrollo de los tremátodos en los sistemas acuáticos también se ve influenciada por la heterogeneidad espacial en el ambiente (Marcogliese 2001; Thieltges 2007).

La sobrevivencia de los tremátodos depende en gran medida de la transmisión exitosa de sus fases larvarias hacia los hospederos siguientes. Las fases de vida libre sólo cuentan con reservas de energía limitadas a unas cuantas horas antes de encontrar al siguiente hospedero para continuar su ciclo de vida, y una vez fuera del hospedero, también se ven expuestas a las variables abióticas naturales como temperatura, salinidad, pH y contenido de oxígeno disuelto, por ejemplo. Estos factores pueden tener una gran influencia en la presencia temporal y la estructura espacial de las comunidades de tremátodos al mediar la transmisión de los estados infectivos miracidio y cercaria (Pietroock & Marcogliese 2003; Thieltges 2007).

Durante la última década ha habido mayor interés en medir y modelar patrones espaciales de las variables bióticas, con el propósito de entender el mecanismo que controla la distribución y otros aspectos críticos de la ecología de las especies en una comunidad de organismos (Castrejón *et al.* 2005). Por lo que el conocimiento de la distribución espacial de una población y la caracterización de su estructura espacial, son esenciales para un mejor entendimiento de las interacciones de la población con su ambiente, especialmente cuando este ambiente es particularmente variable y espacialmente estructurado (Monestiez *et al.* 2006).

Antecedentes

En el litoral norte de Quintana Roo se conoce poco acerca del parasitismo de tremátodos en animales marinos, hasta el momento se han realizado algunos estudios acerca del parasitismo en peces (Sierra-Romero 1984; Rufino-González 1989; Caballero 1990). Sin embargo, los estudios sobre parasitismo de tremátodos en hidromedusas son prácticamente nulos en la zona.

La mayoría de los estudios publicados hasta el momento tratan sobre registros y descripciones taxonómicas de las etapas larvales que se presentan en las medusas, principalmente de la región del Atlántico Noroccidental (Lebour 1916; Stunkard 1967, 1974, 1978b) y del Atlántico Sudoccidental (Martorelli 1991 y 1996; Girola *et al.* 1992; Morandini *et al.* 2005); mientras que en el Caribe Mexicano solamente se ha realizado un estudio sobre la presencia de tremátodos en estos cnidarios (Gómez del Prado-Rosas *et al.* 2000).

En menor número se encuentran los estudios que clarifican el ciclo de vida de manera experimental de las etapas larvales que utilizan a las hidromedusas como hospederos intermediarios (Stunkard 1969, 1972, 1978a, 1980a, 1980b; Køie 1975; Martorelli & Cremonte 1998), por lo que se les ha considerado incluso como hospederos paraténicos.

Las metacercarias de las familias Lepocreadiidae y Fellodistomidae han sido encontradas con mayor frecuencia en estos hospederos (Tabla 1), y se han registrado dos familias más que parasitan a las hidromedusas en alguna etapa de su ciclo de vida (Rao 1958; Martorelli 2001).

En general, el estudio de las comunidades de parásitos en hospederos definitivos vertebrados ha recibido mayor interés que las de invertebrados, con excepción de algunas comunidades presentes en moluscos gasterópodos que sirven como primer hospedero intermediario de tremátodos (Esch & Fernández 1994; Poulin 1997). Mientras que las comunidades de parásitos de la mayoría de los grupos de invertebrados que sirven principalmente como segundos hospederos intermediarios, continúan siendo desconocidas.

Al ser las hidromedusas un depredador activo y al mismo tiempo un componente importante de la dieta de muchos vertebrados, se convierten en un hospedero intermediario favorable para la transmisión de los estados infectivos de parásitos. Actualmente se conocen alrededor de diez especies de tremátodos que parasitan a hidromedusas como segundo hospedero intermediario (Tabla 1), aunque la estructura temporal y espacial de estos parásitos en realidad ha sido poco abordada.

Tabla I Especies de tremátodos registradas en diferentes especies de medusas.

Especie de tremátodo	Medusa	Referencia
Familia Lepocreadiidae		
<i>Opechona bacillaris</i>	<i>Obelia</i> sp., <i>Cosmetira pilosella</i> , <i>Turris pileata</i> , <i>Clytia hemisphaerica</i>	Lebour (1916)
	<i>Eutonina indicans</i> , <i>Podocoryne carnea</i>	Køie (1975)
	<i>Bougainvillia carolinensis</i> , <i>Gonionemus vertens</i> , <i>Chrysaora quinquecirrha</i>	Stunkard (1967)
<i>Opechona pyriforme</i>	<i>Eirene lactea</i>	Gómez del Prado-Rosas <i>et al.</i> (2000)
<i>Opechona</i> sp.	<i>Olindias sambaquiensis</i>	Martorelli (1991)
	<i>Clytia</i> sp., <i>Liriope tetraphylla</i>	Martorelli (1996)
	<i>Clytia</i> sp., <i>Liriope tetraphylla</i>	Martorelli (2001)
	<i>Chrysaora lactea</i>	Morandini <i>et al.</i> (2005)
<i>Neopechona pyriformis</i>	<i>Nemopsis bachei</i>	Stunkard (1974)
	<i>Clytia</i> sp., <i>Liriope tetraphylla</i>	Martorelli (1996)
<i>Lepocreadium setiferoides</i>	<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	Stunkard (1972)
<i>Lepocreadium aerolatum</i>	<i>Podocoryne carnea</i>	Stunkard (1980b)
<i>Neopechona cablei</i>	<i>Podocoryne carnea</i>	Stunkard (1980a)
Familia Fellodistomidae		
<i>Monascus filiformis</i>	<i>Liriope tetraphylla</i> , <i>Aglauroopsis kawari</i> , <i>Clytia</i> sp., <i>Eucheilota ventricularis</i>	Girola <i>et al.</i> (1992)
Familia Faustulidae		
<i>Bacciger</i> sp.	<i>Clytia</i> sp.	Martorelli (2001)
Familia Hemiuridae		
Hemiuridae metacercaria	<i>Aequorea pensilis</i>	Rao (1958)
	<i>Clytia</i> sp.	Martorelli (2001)

Mediante el estudio de la estructura temporal y espacial es posible identificar las interacciones intra o interespecíficas de los organismos tales como competencia, depredación, reproducción y parasitismo, e incluso es posible inferir la respuesta de las comunidades a la heterogeneidad ambiental (González & Poulin 2005).

Al analizar la estructura espacial es posible relacionar la distribución de las poblaciones con diferentes factores o procesos ecológicos locales o puntuales que juegan un papel importante en el comportamiento de las especies y su relación con el ambiente. Así, es posible identificar de qué manera su distribución, comportamiento, biología y ecología se encuentra influenciada por la estructura espacial de una o varias variables (Castrejón *et al.* 2005; Vidal-Martínez *et al.* 2006).

Los cambios de una variable en el ambiente puede afectar significativamente la intensidad de parásitos presentes en una población de hospederos, y es posible que se presenten diferencias significativas entre ejemplares parasitados y no parasitados (Vidal-Martínez *et al.* 2003). Entonces, al considerar el papel del entorno fisicoquímico en la transmisión y estructura espacial de una comunidad de parásitos es posible obtener un mejor entendimiento de su ecología.

Por todo lo anterior, es importante conocer cómo están estructuradas temporalmente las condiciones abióticas en que se lleva a cabo la transmisión de los tremátodos que parasitan a las hidromedusas y de qué manera determinan la estructura espacial de ambas poblaciones en la zona costera de Quintana Roo.

Objetivo general

Contribuir al conocimiento taxonómico de los tremátodos que parasitan a la hidromedusa *Clytia folleata* como hospedero intermediario durante un ciclo anual (enero-diciembre de 2005) determinando los factores que contribuyen a su estructura espacial.

Objetivos particulares

1. Analizar la variación temporal y espacial de *C. folleata* parasitada con tremátodos.
2. Caracterizar é identificar al nivel taxonómico más bajo posible a los tremátodos parásitos de *C. folleata*.
3. Determinar los parámetros de infección para cada uno de los tremátodos identificados.
4. Analizar si existen correlaciones estadísticamente significativas entre el número de tremátodos con el número de *C. folleata* encontradas y los parámetros hidrológicos registrados durante los meses de estudio.

Área de estudio

Se localiza en la porción nororiental de la Península de Yucatán, entre los 20°49' y 21°10' de latitud Norte y los 86°43' y 86°55' de longitud Oeste, comprende las áreas estuarinas del Sistema Lagunar Nichupté (SLN), un polígono del Parque Marino Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc, así como la zona arrecifal que se extiende desde Punta Nizuc hasta el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (SEMARNAP 1998) (Figura 2).

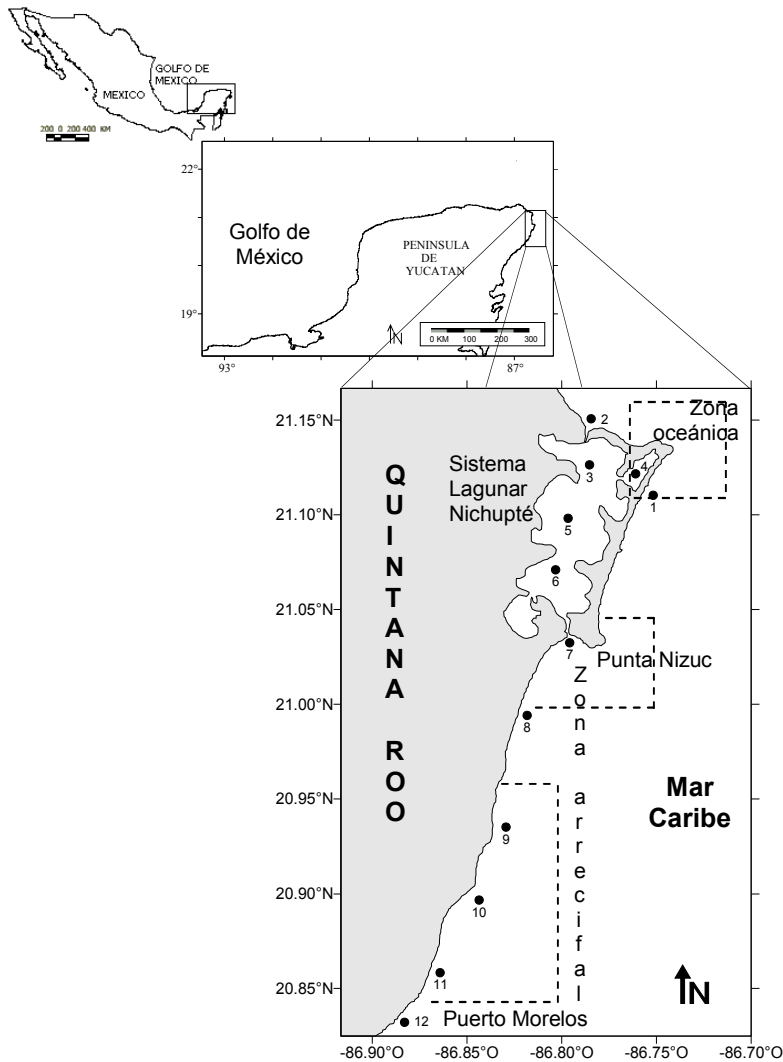


Figura 2 Localización del área de estudio y los sitios de muestreo. [---] Parque marino.

De acuerdo con García (2004) el clima de la región es del tipo AWI (X')(i)g, cálido, subhúmedo con una temperatura media anual mayor a 22 °C, de tal forma que en los meses más fríos (enero y febrero) la temperatura usualmente no desciende de 20 °C, mientras que en los más cálidos (julio y agosto) asciende a

más de 30 °C. En el verano ocurren las mayores precipitaciones, con lluvias torrenciales generalmente en agosto y septiembre, mientras que las lluvias de invierno pueden contribuir con poco más del 10% de la precipitación total anual. Durante la mayor parte del año la zona se encuentra bajo la influencia de masas de aire marítimo tropical del Atlántico, mientras que de noviembre a enero suelen ocurrir nortes, que son masas de aire frío continental procedentes del norte del Golfo de México (Merino & Otero 1991), aunque este patrón varía año con año.

Sobre el lado oriental de la Península de Yucatán corre una franja de arrecifes coralinos intermitente que forma parte del gran cinturón arrecifal del Atlántico, en este litoral la plataforma es prácticamente inexistente y los frentes arrecifales comunican directamente con el talud continental, a escasos 2 ó 3 km de la línea de costa (Chávez 1994).

La zona de estudio tiene gran influencia de la corriente oceánica de Yucatán que fluye paralela a la costa con dirección de sur a norte, cuya intensidad es afectada temporalmente por el régimen de vientos prevaleciente (Capurro 2003) presentándose con mayor intensidad a mitad de la primavera (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998). Se presenta además una contracorriente costera que fluye paralela al litoral en dirección de norte a sur, con una dinámica propia que caracteriza las porciones más internas de la costa quintanarroense con influencia en los arrecifes, lagunas arrecifales y bahías (Merino 1986).

Las aguas costeras presentan un carácter oceánico y oligotrófico, con gran estabilidad vertical, elevada transparencia y bajos niveles de nutrientes. El régimen de mareas es mixto y semidiurno, por lo que se presentan diariamente dos pleamares y dos bajamares. La temperatura media del agua en superficie es de 27.74 °C y la salinidad difícilmente podría descender por debajo de las 34 ups. El valor promedio de oxígeno disuelto es de 4.99 ml/l debido posiblemente a la elevada producción primaria de las comunidades bénticas (Merino & Otero 1991).

En el Sistema Lagunar Nichupté (SLN) llegan a presentarse características hipohalinas con valores promedio de 6 a 7 ups, alcanzando valores de 37.5 ups sólo en una zona aislada del margen occidental. La temperatura de la laguna es sólo 2 °C más alta que la temperatura de las aguas superficiales del Mar Caribe y el intervalo interno es de 3 °C (28.1-31.0 °C). El contenido de oxígeno disuelto puede considerarse relativamente bajo; en general, los valores medios son de alrededor de 3.0 a 3.5 ml/L y el punto de saturación es superior a 4.5 ml/L.

El SLN es principalmente afectado por el viento y secundariamente por las mareas. Los vientos dominantes son S-SE, excepto cuando sopla el "norte", la velocidad promedio es de 2 a 3 nudos manteniéndose a veces en velocidades menores de 1 nudo por periodos largos, lo que parece ser suficiente para mantener, en general, un movimiento continuo de la capa de agua superficial de este a oeste. La profundidad promedio de la cuenca es de 1.5 a 2 metros y muy rara vez excede los 3.5 metros (Jordán *et al.* 1978).

Material y métodos

I. Obtención del material biológico

El material zoopláctónico se obtuvo mensualmente de enero a diciembre de 2005 en 12 estaciones de muestreo. Las estaciones 1 y 2 se encuentran localizadas en la zona oceánica, frente a la Zona Hotelera y frente a la boca de Playa Linda en Cancún, respectivamente; las estaciones 3 a 6 se localizan en el SLN y las estaciones 7 a 12 en la zona arrecifal desde punta Nizuc hasta Puerto Morelos (Figura 2).

La recolección de las muestras se realizó abordo de una embarcación con motor fuera de borda, mediante arrastres horizontales y superficiales con duración de 10 minutos, utilizando una red estándar de zooplancton de 0.40 m de diámetro en la boca, 1.30 m de longitud y una abertura de malla de 0.33 mm. Las muestras de zooplancton obtenidas se fijaron con una solución de formaldehído al 4% neutralizada con una solución saturada de borato de sodio.

En cada una de las estaciones muestreadas se obtuvieron los registros de la profundidad, así como de los parámetros hidrológicos del agua (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH) mediante un multianalizador de campo YSI con un margen de error de ± 0.1 .

II. Procesamiento del material biológico e identificación taxonómica

Las hidromedusas fueron aisladas y cuantificadas de la muestra total utilizando un microscopio estereoscópico Olympus SZ40. Posteriormente se aislaron, identificaron y cuantificaron a las hidromedusas parasitadas con tremátodos. El análisis taxonómico de las hidromedusas parasitadas se realizó con base en los trabajos de Mayer (1910), Russell (1953), Kramp (1959, 1961) y Bouillon & Boero (2000). El arreglo taxonómico de estos cnidarios está basado en el esquema propuesto por Márques & Collins (2004) (Anexo Tabla II). Se decidió trabajar con *C. folleata* por haber sido la hidromedusa con mayor ocurrencia espacial y temporal durante el año de estudio (Anexo Tabla III).

Cada uno de los ejemplares parasitados de *C. folleata* fue revisado para determinar el sitio de infección, cuantificar y remover a los tremátodos del tejido de la hidromedusa con ayuda de un microscopio estereoscópico, pinzas y agujas de disección muy finas, tratando de dañar lo menos posible a los parásitos. Los tremátodos fueron colocados en preparaciones semipermanentes de gelatina glicerinada (1:7) para su identificación utilizando un microscopio Olympus CH-2. Adicionalmente y dado que la taxonomía de los tremátodos está basada en las formas adultas, se realizaron infecciones experimentales en peces en un intento de lograr que las metacercarias maduraran y así poder identificar a nivel de especie los parásitos encontrados. Las infecciones se realizaron en peces colectados al azar con dosis variadas de metacercarias las cuales fueron

introducidas directamente en el tracto intestinal mediante una cánula. La determinación hasta el nivel taxonómico más bajo posible se realizó siguiendo los trabajos de Yamaguti (1971, 1975) y la literatura específica de los grupos encontrados.

Se realizó una caracterización morfológica de cada uno de los tremátodos identificados basada en un número variable de ejemplares para detectar la consistencia en los caracteres importantes para su clasificación y abarcar la variación de los mismos. En la caracterización se incluye la media aritmética \pm la desviación estándar, seguida de los valores máximos y mínimos entre paréntesis de la longitud y ancho máximo, expresadas en micrómetros, de las siguientes estructuras: cuerpo, ventosa oral, acetábulo y faringe (Scholz *et al.* 2000); la proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral; particularidades como la presencia de pigmentos, concreciones esféricas, etc., y se presenta un dibujo en vista ventral realizado con ayuda de una cámara clara.

Para cada especie de tremátodo se estimaron los siguientes parámetros de infección de acuerdo con Margolis *et al.* (1982) y Bush *et al.* (1997).

- La **abundancia media**, como el número total de individuos de una especie particular de parásito en una muestra de una especie particular de hospederos, dividido por el número total de hospederos examinados de esa especie (parasitados y no parasitados),
- El índice de **prevalencia**, como el número de hospederos parasitados con uno o más individuos de una especie particular de parásito, dividido por el número de hospederos examinados, expresado como porcentaje, y
- La **intensidad**, como el número de individuos de una especie de parásito particular en cada hospedero parasitado de una muestra, expresado como intervalo numérico.

III. Determinación de la correlación espacio-temporal

Para determinar la estructura espacial de los parásitos se realizó un análisis espacial mediante índices de distancia, con el cuál se correlacionaron las variables de número total de metacercarias contra el número de ejemplares de *C. folleata* global y cada uno de los parámetros registrados (profundidad, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH), durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo.

Mediante este análisis se logra identificar áreas de agregación significativa a partir de un índice de agrupación (v) que cuantifica el grado en el que cada valor de la variable contribuye al patrón espacial general de los datos, proporcionando así una medida de la asociación espacial.

Estos índices fueron obtenidos con ayuda del programa SADIE Versión 122, Los detalles matemáticos de SADIE pueden consultarse en la dirección electrónica http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/pie/sadie_. Brevemente, este software estima la distancia mínima en el espacio, D , requerida para que los distintos valores de la variable estudiada alcancen el valor promedio en todas las posiciones del espacio. Esta distancia se calcula mediante un algoritmo que optimiza el flujo de transporte desde zonas con valores altos de la variable hasta zonas con valores bajos; posteriormente se realiza una prueba de permutaciones para obtener la distribución de frecuencias de D , y a partir de la división del valor observado entre el valor medio se genera un índice (Quero 2006).

Los índices de asociación global (X) son utilizados para evaluar el grado de correlación espacial positiva o asociación significativa (valores locales mayores a 1 y $P < 0.025$), correlación espacial negativa o disociación significativa (valores locales menores a 1 y $P > 0.975$), o falta de correlación espacial en toda el área de estudio.

Para visualizar la correlación espacio-temporal existente los valores de los índices de asociación obtenidos para cada punto muestreado fueron contorneados en mapas mediante un método de interpolación lineal utilizando el programa Surfer versión 6.0.

Resultados

I. Variación temporal y espacial de los parámetros hidrológicos

Temporalmente, la temperatura promedio del agua se mantuvo en un intervalo de 25 a 31.7 °C, los valores máximos fueron registrados en agosto y septiembre, y el mínimo en febrero. La salinidad promedio registrada fue de 29.4 a 36.9 ups, los valores más altos fueron registrados en mayo, mientras que los más bajos fueron observados en noviembre. El oxígeno disuelto presentó valores entre 4.7 y 5.8 mg/L, con el valor máximo en noviembre y el mínimo en octubre. Los valores de pH se mantuvieron en un intervalo de 7.88 a 8.27 (Figura 3).

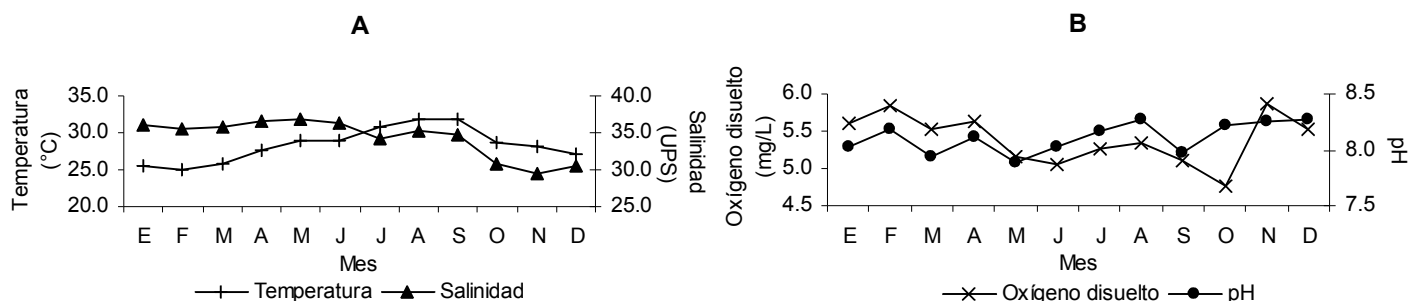


Figura 3 Variación mensual promedio de los parámetros hidrológicos registrados en la zona costera de Quintana Roo durante el 2005. A) Temperatura y salinidad; B) Oxígeno disuelto y pH.

La profundidad media del SLN (estaciones 3 a 6) fue de 2.1 a 3.5 m, mientras que en la zona arrecifal (estaciones 7 a 12) el intervalo fue de 2.1 a 4.9 m. En la zona oceánica (estaciones 1 y 2) se presentó la profundidad máxima promedio de 8.2 m.

La temperatura promedio registrada en las localidades de muestreo osciló de 27.7 a 28.9 °C, registrándose el valor más alto en la estación 9. La salinidad presentó valores desde 26.4 hasta 37.1 ups, siendo en el SLN donde se registraron valores inferiores a 35 ups, con el mínimo de salinidad en la estación 5. El oxígeno disuelto promedio se mantuvo en un valor cercano a 5 mg/L en la zona oceánica y en el SLN, mientras que en la zona arrecifal se presentaron valores cercanos a 6 mg/L, con el valor máximo en la estación 9. El pH se mantuvo en un intervalo de 8.0 a 8.16 (Figura 4).

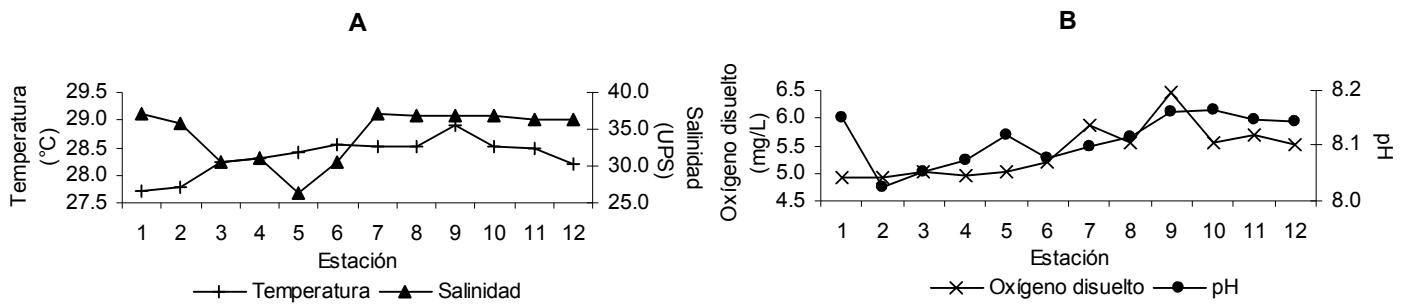


Figura 4 Variación espacial promedio de los parámetros hidrológicos registrados en la zona costera de Quintana Roo durante el 2005. A) Temperatura y salinidad; B) Oxígeno disuelto y pH.

II. Variación temporal y espacial de *Clytia folleata* parasitada

De un total de 6,019 ejemplares de *C. folleata* recolectados, sólo el 4.0% (243 ejemplares) estuvo parasitado, lo que a su vez corresponde al 9.0% del total de las hidromedusas parasitadas en el área de estudio (Anexo Tabla III). El tamaño promedio de los ejemplares de *C. folleata* infectados se mantuvo en un intervalo de 0.56 a 2.39 mm de diámetro.

Clytia folleata estuvo presente prácticamente durante todo el año. El mayor porcentaje de infección de esta especie se registró en el mes de mayo (2.63%), mientras que el resto del año se mantuvo en menos del 0.3% por mes. El único mes en el que no se encontraron clytias parasitadas fue noviembre (Figura 5A).

En las estaciones 6 a 8 se encontró el mayor porcentaje de infección de *C. folleata*, con el máximo (2.28%) en la estación 7. En la estación 10 no hubo registro de ejemplares parasitados de esta especie (Figura 5B).

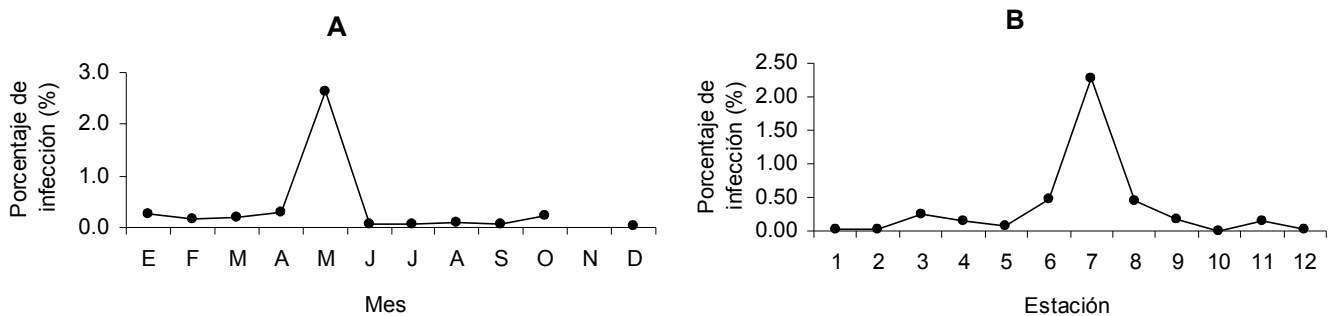


Figura 5 Variación de *C. folleata* parasitadas en la zona costera de Quintana Roo de enero a diciembre de 2005. A) Temporal; B) Espacial.

III. Resultados taxonómicos

Se contabilizó un total de 304 tremátodos. Tomando en cuenta su morfología y el tamaño, se distinguieron seis especies en fase de metacercaria pertenecientes a dos familias y cuatro géneros.

Clase Trematoda Rudolphi, 1808

Subclase Digenea Carus, 1863

Familia Fellodistomidae Nicoll, 1913

Diagnosis: Cuerpo globular o elongado. La superficie del cuerpo puede carecer de espinas o pueden ser muy finas. Ventosa oral subterminal, globular. Prefaringe corta o aparentemente ausente. Faringe bien desarrollada, globular a elongada. Esófago ausente a largo. Ciegos moderadamente largos, alcanzando los testículos o más allá, ocasionalmente unidos posteriormente. Acetábulo grande o de tamaño mediano, ecuatorial o en la mitad anterior del cuerpo. Vesícula excretora en forma de V o Y, con los brazos anteriores alcanzando casi el nivel de la faringe. Metacercaria no enquistada en invertebrados (Yamaguti 1971, 1975).

Subfamilia Lintoniinae Yamaguti, 1970

Género *Lintonium* Stunkard et Nigrelli, 1930

Diagnosis: Cuerpo piriforme, redondeado de la parte posterior. Ventosa oral transversalmente oval, prefaringe ausente, faringe oval, esófago corto. Bifurcación intestinal en la mitad anterior del cuerpo, ciegos terminando en o cerca de la parte posterior del cuerpo. Acetábulo muy prominente, grande, bien separado de la parte anterior del cuerpo. Poro excretor terminal. Vesícula excretora en forma de V (Yamaguti 1971, 1975).

***Lintonium* sp. 1**

(Figura 6)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.03 ± 0.4

Prevalencia: 2.89%

Intensidad: 1-3

Ejemplares revisados: 21

Caracterización: Metacercaria no enquistada, con cuerpo piriforme redondeado de la base, mide $224 \mu \pm 7.7$ (19-250 μ) de longitud por $158 \mu \pm 7.3$ (125-185 μ) de ancho máximo, la distancia del acetábulo a la base es de $88 \mu \pm 5.2$ (60-110 μ). Tegumento grueso y finamente espinoso a casi liso. La ventosa oral es circular y se ubica en posición terminal, mide $47 \mu \pm 1.9$ (38-58 μ) de largo por $43 \mu \pm 1.7$ (35-50 μ) de ancho. El acetábulo es circular y se localiza en la parte central del cuerpo, mide $47 \mu \pm 2.1$ (38-60 μ) de largo por $50 \mu \pm 1.3$ (45-58 μ) de ancho. La proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:1. La

boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe corta de $20 \mu \pm 2.2$ ($10-28 \mu$) de largo, una faringe muscular ovalada de $34 \mu \pm 2.1$ ($25-45 \mu$) de largo por $22 \mu \pm 0.7$ ($18-25 \mu$) de ancho seguida de un esófago que mide $29 \mu \pm 5.7$ ($8-63 \mu$) de largo. La bifurcación cecal se ubica por detrás del acetábulo. Los ciegos son cortos, curvados en su parte posterior a manera de gancho y dirigidos hacia la parte central del cuerpo, finalizando aproximadamente a un tercio de la parte posterior del cuerpo. La vesícula excretora tiene forma de “V”, es gruesa y se extiende hacia la parte anterior del cuerpo hasta donde finalizan los ciegos, se abre en un poro excretor terminal en la base del cuerpo. A la altura de donde terminan los ciegos se observa lo que podría tratarse de los primordios de los testículos, éstos son dos, tienen forma oval, de 18μ de largo por 26μ de ancho. Los primordios de los ovarios no fueron visibles.

Comentarios taxonómicos: La morfología general de las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 se asemeja con la metacercaria de *Lintonium vibex* (Linton, 1900) reportada en el ctenóforo *Mnemiopsis leidy* (Stunkard 1978a, Fig. 2: pág. 386), en la posición de los primordios de los testículos, la forma de los ciegos, el tamaño de las ventosas, la posición del acetábulo y la forma de la vesícula excretora; así como con *Cercaria laevicardii* Cable encontrada en el bivalvo *Laevicardium mortoni* (1954, Fig. 1: pág. 16), por presentar el cuerpo finamente espinoso y los ciegos finalizando entre el acetábulo y la parte posterior del cuerpo. Sin embargo, en los ejemplares revisados, la vesícula excretora no sobrepasa el acetábulo, como se presenta en *L. vibex* y *C. laevicardii*.

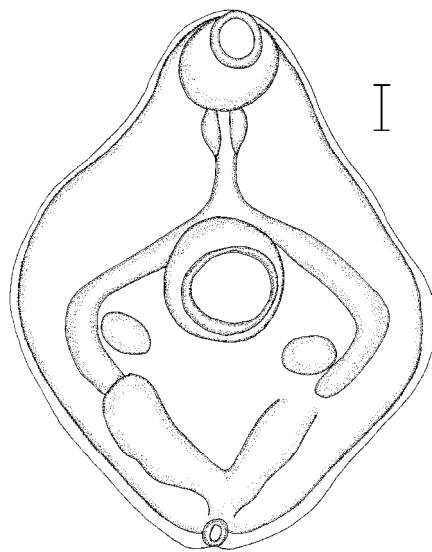


Figura 6 Metacercaria de *Lintonium* sp. 1 encontrada en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo. Escala 20μ .

***Lintonium* sp. 2**
(Figura 7)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.0009 ± 0.4

Prevalencia: 0.08%

Intensidad: 1-2

Ejemplares revisados: 6

Caracterización: Metacercaria no enquistada, con cuerpo oval alargado, mide $277 \mu \pm 12.4$ (228-323 μ) de longitud por $129 \mu \pm 6.5$ (105-153 μ) de ancho máximo, a la altura del acetábulo. La distancia del acetábulo a la base es de $110 \mu \pm 8.8$ (83-138 μ). Tegumento grueso y finamente espinoso. La ventosa oral es circular y ubicada en posición subterminal, mide $45 \mu \pm 1.0$ (43-48 μ) de largo por $47 \mu \pm 1.0$ (43-50 μ) de ancho. El acetábulo es circular y se ubica en la parte central del cuerpo, mide $47 \mu \pm 1.2$ (45-53 μ) de largo por $50 \mu \pm 1.3$ (45-55 μ) de ancho. La proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:1.04. La boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe angosta, de $20 \mu \pm 1.3$ (15-25 μ) de largo, una faringe muscular ovalada de $32 \mu \pm 1.2$ (28-35 μ) de largo por $23 \mu \pm 0.4$ (23-25 μ) de ancho seguida de un esófago grueso que mide $29 \mu \pm 4.8$ (13-43 μ) de largo. La bifurcación cecal se ubica anterior al acetábulo. Los ciegos son angostos, cortos, rectos y dirigidos hacia la parte posterior del cuerpo con el extremo final ligeramente más ensanchado y redondeado, finalizan a aproximadamente a un cuarto de la parte posterior del cuerpo. La vesícula excretora tiene forma de "V", es gruesa y se extiende hacia la parte anterior del cuerpo hasta la altura de la faringe, y se abre en un poro excretor ubicado en la base del cuerpo. No se observan primordios de gonadas.

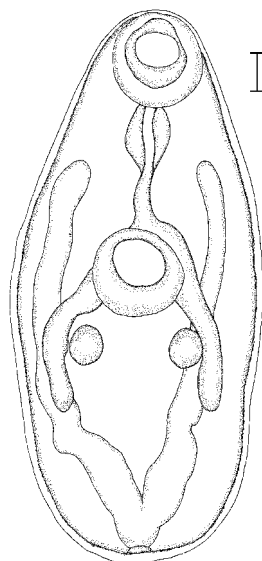


Figura 7 Metacercaria de *Lintonium* sp. 2 encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en el SLN y la zona arrecifal. Escala 20 μ .

Comentarios taxonómicos: Los ejemplares de la metacercaria de *Lintonium* sp. 2 se diferencian de la metacercaria de *Lintonium* sp. 1 principalmente por el largo de la vesícula excretora, la cuál se extiende hasta la altura de la faringe; ajustándose más a la descripción de *C. laevicardii* (Cable 1954, Fig. 1: pág. 16) y *L. vibex* (Stunkard 1978a, Fig. 2: pág. 386); sin embargo, en los ejemplares estudiados no se observaron concreciones esféricas en el interior de la vesícula.

Subfamilia Baccigerinae Yamaguti, 1958

Género *Bacciger* Nicoll, 1914

Diagnosis: Cuerpo de redondeado a oval, espinoso. Ventosa oral de subterminal a terminal, faringe bien desarrollada, esófago corto, ciegos alcanzando los testículos o un poco más atrás. Acetábulo un poco más grande que la ventosa oral, ecuatorial o pre-ecuatorial. Vesícula excretora en forma de V con brazos largos (Yamaguti 1971, 1975).

***Bacciger* sp.** (Figura 8)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.012 ± 0.6

Prevalencia: 0.93%

Intensidad: 1-4

Ejemplares revisados: 24

Caracterización: Metacercaria no enquistada, con cuerpo piriforme redondeado de la base, mide $218 \mu \pm 12.4$ ($165-273 \mu$) de longitud por $161 \mu \pm 8.3$ ($115-210 \mu$) de ancho máximo, al nivel del acetábulo. La distancia del acetábulo a la base es de $86 \mu \pm 5.9$ ($60-123 \mu$). Tegumento grueso y espinoso, las espinas son largas en la parte anterior y van disminuyendo su tamaño hacia la parte posterior del cuerpo. La ventosa oral es circular y ubicada en posición terminal, mide $44 \mu \pm 1.6$ ($35-55 \mu$) de largo por $45 \mu \pm 1.1$ ($38-50 \mu$) de ancho. El acetábulo es circular y se ubica en la parte central del cuerpo, mide $49 \mu \pm 1.8$ ($40-58 \mu$) de largo por $53 \mu \pm 1.9$ ($45-63 \mu$) de ancho. La proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:1.11. La boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe angosta, de $20 \mu \pm 2.9$ ($3-30 \mu$) de largo, una faringe muscular ovalada de $33 \mu \pm 1.4$ ($28-43 \mu$) de largo por $22 \mu \pm 0.7$ ($20-28 \mu$) de ancho seguida de un esófago de $31 \mu \pm 5.6$ ($13-63 \mu$) de largo. La bifurcación cecal se ubica por detrás del acetábulo. Los ciegos son gruesos, curvados en su parte posterior a manera de gancho y dirigidos hacia la parte central del cuerpo, el extremo final comúnmente es más ensanchado y redondeado, finalizando aproximadamente a un tercio de la parte posterior del cuerpo. La vesícula excretora tiene forma de "V", es gruesa y se extiende hacia la parte anterior del cuerpo hasta la parte anterior del acetábulo, en su interior presenta numerosas concreciones refringentes esféricas, y se abre en un poro excretor terminal ubicado en la base del cuerpo. No se observan primordios de gonadas.

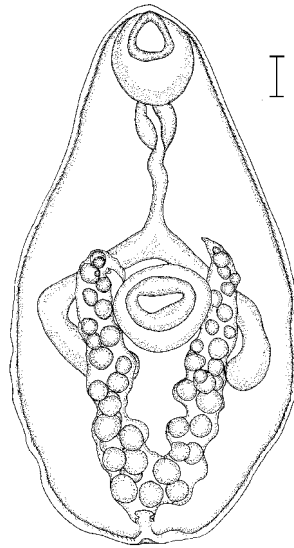


Figura 8 Metacercaria de *Bacciger* sp. encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en el SLN y la zona arrecifal. Escala 20 μ .

Comentarios taxonómicos: Las características más importantes de las baccigerinas son el tegumento finamente espinoso y la vesícula en forma de V (Bray 1988). La morfología general de las metacercarias de *Bacciger* sp. se asemeja a la descripción de la metacercaria de *Bacciger* sp. registrada en la hidromedusa *Clytia* sp. y el ctenóforo *Mnemiopsis mccradyi* (Martorelli 2001, Fig. 1: pág. 306) y a *Cercaria tageli* encontrada en bivalvos (Wardle 1983, Fig. 1: pág. 18), por la extensión de la vesícula excretora y la presencia de concreciones esféricas en su interior; sin embargo, las metacercarias encontradas difieren en el tamaño del cuerpo.

Familia Lepocreadiidae (Odhner, 1905)

Diagnosis: Cuerpo elongado generalmente espinoso u ocasionalmente sin espinas, espinas orales más largas ocasionalmente presentes, con frecuencia con pigmentos oculares. Ventosa oral generalmente subterminal. Prefaringe presente, raramente muy larga. Faringe siempre presente. Esófago generalmente presente, variable en longitud. Ciegos generalmente alcanzando la parte posterior del cuerpo, en ocasiones formando cloaca o ano, o uroprocto. Acetábulo simple, en la mitad anterior del cuerpo, ocasionalmente postecuatorial. Vesícula excretora generalmente en forma de I, larga o corta, ocasionalmente sacular. Poro excretor generalmente terminal. Metacercaria presente en una amplia variedad de invertebrados (Yamaguti 1971, 1975).

Subfamilia Lepocreadiinae Odhner, 1905

Género *Lepocreadium* Stossich, 1903

Diagnosis: Cuerpo oval a piriforme, pequeño, espinoso. Pigmentos oculares presentes. Ventosa oral subglobular, subterminal. Prefaringe distinguible, faringe

grande subglobular, esófago muy corto a largo, ciegos alcanzando la parte posterior del cuerpo. Acetábulo comparativamente pequeño, en la mitad posterior del cuerpo. Vesícula excretora generalmente alcanzando el acetábulo o más allá de éste. Medusas, ctenóforos, poliquetos y turbelarios como segundos hospederos intermediarios (Yamaguti 1971, 1975).

***Lepocreadium* sp.**

(Figura 9)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.0004

Prevalencia: 0.05%

Intensidad: 1

Ejemplares revisados: 3

Caracterización: Metacercaria no enquistada, con cuerpo ligeramente ovalado y constreñido a la altura de la faringe, mide $200 \mu \pm 4.6$ (190-213 μ) de longitud por $176 \mu \pm 7.6$ (163-198 μ) de ancho máximo, la distancia del acetábulo a la base es de $47 \mu \pm 3.2$ (38-53 μ). Tegumento grueso y espinoso, en la parte anterior las espinas son largas y decrecen en tamaño hacia la parte posterior del cuerpo. Pigmento concentrado a manera de ocelos ubicado a ambos lados de la ventosa oral y ligeramente difuso a manera de diminutos grumos entre la faringe y el acetábulo. La ventosa oral es circular y ubicada en posición subterminal, mide $45 \mu \pm 0$ de largo por $66 \mu \pm 2.5$ (60-73 μ) de ancho. El acetábulo es circular y se ubica postecuatorialmente, mide $55 \mu \pm 3.5$ (45-60 μ) de largo por $41 \mu \pm 11.7$ (8-63 μ) de ancho. La proporción del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:1.22. La boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe corta, una faringe muscular redonda de $41 \mu \pm 1.2$ (38-43 μ) de largo por $38 \mu \pm 0$ de ancho. La bifurcación cecal se ubica anterior al acetábulo. Los ciegos son anchos, cortos, rectos y en forma de herradura con el extremo final redondeado, finalizan muy cerca de la parte posterior del cuerpo. La vesícula excretora tiene forma de I y se extiende hasta la parte posterior del acetábulo, se abre en un poro excretor terminal en la base del cuerpo. Se observa lo que podría tratarse de los primordios de los testículos por debajo del acetábulo, éstos son dos, tienen forma oval de 30 μ de largo por 16 μ de ancho. No se observan primordios de los ovarios.

Comentarios taxonómicos: Las metacercarias de *Lepocreadium* sp. se asemejan a las metacercarias de *Lepocreadium aerolatum* (Linton, 1900) encontradas en la hidromedusa *Podocoryne carnea* y el ctenóforo *M. leidy* (Stunkard 1980b Fig. 5: pág. 156), en la posición de la ventosa oral y el acetábulo y en el largo de los ciegos, pero difieren en el largo de la vesícula excretora. Los ejemplares también son parecidos a metacercarias de *Lepocreadium setiferoides* (Miller & Northup, 1926) registradas en la scyfo-medusa *Chrysaora quinquecirrha* (Stunkard 1972, Fig. 1: pág. 330), en el tamaño de las manchas oculares, el largo de los ciegos y de la vesícula excretora. Sin embargo, las metacercarias encontradas presentan el

acetábulo ligeramente más grande que la ventosa oral, mientras que en *L. aerolatum* y *L. setiferoides* ocurre lo contrario.

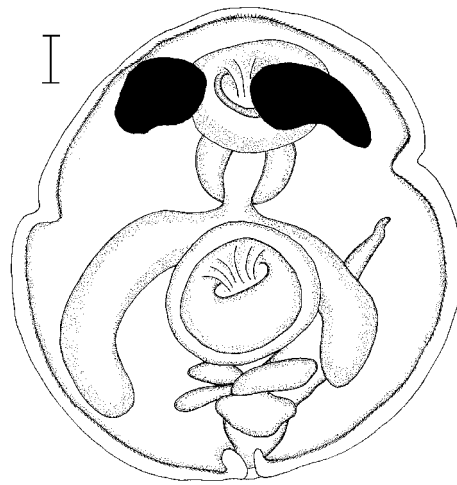


Figura 9 Metacercaria de *Lepocreadium* sp. encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona arrecifal. Escala 20 μ .

Género *Opechona* Looss, 1907

Diagnosis: Cuerpo oval a oval-elongado. Ventosa oral grande a pequeña, prefaringe distinguible, faringe oval, esófago corto a largo. Bifurcación intestinal en la parte anterior del cuerpo, los ciegos alcanzan la parte posterior del cuerpo, uroprocto presente. Vesícula excretora en forma de I, extendiéndose hasta la parte anterior del cuerpo. Cnidarios, ctenóforos, quetognatos, anélidos y teleósteos como segundos hospederos intermediarios (Yamaguti 1971, 1975).

***Opechona* sp. 1**
(Figura 10)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.0004

Prevalencia: 0.05%

Intensidad: 1

Ejemplares revisados: 3

Caracterización: Metacercaria no enquistada, con cuerpo oval a redondeado, mide $253 \mu \pm 37.8$ (195-363 μ) de longitud por $204 \mu \pm 15.3$ (175-248 μ) de ancho máximo. Tegumento grueso y espinoso, las espinas son largas en la parte anterior y disminuyen ligeramente su tamaño hacia la parte posterior del cuerpo. Pigmento difuso en toda la parte anterior alrededor de la ventosa oral y hasta la altura de la bifurcación cecal. La ventosa oral es circular y ubicada en posición terminal, mide $60 \mu \pm 8.2$ (43-83 μ) de largo por $88 \mu \pm 4.7$ (75-98 μ) de ancho. El acetábulo es

circular y se ubica por debajo del ecuador, mide $57 \mu \pm 5.5$ ($48-73 \mu$) de largo por $63 \mu \pm 1.5$ ($60-68 \mu$) de ancho. La proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:0.944. La boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe corta de $26 \mu \pm 2.1$ ($23-30 \mu$) de largo, una faringe muscular grande y redonda de $54 \mu \pm 6.5$ ($38-70 \mu$) de largo por $57 \mu \pm 6.8$ ($38-70 \mu$) de ancho seguida de un esófago muy corto. La bifurcación cecal se ubica anterior al acetábulo. Los ciegos son gruesos, cortos, casi rectos, en forma de herradura y finalizan muy cerca de la parte posterior del cuerpo, donde se estrechan y se comunican con la vesícula excretora, formando un uroprocto. La vesícula excretora tiene forma de I y se extiende ligeramente más allá del acetábulo, en su interior contiene numerosas concreciones refringentes esféricas, se abre en un poro excretor terminal. Se observa lo que podría tratarse de los primordios de los testículos por debajo del acetábulo, éstos son dos, con forma oval de $14.5 \mu \pm 0.5$ ($14-15 \mu$) de largo por $32.5 \mu \pm 13.3$ ($20-45 \mu$) de ancho. No se observan primordios de los ovarios.

Comentarios taxonómicos: Los ejemplares de las metacercarias de *Opechona* sp. 1 podrían estar relacionados con *Opechona pyriforme* encontrada en la hidromedusa *Eirene lactea* (Gómez del Prado-Rosas *et al.* 2000, Fig. 1: pág. 3), por el largo de la vesícula excretora, pero difieren en el tamaño del acetábulo, el cuál es ligeramente más pequeño en las metacercarias encontradas. Por otro lado, se asemejan a la metacercaria de *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) registrada en las hidromedusas *P. carnea* y *Eutonina indicans* (Køie 1975, Fig. 6; pág. 74), en la distribución de los pigmentos oculares, la posición del acetábulo y el largo de los ciegos; pero difieren en la extensión de la vesícula excretora, que en esta especie sobrepasa el acetábulo.

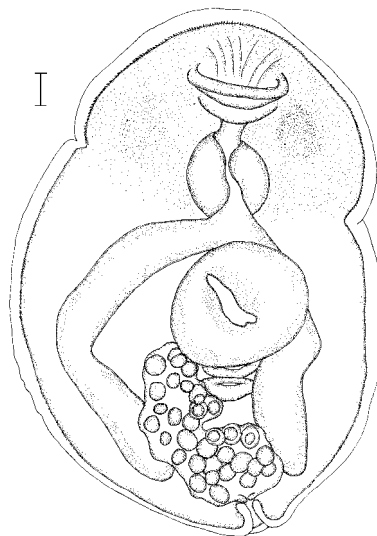


Figura 10 Metacercaria de *Opechona* sp. 1 encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona oceánica y arrecifal. Escala 20μ .

***Opechona* sp. 2**
(Figura 11)

Sitio de infección: sobre la base del estómago.

Abundancia media: 0.0008

Prevalencia: 0.08%

Intensidad: 1

Ejemplares revisados: 5

Caracterización: Metacercaria enquistada, con cuerpo oval alargado, mide $245 \mu \pm 23.7$ (150-300 μ) de longitud por $159 \mu \pm 8.6$ (135-193 μ) de ancho máximo. Tegumento grueso y espinoso en la parte anterior del cuerpo, las espinas son largas. Pigmento en forma de pequeños grumos a manera de ocelos y ligeramente difuso en la parte anterior y hasta la altura de la faringe. La ventosa oral es circular y ubicada en posición subterminal, mide $55 \mu \pm 3.2$ (43-65 μ) de largo por $69 \mu \pm 4.2$ (55-83 μ) de ancho. El acetábulo es circular y se ubica postecuatorialmente, mide $53 \mu \pm 4.4$ (45-65 μ) de largo por $63 \mu \pm 3.1$ (55-70 μ) de ancho. La proporción del largo del acetábulo con respecto a la ventosa oral es de 1:0.96. La boca se abre en medio de la ventosa oral, le sigue una prefaringe de $21 \mu \pm 6.4$ (3-33 μ) de largo, una faringe muscular ovalada de $57 \mu \pm 4.3$ (48-73 μ) de largo por $43 \mu \pm 3.1$ (33-50 μ) de ancho seguida de un esófago de $82 \mu \pm 16.2$ (45-125 μ) de largo. La bifurcación cecal se ubica anterior al acetábulo. Los ciegos son gruesos, largos, ligeramente curvados, finalizan en la parte posterior del cuerpo, donde se estrechan y se comunican con la vesícula excretora, formando un uroprocto. La vesícula excretora tiene forma de I y se extiende hasta la parte anterior del acetábulo, en su interior presenta algunas concreciones refringentes esféricas, se abre en un poro excretor subterminal en la base del cuerpo. A la altura del acetábulo se observa lo que podría tratarse de los primordios de los testículos, los cuales tienen forma oval pero difieren en tamaño y por encima de estos se ubica lo que podría ser el primordio del ovario.

Comentarios taxonómicos: Éste es el segundo registro de metacercarias enquistadas presentes en hidromedusas. La metacercaria de *Opechona* sp. 2 difiere de la metacercaria de *Opechona* sp. 1 por presentar quiste y por la disposición de los pigmentos oculares. La morfología de los ejemplares desenquistados se asemeja a las metacercarias enquistadas encontradas en las hidromedusas *Clytia* sp. y *Liriope tetraphylla* (Martorelli 1996, Fig. 2: pág. 353), en el largo de la vesícula excretora y en la proporción de las ventosas. Así mismo, se parecen a las metacercarias de *Opechona* sp. descritas por Martorelli (2001, Fig. 2: pág. 307) y Morandini *et al.* (2005, Fig. 7: pág. 43), pero difieren por el tamaño del cuerpo, el tamaño de las ventosas y por la extensión de la vesícula excretora.

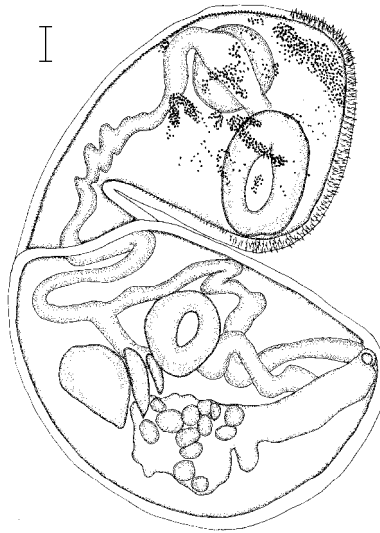


Figura 11 Metacercaria de *Opechona* sp. 2 encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona arrecifal. Escala 20 μ .

IV. Variación temporal y espacial de los tremátodos de *Clytia folleta*

La mayor cantidad de tremátodos (207 ejemplares) se registró en el mes de mayo, mientras que el resto del año este número se mantuvo en un intervalo de 5 a 17 ejemplares por mes; diciembre fue el mes donde se encontró el número más bajo de parásitos (un ejemplar). El mayor número de trematodos encontrados en total durante los meses de estudio corresponden a las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp., con 209 y 78 organismos, respectivamente. El resto de las especies de metacercarias se mantuvieron en un intervalo muy por debajo de éstas, con solamente de 3 a 6 ejemplares registrados para todos los meses estudiados (Figura 12).

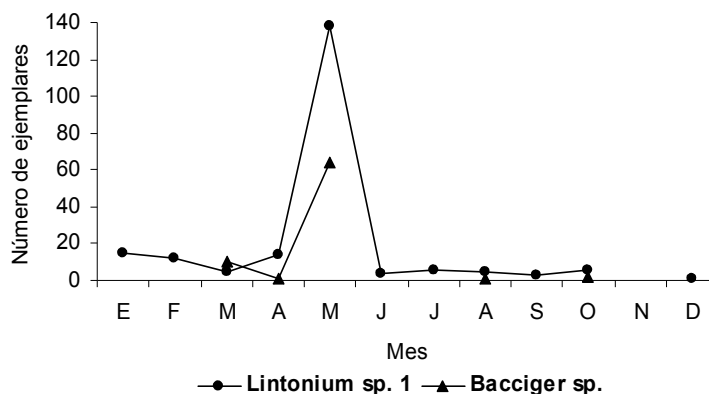


Figura 12 Variación temporal de las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp. encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo.

En las estaciones 6 a 8 se encontraron los números más altos de tremátodos, con un máximo en la estación 7 donde se registraron 181 parásitos principalmente de las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp. (113 y 64 ejemplares, respectivamente). En el resto de las estaciones el número de tremátodos fluctuó de 3 a 16, mientras que la mínima cantidad de parásitos se presentó en los sitios de muestreo ubicados en la zona oceánica (Figura 13).

La intensidad de infección se mantuvo en un intervalo de 1 a 2 parásitos por hospedero, intensidades de 3 a 4 fueron bajas ya que a lo largo del estudio sólo ocho clytias (3.29%) presentaron tres metacercarias cada una y únicamente una hidromedusa presentó cuatro tremátodos(0.4%).

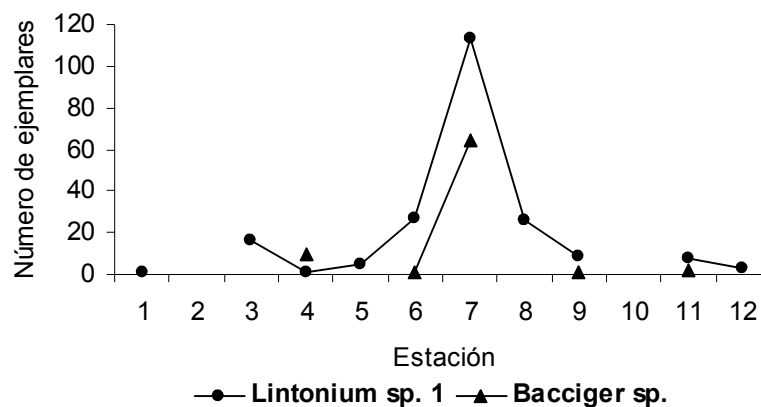


Figura 13 Variación espacial de las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp. encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo.

Los valores de prevalencia entre los sitios de muestreo para todo el año se mantuvieron en un intervalo de 0.02 a 1.51% para la metacercaria de *Lintonium* sp. 1, y de 0.02 a 0.75% para *Bacciger* sp. En la estación 7 se obtuvo el valor de prevalencia más alto para ambas especies (Figura 14A). Así mismo, los valores de abundancia media para *Lintonium* sp. 1 estuvieron entre 0.0002 y 0.018 ± 0.4 y para *Bacciger* sp. de 0.0002 a 0.0106 ± 0.6 (Figura 14B).

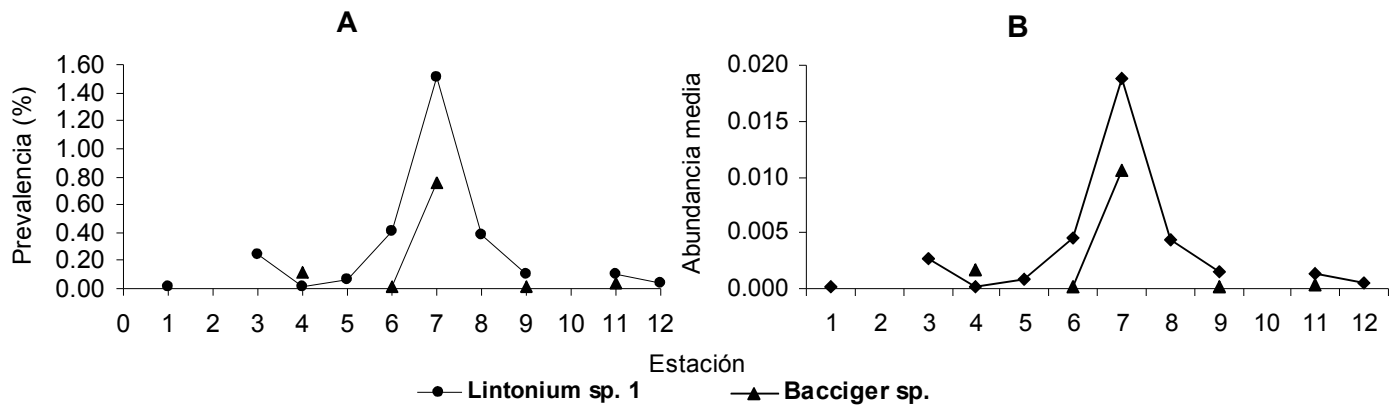


Figura 14 Índice de prevalencia y abundancia media por estación de las metacercarias de *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp. encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo.

La mayoría de los hospederos albergó a tremátodos pertenecientes a una sola especie, sin embargo, hubo tres hidromedusas parasitadas que albergaron a dos especies, una de ellas con metacercarias del género *Lintonium* (sp. 1 y 2), otra con parásitos de la misma familia pero distinto género (*Bacciger* sp. y *Lintonium* sp. 1) y una más con tremátodos de diferente familia (*Opechona* sp. 2 y *Lintonium* sp. 1).

V. Correlación espacio-temporal

A partir de los resultados obtenidos del análisis espacial se detectaron asociaciones significativas ($P < 0.025$) del número de metacercarias con la salinidad (junio $X = 0.304$, $P = 0.016$) y el oxígeno disuelto (junio $X = 0.345$, $P = 0.0155$) (Figura 15). Además de disociaciones significativas ($P > 0.975$) con la temperatura (enero $X = -0.200$, $P = 0.999$), la profundidad (junio $X = -0.283$, $P = 0.992$) (Figura 16) y la salinidad (febrero $X = -0.267$, $P > 0.99$; agosto $X = -0.054$, $P = 0.99$) (Figura 17). No se detectaron correlaciones significativas el resto del año con ninguno de los parámetros hidrológicos (Anexo Figuras 19 a 23).

Además, se encontraron asociaciones para todos los meses de estudio entre el número de metacercarias y el número de clytias parasitadas; sin embargo, para los meses de julio, y de septiembre a diciembre, estas asociaciones no fueron estadísticamente significativas ($P > 0.025$) (Anexo Figura 18).

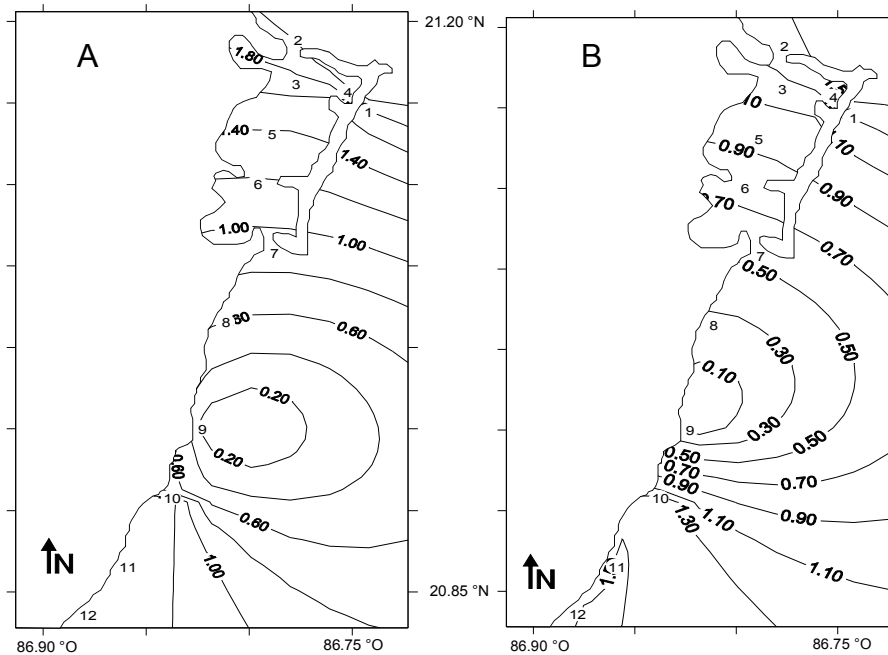


Figura 15 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* en la zona costera de Quintana Roo durante junio de 2005 con algunos parámetros hidrológicos. A) Salinidad ($X=0.345$; $n=60$; $P=0.016$); B) Oxígeno disuelto ($X=0.345$; $n=60$; $P=0.0155$).

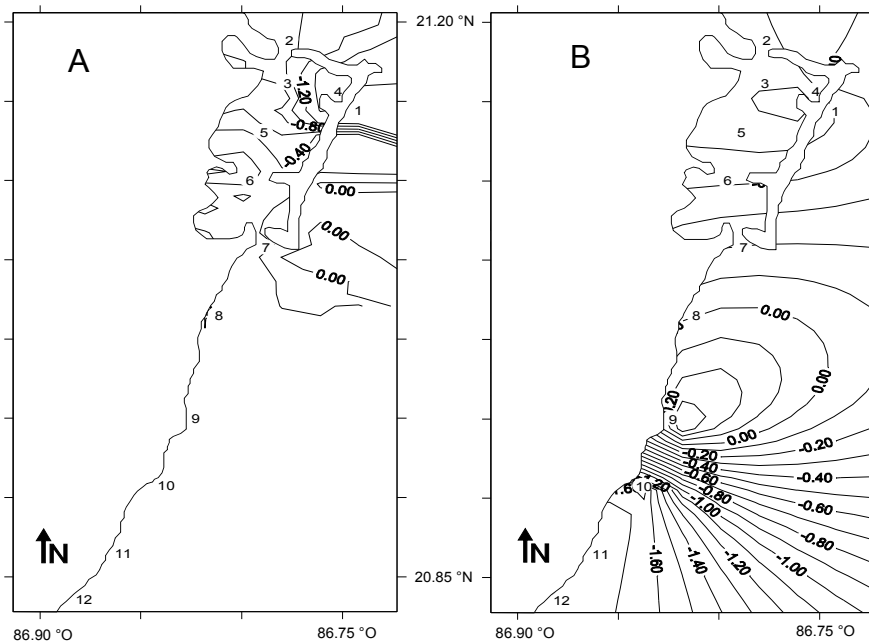


Figura 16 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* en la zona costera de Quintana Roo durante el 2005 con algunos parámetros hidrológicos. A) Temperatura (Enero $X=-0.200$; $n=295$; $P=0.99$); B) Profundidad (Junio $X=-0.283$; $n=60$; $P=0.992$).

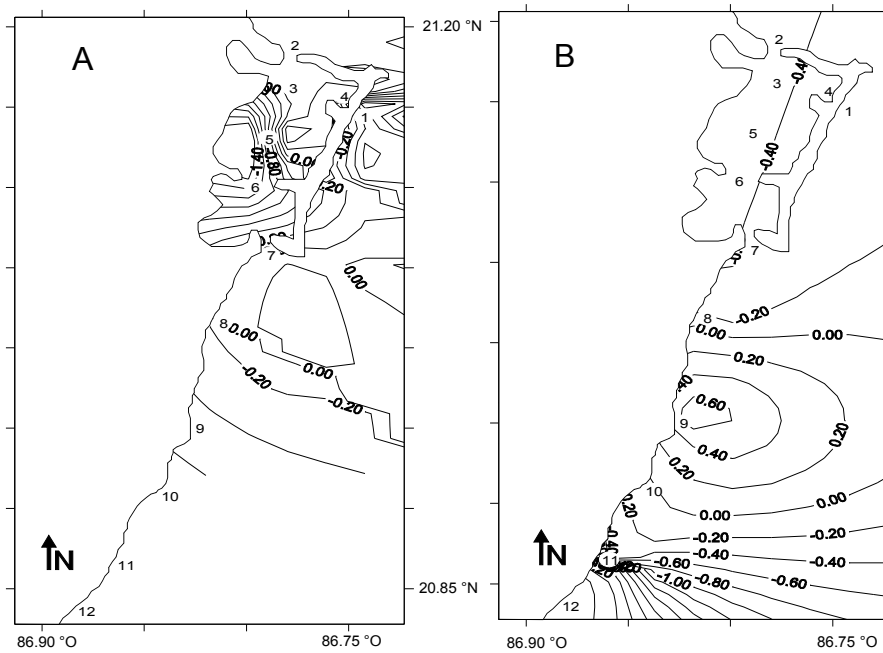


Figura 17 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* en la zona costera de Quintana Roo durante el 2005 con la salinidad. A) Febrero ($X=-0.267$; $n=499$; $P>0.99$); B) Agosto ($X=-0.054$; $n=67$; $P=0.99$).

Discusión

I. Variación espacio-temporal de *Clytia folleata* parasitada

Las hidromedusas son el grupo más importante del zooplancton gelatinoso en bahías costeras del Caribe Mexicano (Suárez-Morales *et al.* 1999). Durante el año de estudio fueron recolectados 6, 019 ejemplares de *C. folleata* en las muestras de zooplancton total; sin embargo, el porcentaje que se encontró parasitado fue bajo (4.0%). Esto pudo deberse a que hubo otras especies de medusas parasitadas en mayor porcentaje (Anexo Tabla III).

Los tremátodos frecuentemente utilizan muchas especies diferentes de organismos planctónicos como hospederos intermediarios secundarios (Marcogliese 1995); sin embargo, unas especies son parasitadas con más frecuencia ó a intensidades más altas que otras (Bush *et al.* 1993). Lo que puede ser debido a que están más en contacto con los estados infectivos o bien se comportan de manera que pueden aumentar o disminuir el riesgo a ser infectados (Smith *et al.* 2007).

El porcentaje total de *C. folleata* parasitadas durante el periodo de estudio presentó dos pulsos altos en mayo (25.9%) y octubre (39.1%). Sin embargo, en mayo se encontró la mayor cantidad de clytias parasitadas (2.63%), mientras que en octubre solamente se observó el 0.22% de ejemplares parasitados (Figura 5A).

Espacialmente se presentó una situación similar pues la cantidad de medusas infectadas fue menor al 10% del total de clytias recolectadas por estación, y el porcentaje más alto de organismos parasitados se presentó en la zona arrecifal (Figura 5B; Anexo Tabla IV).

Esta variación en los porcentajes de transmisión en los meses y estaciones, donde hubo pocos ejemplares parasitados de *Clytia*, pudo ser debida a que otras especies más abundantes del zooplancton tuvieron mayor probabilidad de ser parasitadas.

La transmisión hacia el segundo hospedero intermediario se ve afectada por su abundancia (Thieltges 2007). Las hidromedusas comúnmente son depredadoras de varias especies de copépodos (Segura-Puertas & Damas-Romero 1997) y sus máximas abundancias han sido relacionadas con la disponibilidad de alimento y la depredación (Suárez-Morales *et al.* 1995; Canché-Canché & Castellanos-Osorio 2005). La mayoría de los estudios realizados en el litoral de Quintana Roo coinciden en que durante la época de lluvias, principalmente en los meses de septiembre y octubre, se registran las mayores abundancias de medusas y de zooplancton (Segura-Puertas & Ordóñez-López 1994; Suárez & Gasca 1994; Segura-Puertas & Damas-Romero 1997; Álvarez-Cadena *et al.* 1996), aunque también se registra un segundo pico de abundancia en el mes de mayo.

Especialmente las zonas que se encuentran eutrofizadas, como en el SLN (Reyes & Merino 1991), tienden a favorecer el incremento de medusas (Arai 2001; Mills 2001) así como de una gran variedad de organismos, entre ellos los peces, que utilizan estos ambientes como sitios de reproducción y crecimiento (Stuardo & Valdovinos 1989; Amezcua-Linares *et al.* 1992; García-Abad *et al.* 1999), los cuales pueden ser hospederos definitivos de los parásitos encontrados en las hidromedusas, por lo que su presencia en ciertas zonas podría estar favoreciendo los procesos de transmisión.

II. Identificación taxonómica de tremátodos

Las metacercarias encontradas pertenecen a dos de los grupos principales de tremátodos que infectan a peces marinos (Marcogliese 1995). Los adultos de la Familia Lepocreadiidae habitan típicamente el intestino y ciegos pilóricos de teleósteos, y los hospederos de sus etapas larvales son los cnidarios y ctenóforos aunque se han hecho registros ocasionales de metacercarias en eufáusidos y quetognatos; por su parte, los tremátodos de la Familia Fellodistomidae son parásitos intestinales de peces y sus etapas larvales han sido encontradas en quetognatos, ctenóforos y eufáusidos (Yamaguti 1971, 1975). Sin embargo, el parasitismo en peces del litoral norte de Quintana Roo ha sido poco estudiado (Sierra-Romero 1984; Rufino-González 1989; Caballero 1990) y solamente se tiene registro de una especie del género *Lepocreadium*, *L. bimarium* Manter, 1940, parasitando al pez *Lachnolaimus maximus* en una localidad de Isla Mujeres, Q. Roo (Sierra-Romero 1984).

El número de especies de tremátodos encontradas en *C. folleata* durante el estudio es comparable con los trabajos previos realizados en medusas, en los que se registran de una a tres especies de metacercarias por especie de hidromedusa estudiada (Girola *et al.* 1992; Gómez del Prado-Rosas 2000; Martorelli 1996, 2001; Morandini *et al.* 2005). Aunque no en todos los estudios se logró identificar el nivel específico de los parásitos.

Por lo general las larvas de tremátodos son difíciles de identificar debido a que la mayoría de la literatura especializada se basa en las características de los organismos adultos para elaborar las claves de identificación, y es por tal motivo que se recurre a la obtención de organismos adultos de las especies de parásitos mediante la observación directa de la transmisión en el laboratorio.

En el presente estudio, las infecciones experimentales no fueron exitosas y no fue posible la identificación específica de las metacercarias. Esto sucede frecuentemente debido, sobre todo, a que algunos tremátodos pueden ser muy específicos respecto a su hospedero definitivo (ya sea a nivel de especie o familia). Por tanto la falta de información respecto de los tremátodos que parasitan peces en la zona de estudio no permitió hacer una selección más específica de los hospederos experimentales. Además, también es difícil disponer de hospederos que no han tenido exposición previa a cualquier otro tipo de parásitos (Stunkard

1980b), o bien mantenerlos en cautiverio durante varias semanas para permitir que las infecciones naturales maduren (Køie 1979; Stunkard 1978a) aunado a otros aspectos a considerar como por ejemplo la forma de introducir los parásitos al hospedero (Stunkard 1980).

Hasta el momento, el conocimiento del ciclo de vida de los hospederos intermediarios y de las fases de desarrollo de los tremátodos mediante este tipo de infecciones han sido de gran valor en la diagnosis específica (Stunkard 1978a). La gran mayoría de los trabajos donde se logró conocer el ciclo de vida de estos parásitos parten de la liberación de las cercarias por los primeros hospederos, exponiendo además a una variedad de invertebrados a la infección, y en la mayoría de las ocasiones el hospedero definitivo era conocido previamente (p.e. Stunkard 1967, 1969, 1972, 1978a, 1980a y b; Køie 1975, 1979 y 1985; Martorelli 1991; Martorelli & Cremona 1998).

III. Variación espacio-temporal de los tremátodos

La intensidad de infección encontrada en *C. folleata* fue relativamente baja, de 1 a 4 parásitos por hidromedusa, lo que pudo deberse al tamaño de las medusas pues la talla de los ejemplares revisados no fue mayor a los 2.5 mm de diámetro, mientras que Girola *et al.* (1992) registraron intensidades de hasta 48 metacercarias de *Monascus filiformis* en *Clytia* sp. con tallas de entre 10 y 15 mm de diámetro (Martorelli 2008 comunicación personal). De acuerdo con Poulin (2000), Poulin & Valtonen (2001) y Vidal-Martínez & Poulin (2003), la intensidad de la infección por parásitos metazoarios aumenta con la edad o tamaño del hospedero, aunque esta situación ha sido estudiada principalmente en las poblaciones de peces.

Otros estudios han registrado intensidades similares a las observadas en *C. folleata*. Martorelli (1996, 2001) registró de 1 a 6 metacercarias de *Opechona* sp. en *Clytia* sp. además de otras dos especies de parásitos que infectan a esta especie con intensidades diferentes (*Bacciger* sp. de 1 a 13 y Hemiuridae de 1 a 2) aunque ninguno de ellos discute la intensidad de la infección con respecto al tamaño del hospedero.

Por otro lado, la prevalencia en condiciones naturales para los parásitos encontrados en *C. folleata* fue baja (4.03%) en comparación con los resultados publicados para otras especies de *Clytia*. Girola *et al.* (1992) encontraron tremátodos de *Monascus filiformis* en *Clytia* sp. de aguas de Argentina-Uruguay, con una prevalencia promedio de 29.2%. Por su parte, Martorelli (1996) registró metacercarias enquistadas de *Opechona* sp. en la mesoglea de *Clytia* sp. del Mar del Plata, Buenos Aires, con prevalencia del 25%; mientras que en 2001, hace el registro de tres especies de metacercarias en *Clytia* sp. con prevalencia del 17%.

Sin embargo, los datos de prevalencia en estos cnidarios no son comparables con las tasas de infección que se registran en otros grupos de

invertebrados, como los decápodos donde se han registrado tasas de parasitismo por metacercarias de *Microphallus* sp. del 87 al 93 % (Bush *et al.* 1993) y de *Probolocoryphe lanceolata* del 24.7 al 50 % (Smith *et al.* 2007).

A pesar de que los cnidarios no sobresalen por su abundancia entre los grupos principales del zooplancton para la zona litoral de Quintana Roo (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998), suelen presentar infecciones relativamente altas comparado con los copépodos por ejemplo, los cuales son hospederos intermediarios importantes para muchos parásitos como tremátodos, cestodos y nemátodos (Theodorides 1989) y tienden a ser parasitados con tasas de entre 0.01 y 1.0 %, aunque por lo general las tasas naturales de infección del zooplancton con helmintos resultan relativamente bajas (Marcogliese 1995).

Es importante mencionar que los valores de prevalencia encontrados para metacercarias de tremátodos son consideradas como un buen indicador de que las hidromedusas actúan como hospederos intermediarios naturales de estos parásitos (Martorelli 2001). Aunque por otro lado, la depredación que ejercen las medusas sobre algunas especies del zooplancton puede resultar un medio de infección alterno para estos cnidarios (Morandini *et al.* 2005).

Aunado a lo anterior se observaron tres casos en que se tuvo la presencia de más de una especie de tremátodo por hospedero de *C. folleata*, una de ellas con metacercarias del mismo género, otra con parásitos de la misma familia pero distinto género y una más con tremátodos de diferente familia. A pesar de la poca ocurrencia en el transcurso del estudio, estos resultados pueden sugerir el desarrollo de infracomunidades en este grupo del zooplancton por lo que su participación en la transmisión de éstos parásitos resulta de gran importancia, pues se ha comprobado que las infracomunidades en los hospederos intermediarios invertebrados pueden ser sorpresivamente diversas y han sido consideradas como fuente instantánea de comunidades en los hospederos vertebrados definitivos (Bush *et al.* 1993).

IV. Correlación espacio-temporal

El número de metacercarias encontradas presentó una relación directa con el número total de *C. folleata*; es decir, que mientras más hidromedusas, mayor probabilidad de encontrar organismos parasitados y más cantidad de tremátodos. Esta situación ocurrió solamente para los primeros seis meses de estudio, mientras que el resto del año la asociación no fue significativa (Anexo Figura 18), lo que coincide con el bajo número de ejemplares parasitados comparado con el número total de clytias encontrado (Anexo Tabla IV).

La densidad tanto del hospedero previo como del siguiente en el ciclo de vida del parásito es importante para el éxito de su transmisión (Thieltges 2007; Thieltges & Reise 2007), y es posible que la cantidad de hospederos se relacione positivamente con el número de parásitos que pueda encontrarse.

Sin embargo, la distribución de parásitos en una población de hospederos también puede depender del patrón de movimiento de los mismos (Smith 2001), de su comportamiento (Thieltges & Rick 2006), o bien del efecto de ciertas variables que pueden influir en la sobrevivencia y transmisión de algunas especies de parásitos (Mouritsen 2002a; Poulin 2006; Thieltges & Rick 2006).

El análisis de correlación SADIE detectó asociaciones en junio ($X=3048$, $P=0.0166$) (Figura 15A) y disociaciones en febrero ($X=-0.267$, $P>0.99$) y agosto ($X=-0.054$, $P=0.99$) (Figura 17) del número de metacercarias con los valores de salinidad, esto es que en el caso de la asociación la cantidad de parásitos aumenta con valores altos y viceversa, y en la disociación el número de tremátodos disminuye con los aumentos en la salinidad.

Sin embargo, en el mes de junio se registraron valores de salinidad relativamente elevados (36.3 ups), pero el número de metacercarias no fue tan alto (Figura 12), por lo que la asociación observada no puede ser explicada solamente en términos de la salinidad pues es posible que la influencia de otros factores físicos ó biológicos hayan determinado que los parásitos no infectaran en gran cantidad a las hidromedusas durante este mes dentro del área de estudio.

En el sistema lagunar y en la zona arrecifal se registraron altas temperaturas (28 y 29 °C, respectivamente) por ser cuerpos de agua someros, lo que trae como consecuencia un calentamiento más rápido con lo cual se eleva la tasa de evaporación, especialmente en la época más calida, y aunque por un lado la salinidad puede favorecer la emergencia de las cercarias (Mouritsen 2002a), por el otro, la temperatura puede influir en su sobrevivencia y transmisión (Mouritsen 2002a; Poulin 2006; Thieltges & Rick 2006), reduciendo la posibilidad de infección de los siguientes hospederos.

Aunque también la presencia de otros organismos potenciales a ser infectados aunado con la condición de salinidad puede influir en que no se presente parasitismo en *C. folleata*. La precipitación y los escurrimientos son determinantes para el control de los cambios de salinidad en escala de corto a mediano plazo, la baja salinidad en el sistema lagunar y la zona arrecifal es debida principalmente a la precipitación pluvial, aunque también son importantes los aportes de agua dulce por surgencia de agua subterránea, que en el caso de la zona arrecifal tienen influencia muy puntual pues son rápidamente homogeneizados debido a la dinámica de las corrientes. (Merino *et al.* 1990). En estas condiciones, por un lado se ve disminuida la salinidad pero también es cuando se presentan los pulsos de máxima abundancia de otros organismos del zooplancton (Segura-Puertas & Ordóñez-López 1994; Suárez & Gasca 1994; Segura-Puertas & Damas-Romero 1997; Álvarez-Cadena *et al.* 1996).

Con respecto a la disociación encontrada en febrero y agosto donde se presentaron altos valores de salinidad y hubo pocos parásitos, además de lo ya mencionado, probablemente el aumento en la salinidad permite la migración de

especies oceánicas a los ambientes costeros, con lo que aumenta la cantidad de hospederos potenciales para la cantidad de cercarias en el medio acuático. Pues los cambios salinos en sistemas lagunares y costeros son los parámetros hidroquímicos principales que afectan la distribución, densidad y biomasa de las especies (Amezcu-Linares *et al.* 1992).

La única correlación observada entre el número de metacercarias y la temperatura fue dentro del SLN durante el mes de enero y ésta resultó negativa ($X=-0.2005$, $P=0.999$) (Figura 16A); es decir, que la cantidad de parásitos es menor con el aumento en este parámetro. En este mes se registraron temperaturas promedio de 25 °C, la cual fue una de las más bajas durante el estudio y también se encontró el tercer valor más alto de tremátodos (Anexo Tabla IV). Las variaciones de temperatura podrían influir tanto en la liberación de cercarias como en la abundancia de los hospederos disponibles a ser parasitados.

Debido a la baja temperatura presente durante este mes, pudo haber mayor sobrevivencia de cercarias, y es probable que las hidromedusas al realizar migraciones verticales diurnas debido a cambios en la intensidad de radiación solar (Arai 2001) puedan entrar más en contacto con los parásitos y de esta manera incrementar su probabilidad de infección. Pues este parámetro hidrológico además de afectar al parásito en todas las etapas de su ciclo de vida también afecta al hospedero en su alimentación, comportamiento y resistencia (Marcogliese 2001).

Por otro lado, en el sistema lagunar y en la zona arrecifal hay un calentamiento más rápido por ser cuerpos de agua someros, con el aumento en la temperatura puede haber mayor liberación de cercarias, y aunque en los meses cálidos es cuando hay mayor abundancia de hidromedusas (Segura-Puertas & Ordóñez-López 1994; Álvarez-Cadena & Segura-Puertas 1997), la probabilidad de infección puede ser menor debido al comportamiento de estos organismos ante la variación en la radiación solar.

La temperatura es uno de los factores principales que tiene influencia en la emergencia, sobrevivencia e infectividad del estado de transmisión de cercaria de los tremátodos en el medio acuático (Smith 2001; Thieltges & Rick 2006). A pesar de que la temperatura dispara la liberación de la cercaria y acelera su proceso de maduración (Mouritsen 2002a), el tiempo de sobrevivencia disminuye con el aumento de la temperatura debido a que la reserva en forma de glicógeno es usada más rápidamente a elevadas temperaturas a causa de la alta tasa de actividad natatoria de las cercarias (Poulin 2006).

En la laguna arrecifal se presentó una relación inversa del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* con la profundidad en el mes de junio ($X=-0.2835$, $P=0.982$) (Figura 16B); es decir, que en las áreas someras cercanas a la costa hay mayor cantidad de parásitos quizá debido a que la distancia que recorren las cercarias liberadas para llegar al siguiente hospedero es menor, además de que la baja profundidad permitiría la concentración de hospederos

disponibles. Mientras que en la zona oceánica y la parte sur de la laguna arrecifal donde la profundidad es mayor se encontraron los números más bajos de tremátodos (Figura 13), probablemente debido a otras condiciones hidrodinámicas como la presencia de corrientes, que pueden dispersar a las cercarias y no permitir que lleguen a sus siguientes hospederos.

Las aguas se calientan más rápidamente en el litoral somero lo que facilita la reproducción del zooplancton así como el desarrollo embrionario y expulsión de los huevos de los parásitos (Marcogliese 1995). Los ciclos de vida, reproducción y transmisión de muchos parásitos se han adaptado al breve traslape estacional de los hospederos definitivos e intermediarios (Marcogliese 2001), y es posible que dicho traslape se realice principalmente en primavera y verano que es cuando los peces se mueven cerca de la costa para desovar (Amezcu-Linares *et al.* 1992; Torres-Castro *et al.* 1999). Entonces la presencia de los peces también es importante, ya que su abundancia podría regular los niveles de infección entre los hospederos siguientes (Thieltges & Reise 2007).

La oxigenación del agua también afecta la abundancia de parásitos; esta asociación se presentó en el mes de junio ($X=0.345$, $P=0.0155$) (Figura 15B), es decir que a mayor oxígeno disuelto aumenta la cantidad de metacercarias y viceversa.

En este mes los valores promedio de oxígeno disuelto estuvieron entre los más bajos de todo el estudio (5.1 mg/L) al igual que la cantidad de clytias parasitadas (Figura 5A). Los organismos estarían distribuidos a lo largo de una columna bien oxigenada, y podrían entrar en contacto con las cercarias; por el contrario, en zonas como el SLN donde los niveles de oxígeno disuelto podrían ser abatidos por la alta productividad primaria, la adición de nutrientes ó incluso debido a surgencias de agua subterránea (Lafferty & Holt 2003), el aumento en la cantidad de algunos herbívoros y depredadores del zooplancton es favorecido, pero es posible que estos organismos migren a la superficie, la cual se encuentra bien oxigenada incluso bajo estas condiciones (Arai 2001), por lo que sería menos probable que las cercarias entren en contacto con ellos.

No se encontraron correlaciones significativas con los valores de pH y el número de metacercarias (Anexo Figura 22). Este resultado pudo ser debido a que el pH en el medio marino y en el SLN se mantuvo con pocas variaciones durante todo el año (Figuras 3 y 4), y su efecto sobre la cantidad de tremátodos durante este estudio no fue significativo.

La sobrevivencia e infectividad de los estados de transmisión de los tremátodos a variaciones en pH no son uniformes; de acuerdo con Pietrock & Marcogliese (2003), estos parásitos son capaces de resistir condiciones alcalinas mejor que las ácidas o viceversa; sin embargo, Marcogliese (2001) menciona que pueden ser particularmente vulnerables a la disminución de pH debido a que sus hospederos intermediarios no pueden tolerar niveles elevados de acidez. Por

ejemplo, si la acidificación aumenta, se esperaría que la diversidad de parásitos disminuya, paralelo a cambios en las comunidades de peces e invertebrados.

De acuerdo con los resultados del análisis espacial, la transmisión de las cercarias hacia los nuevos hospederos se ve facilitada en condiciones de alta salinidad, baja temperatura, poca profundidad y buena oxigenación del agua, así como también por la presencia y la abundancia de todos los hospederos involucrados. El parásito ajusta su emergencia de acuerdo a factores externos para optimizar el éxito de transmisión (Mouritsen 2002b); sin embargo, han sido pocos los estudios que se han centrado en clarificar cómo un factor, investigado directamente, dispara la emergencia a través de su impacto sobre el parásito mismo o indirectamente a través de su influencia sobre el hospedero (Mouritsen 2002a; Thieltges & Rick 2006; Thieltges 2007).

Los parámetros hidrológicos son importantes para la transmisión de los estados infectivos miracidio y cercaria hacia sus hospederos (Thieltges 2007), pero en los meses en que no se detectaron correlaciones, encontrar tanto ejemplares parasitados de *C. folleata* como metacercarias en la zona costera de Quintana Roo podría estar además en función de otros factores que afectan la distribución temporal de los organismos, como el viento (Suárez & Gasca 1994; Suárez-Morales *et al.* 1995; Álvarez-Cadena *et al.* 1998; Canché-Canché & Castellanos-Osorio 2005) y la velocidad de las corrientes (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998; Suárez-Morales *et al.* 1999).

En los meses de diciembre a abril, se observó una mayor cantidad de ejemplares de *C. folleata* parasitados y no parasitados en las estaciones del interior del SLN, mientras que el resto de las estaciones fue notablemente menor. De mayo a octubre el patrón se invirtió, con la mayor cantidad de ejemplares en las estaciones cerca de la boca sur del SLN y de la laguna arrecifal, y pocos ejemplares dentro del SLN (Anexo Tabla IV).

Los resultados observados de la cantidad de hidromedusas parasitadas, sugieren que los organismos son arrastrados por acción del viento y las corrientes del interior del SLN hacia la laguna arrecifal, donde continúan siendo influenciados por estos parámetros físicos, y son concentrados de tal manera que su captura es sencillamente al azar.

Los patrones de viento pueden afectar la distribución temporal de las hidromedusas (Suárez & Gasca 1994; Suárez-Morales *et al.* 1995; Álvarez-Cadena *et al.* 1998; Canché-Canché & Castellanos-Osorio 2005), acumulando grandes cantidades de estos organismos en ciertas áreas de acuerdo a su dirección e intensidad. En los meses de diciembre a agosto dominaron vientos del este y sureste, es decir, del mar a la línea de costa; mientras que de septiembre a octubre predominaron los vientos del norte (Servicio de Hidrografía y Meteorología UAPM, ICML-UNAM/CARICOMP). Este patrón en los vientos pudo permitir la abundancia de organismos del zooplancton dentro del SLN de enero a abril; sin embargo la cantidad de clytias parasitadas recolectadas en la zona arrecifal de

mayo a septiembre puede ser explicada en términos de otro factor hidrodinámico de importancia en el área de estudio, el efecto de contracorriente de la zona.

El zooplancton marino también se distribuye en los ambientes oceánicos y neríticos de acuerdo con la dirección y velocidad de las corrientes (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998; Suárez-Morales *et al.* 1999). Este proceso promueve la retención de estados infectivos de nado libre, como los miracidios y las cercarias, y de sus hospederos intermediarios (Marcogliese 2001), además de afectar significativamente las condiciones fisicoquímicas de las lagunas arrecifales, los estuarios y el océano abierto. La contracorriente que fluye paralela al litoral en dirección norte a sur se hace más fuerte a medida que aumenta la fuerza de la corriente de Yucatán, lo cuál ocurre aproximadamente a mitad de la primavera; el zooplancton sujeto a esta dinámica tiende a desplazarse y acumularse hacia la parte sur del litoral (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998). Por lo tanto es probable que la transmisión de los tremátodos a las hidromedusas sea un evento al azar y que su estructura espacial dependa del efecto de todos los parámetros ambientales con influencia en el área estudiada.

Conclusiones

Se presentó una marcada variación en el porcentaje de *C. folleata* parasitadas y de la abundancia de metacercarias tanto temporal como espacialmente, con valores máximos en mayo y espacialmente en la zona arrecifal. Mientras que los valores mínimos para ambos parámetros se registró en diciembre y espacialmente en las estaciones de la zona oceánica.

Se determinaron seis especies de tremátodos en etapa de metacercaria pertenecientes a las familias Lepocreadiidae (*Lepocreadium* sp. y *Opechona* sp. 1 y 2) y Fellodistomidae (*Bacciger* sp. y *Lintonium* sp. 1 y 2). Pero es necesaria la

obtención de la etapa adulta en peces para corroborar el estatus específico de las mismas o bien hacer un muestreo en peces que se alimenten principalmente de estas medusas a fin de encontrar los adultos en hospederos naturalmente infectados.

Temporal y espacialmente las metacercarias que presentaron la mayor abundancia y los valores más altos de prevalencia fueron *Lintonium* sp. 1 y *Bacciger* sp.

Los valores de prevalencia y abundancia media entre los sitios de muestreo se presentaron de manera heterogénea durante todo el año, con los valores máximos en el mes de mayo y en la zona arrecifal. La intensidad más frecuente fue de 1 a 2 parásitos por hospedero parasitado.

Aunque el número de hidromedusas con más de una especie de metacercaria fue escaso, no se descarta la posibilidad de que puedan desarrollarse infracomunidades de tremátodos en estos hospederos.

Debido a que las correlaciones del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* con la cantidad de hidromedusas y los parámetros hidrológicos en la zona costera de Quintana Roo no se presentaron durante todo el año, se sugiere que se trata de un sistema pobremente estructurado espacialmente y muy cercano al azar.

Se sugiere además, que la influencia de otros parámetros ambientales como el patrón de vientos, la velocidad de la corriente; y biológicos, como la densidad y el tamaño del hospedero, así como la presencia de los otros hospederos involucrados tienen influencia adicional sobre la estructura espacial de los tremátodos en las hidromedusas.

Referencias

- Álvarez-Cadena, J.N. & L. Segura-Puertas. 1997. Zooplankton variability and copepod species assemblages from a tropical coastal lagoon. *Gulf Research Reports* 9(4): 345-355.
- Álvarez-Cadena, J.N., M.E. Islas-Landeros & E. Suárez-Morales. 1996. A preliminary zooplankton survey in a mexican caribbean eutrophic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Science* 28(3): 694-708.
- Álvarez-Cadena, J.N., E. Suárez-Morales & R. Gasca. 1998. Copepod assemblages from a reef-related environment in the mexican caribbean sea. *Crustaceana* 71(4): 411-433.
- Amezcuca-Linares F., Z.G. Castillo-Rodríguez & M. Álvarez-Rubio. 1992. Alimentación y reproducción del sol *Achrus mazatlanus* (Steindachner, 1869) en el sistema lagunar costero de agua brava, Pacífico de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 19(2): 181-194.
- Arai, M.N. 1988. Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1913-1927.
- Arai, M.N. 2001. Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia* 451 :69-87.
- Arai, M.N. 2005. Predation on pelagic coelenterates: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 523-536.
- Ates, R.M.L. 1988. Medusivorous fishes, a review. *Zoologische Mededelingen Leiden* 62: 29-42.
- Bouillon, J. & F. Boero. 2000. Phylogeny and classification of hydroidomedusae. *Thalassia Salentina* 24: 1-296.
- Bouillon, J., M.D. Medel, F. Pages, J.M. Gili, F. Boero & C. Gravili. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina* 68(2): 5-438.
- Bray, R.A. 1988. A discussion of the status of the subfamily Baccigerinae Yamaguti, 1958 (Digenea) and the constitution of the family Fellodistomidae Nicoll, 1909. *Systematic Parasitology* 11: 97-112.
- Bush, A.O., R.W. Heard Jr. & R.M. Overstreet. 1993. Intermediate hosts as source communities. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1358-1363.
- Bush, A.O., K.D. Lafferty, J.M. Lotz & A.W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* (revisited). *Journal of Parasitology* 83: 575-83.
- Caballero, G. 1990. Tremátodos de peces marinos del Golfo de México y del Mar Caribe. II. Familias Haplosporididae y Opecoelidae. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 17 (2): 191-203.

- Cable, R.M. 1954. A new marine cercaria from the Woods Hole region and its bearing on the interpretation of larval types in the Fellodistomatidae (Trematoda: Digenea). *Biological Bulletin* 106: 15-20.
- Canché-Canché, V.E. & I. Castellanos-Osorio. 2005. Medusas (Cnidaria) de la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 15(1): 65-72.
- Capurro, L. 2003. Un gran ecosistema costero: la Península de Yucatán. *Avance y Perspectiva* 22: 69-75.
- Castrejón, H., R. Pérez-Castañeda & O. Defeo. 2005. Spatial structure and bathymetric patterns of penaeoid shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Fisheries Research* 72: 291-300.
- Chávez, E.A. 1994. Los recursos marinos de la Península de Yucatán. In: Yáñez-Arancibia, A. (ed.), Recursos faunísticos del litoral de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica 2: 1-12 p.
- Esch, G.W & J.C. Fernández. 1994. Snail-trematode interactions and parasite community dynamics in aquatic systems: a review. *American Midland Naturalist* 131: 209-237.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 252 pág.
- García-Abad, M.C., M. Tapia-García, A. Yáñez-Arancibia & P. Sánchez-Gil. 1999. Distribución, abundancia y reproducción de *Harengula jaguana* Goode y Bean, 1879, en la Plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Clupeidae). *Biotrópica* 31(3): 494-501.
- Girola, C.V., S.R. Martorelli & N.H. Sardella. 1992. Sobre la presencia de estadios larvales de *Monascus filiformis* (Digenea: Fellodistomidae) en hidromedusas del Atlántico Sur. Contribución al conocimiento de su ciclo de vida. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 409-415.
- Gómez del Prado-Rosas, M.C., L. Segura-Puertas, J.N. Álvarez-Cadena & R. Lamothe-Argumedo. 2000. *Opechona pyriforme* metacercaria (Trematoda: Lepocreadiidae) in *Eirene lactea* (Cnidaria: Hydroidomedusae) from a reef lagoon in the mexican Caribbean Sea. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 71(1): 1-6.
- González, M.T. & R. Poulin. 2005. Spatial and temporal predictability of the parasite community structure of a benthic marine fish along its distributional range. *International Journal of Parasitology* 35: 1369-1377.
- Jordán, D.R., M. Angot & R. de la Torre. 1978. Prospección biológica de la laguna Nichupté, Cancún, Q. Roo, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 5: 179-188.
- Køie, M. 1975. On the morphology and life-history of *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) Looss, 1907 (Trematoda, Lepocreadiidae). *Ophelia* 13: 63-86.

- Køie, M. 1979. On the morphology and life-history of *Monascus* [=Haplocladus] *filiformis* (Rudolph, 1819) Looss, 1907 and *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) Odhner, 1905 (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia* 18 (1): 113–132.
- Køie, M. 1985. On the morphology and life-history of *Lepidapedon elongatum* (Lebour, 1908) Nicoll, 1910 (Trematoda, Lepocreadiidae). *Ophelia* 24(3): 135–153.
- Kramp, P.L. 1959. The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Reports* 46: 1-283.
- Kramp, P.L. 1961. Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 40: 1-469.
- Lafferty, K.D. & R.D. Holt. 2003. How should environmental stress affect the population dynamics of disease?. *Ecology Letters* 6: 654-664.
- Lebour, M.V. 1916. Medusae as hosts for larval trematodes. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 11: 57-59.
- Lindner, A. & A.E. Migotto. 2002. The life cycle of *Clytia linearis* and *Clytia noliformis*: metagenic campanulariids (Cnidaria:Hydrozoa) with contrasting polyp and medusa stages. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 82: 541-553.
- Marcogliese, D.J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in fish biology and fisheries* 5: 336-371.
- Marcogliese, D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1331-1352.
- Margolis, L., G.W. Esch, J.C. Holmes, A.M. Kuris & G.A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology. *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Márques, A.C. & A.G. Collins. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123: 23–42.
- Martorelli, S.R. 1991. Primera cita de una cercaria tricocerca parásita de *Dorsanum moniliferum* (Mollusca, Buccinidae) para el Atlántico Sudoccidental. Aportes al conocimiento de su ciclo de vida. *Neotropica* 37: 57–65.
- Martorelli, S.R. 1996. First record of encysted metacercariae in jellyfish of Southern Atlantic. *Journal of Parasitology* 82: 352–53.
- Martorelli, S.R. 2001. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the southern Atlantic. *Hydrobiologia* 451: 305-310.
- Martorelli, S.R. & F. Cremonte. 1998. A proposed three-host life-history of *Monascus filiformis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Fellodistomidae) in the Southwest Atlantic. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1198–1203.
- Mayer, A.G. 1910. Medusae of the World. Vols. I, II y III. Carnegie Foundation, Washington, D.C. 735 pp. 76 láminas.
- Merino, M.I. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *Anales del*

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México 13: 31-46.

- Merino, M. & L. Otero. 1991. Atlas ambiental costero de Puerto Morelos, Q. Roo. CIQRO/ICMyL, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 80 pág.
- Merino, M., S. Czitrom, E. Jordán, E. Martín, P. Thomé & O. Moreno. 1990. Hydrology and rain flushing of the Nichupte Lagoon System, Cancun, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30: 223-237.
- Mills, C.E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. *Hydrobiologia* 451: 55-68.
- Monestiez, P., L. Debroca, E. Bonnin, J.P. Durbec & C. Guinet. 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological modeling* 193: 615-628.
- Morandini, A.C., S.R. Martorelli, A.C. Marques & F. Lang da Silveira. 2005. Digenean metacercaria (Trematoda, Digenea, Lepocreadiidae) parasitizing "coelenterates" (Cnidaria, Scyphozoa and Ctenophora) from Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 53 (1/2): 39-45.
- Mouritsen, K.N. 2002a. The *Hydrobia ulvae*-*Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water-pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity. *Journal of Helminthology* 76: 341-347.
- Mouritsen, K.N. 2002b. The *Hydrobia ulvae*-*Maritrema subdolum* association: cercarial emergence controlled by host activity. *Journal of Helminthology* 76: 349-353.
- Pietroock, M. & D.J. Marcogliese. 2003. Free-living endohelminths stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in Parasitology* 19(7): 293-299.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 341-58.
- Poulin, R. 2000. Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *Journal of Fish Biology* 56:123-137.
- Poulin, R. 2003. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *Journal of Biogeography* 30: 1609-1615.
- Poulin, R. 2006. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology* 132: 143-151.
- Poulin, R. & S. Morand. 1999. Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. *Parasitology* 119: 369-374.
- Poulin, R. & E.T. Valtonen. 2001. Nested assemblages resulting from host-size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology* 31: 1194-1204.

- Purcell, J.E. & M.N. Arai. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451: 27-44.
- Quero, J.L. 2006. SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada, España). *Ecosistemas* 3: 1-8.
- Rao, K.H. 1958. Hemiurid larvae (Trematoda) in the medusa *Aequorea pensilis* (Haeckel) from the Bay of Bengal. *Annals & Magazine of Natural History* 1: 702-704.
- Reyes, E. & M. Merino. 1991. Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, well-mixed tropical lagoon (Cancun, Mexico). *Estuaries* 14(4): 372-381.
- Rufino-González, Y. 1989. Estudio taxonómico de algunos tremátodos de peces marinos y estuarinos de Puerto Morelos, Quintana Roo. *Tesis de Licenciatura*, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México. 116 p.
- Russell, F.S. 1953. The medusae of the British Isles. Cambridge University press. 284 pp. 15 láminas.
- Scholz, T., M.L. Aguirre-Macedo, A.T. Sabas Flores Díaz de León & O. Ditrich. 2000. Larval stages of trematodes in mexican freshwater molluscs: a review of present state and methodology for future research. In Salgado-Maldonado, G., A. García-Aldrete & V. Vidal-Martínez (eds.), *Metazoan parasites in the neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 225 pp.
- Segura-Puertas, L. & U. Ordóñez-López. 1994. Análisis de la comunidad de medusas (Cnidaria) de la región oriental del banco de Campeche y el Caribe mexicano. *Caribbean Journal of Science* 30 (1-2): 104-115.
- Segura-Puertas, L. & M. Damas-Romero. 1997. Variación estacional de la comunidad de medusas (Cnidaria) en la Laguna Bojórquez, Cancún, México. *Hidrobiológica* 7: 59-64.
- SEMARNAP. 1998. Programa de Manejo del Parque Marino Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. SEMARNAP, Instituto de Ecología, México. 159 pág.
- Sierra-Romero, N.A. 1984. Descripción de algunos tremátodos parásitos de peces marinos de la zona del Caribe mexicano. *Tesis de Licenciatura*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 89 p.
- Smith, N.F. 2001. Spatial heterogeneity in recruitment of larval trematodes to snail intermediate hosts. *Oecologia* 127: 115-122.
- Smith, N.F., G.M. Ruiz & S.A. Reed. 2007. Habitat and host specificity of trematode metacercariae in fiddler crabs from mangrove habitats in Florida. *Journal of Parasitology* 93(5): 999-1005.
- Stuardo J & C. Valdovinos. 1989. Estuarios y lagunas costeras: ecosistemas importantes del Chile central. *Ambiente y Desarrollo* 5(1): 107-115.

- Stunkard, H.W. 1967. The life-cycle and developmental stages of a digenetic trematode whose unencysted stages occur in medusae. *Biological Bulletin* 133: 488.
- Stunkard, H.W. 1969. The morphology and life-history of *Neopechona pyriforme* (Linton, 1900) n. gen., n. comb., (Trematoda: Lepocreadiidae). *Biological Bulletin* 136: 96–113.
- Stunkard, H.W. 1972. Observations on the morphology and life-history of the digenetic trematode, *Lepocreadium setiferoides* (Miller and Northup, 1926) Martin, 1938. *Biological Bulletin* 142: 326-354.
- Stunkard, H.W. 1974. New intermediate hosts of the digenetic trematodes, *Monorcheides cumingiae* (Martin, 1938) and *Neopechona pyriforme* (Linton, 1900). *Journal of Parasitology* 60: 858.
- Stunkard, H.W. 1978a. The life-cycle and taxonomic relations of *Lintonium vibex* (Linton, 1900) Stunkard and Nigrelli, 1930 (Trematoda: Fellodistomidae). *Biological Bulletin* 155: 383–94.
- Stunkard, H.W. 1978b. Metacercariae of digenetic trematodes from ctenophores and medusae in the Woods Hole, Massachusetts area. *Biological Bulletin* 155: 467–68.
- Stunkard, H.W. 1980a. Successive hosts and developmental stages in the life history of *Neopechona cablei* sp. n. (Trematoda: Lepocreadiidae). *Journal of Parasitology* 66(4): 636–641.
- Stunkard, H.W. 1980b. The morphology, life-history, and taxonomic relations of *Lepocreadium areolatum* (Linton, 1900) Stunkard, 1969 (Trematoda: Digenea). *Biological Bulletin* 158: 154–163.
- Suárez, E. & R. Gasca. 1994. Zooplankton biomass fluctuations in a Mexican Caribbean Bay (Bahía de la Ascensión) during a year cycle. *Caribbean Journal of Science* 30 (1-2): 116-123.
- Suárez-Morales, E. & E. Rivera-Arriaga. 1998. Zooplancton e hidrodinámica en zonas litorales y arrecifales de Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 8: 19-32.
- Suárez-Morales, E., L. Segura-Puertas & R. Gasca. 1995. Medusas (Cnidaria Hydrozoa) de la Bahía de Chetumal, Quintana Roo, México (1990-1991). *Caribbean Journal of Science* 31(3-4): 243-251.
- Suárez-Morales, E., L. Segura-Puertas & R. Gasca. 1999. Medusan (Cnidaria) assemblages off the Caribbean coast of Mexico. *Journal of Coastal Research* 15(1): 140-147.
- Theodorides, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Advances in Marine Biology* 25:117-177.
- Thieltges, D.W. 2007. Habitat and transmission-effect of tidal level and upstream host density on metacercarial load in an intertidal bivalve. *Parasitology* 134: 599-605.

- Thieltges, D.W. & J. Rick. 2006. Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Rencolidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 73: 63-68.
- Thieltges, D.W. & K. Reise. 2007. Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia* 150: 569-581.
- Torres-Castro, L., A. Santos-Martínez & A. Acero. 1999. Reproducción de *Bairdiella ronchus* (Pisces: Sciaenidae) en la ciénaga grande de santa Marta, Caribe Colombiano. *Revista de Biología Tropical* 47(3): 553-560.
- Vidal-Martínez, V.M. & R. Poulin. 2003. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish hosts. *Parasitology* 127: 387-398.
- Vidal-Martínez, V.M., M.L. Aguirre-Macedo, E. Noreña Barroso, G. Gold-Bouchot & P.I. Caballero-Pinzón. 2003. Potential interactions between the metazoan parasites of the Mayan catfish *Ariopsis assimilis* and chemical pollution in Chetumal Bay, Mexico. *Journal of Helminthology* 77: 173-184.
- Vidal-Martínez, V.M., M.L. Aguirre-Macedo, R. del Río-Rodríguez, G. Gold-Bouchot, J. Rendón-von Osten & G.A. Miranda-Rosas. 2006. The pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum*, its symbionts and helminths as bioindicators of chemical pollution in Campeche Sound, Mexico. *Journal of Helminthology* 80: 1-17.
- Wardle, W.J. 1983. Two new non-ocellate trichocercous cercariae (Digenea: Fellodistomidae) from estuarine bivalved mollusks in Galveston bay, Texas. *Contributions in Marine Science* 26:15-22.
- Williams, H. & A. Jones. 1994. Parasitic worms of fish. Taylor & Francis, Londres. 593 pp.
- Yamaguti, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Vols. I y II. Keigaku Publishing Co., Tokio. 1074 pp. 349 láminas.
- Yamaguti, S. 1975. A synoptical review of the life histories of digenetic trematodes of vertebrates, with special reference to the morphology of their larval forms. Tokyo: Keigaku Publishing Co. 575 pp. 219 láminas.

ANEXO

Composición total de la comunidad de hidromedusas parasitadas

Fueron recolectadas un total de 2, 707 hidromedusas parasitadas a partir del 54.2% (71) de las muestras de zooplancton total (141) obtenidas durante el periodo de muestreo. El análisis taxonómico reveló la presencia de 18 especies pertenecientes a tres órdenes, siete familias y 11 géneros (Tablas II y III).

Tabla II Posición taxonómica de las especies de hidromedusas parasitadas registradas durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo.

<p>Phylum Cnidaria Verril, 1865 Subphylum Medusozoa Petersen, 1979 Clase Hydrozoa Owen, 1843 Subclase Hydroidolina <i>sedis mutabilis</i> Orden Leptothecata Familia Aequoreidae Eschscholtz, 1829 Género <i>Aequorea</i> Péron & Lesueur, 1810 <i>A. floridana</i> (L. Agassiz, 1862) Familia Campanulariidae Johnston, 1836 Género <i>Clytia</i> Lamouroux, 1812 <i>C. discoida</i> (Mayer, 1900) <i>C. folleata</i> (McCrary, 1859) <i>C. globosa</i> (Mayer, 1900) <i>C. hemisphaerica</i> (Linnaeus, 1767) <i>C. mccradyi</i> (Brooks, 1888) <i>C. simplex</i> (Browne, 1902) Género <i>Obelia</i> Péron & Lesueur, 1810 <i>Obelia</i> sp. Familia Eirenidae Haeckel, 1879 Género <i>Eirene</i> Eschscholtz, 1829 <i>E. lactea</i> (Mayer, 1900) <i>E. pyramidalis</i> (L. Agassiz, 1862)</p>	<p>Género <i>Helgicirra</i> Hartlaub, 1909 <i>H. medusifera</i> (Bigelow, 1909) Familia Malagazziidae Bouillon, 1984 Género <i>Malagazzia</i> Bouillon, 1984 <i>M. carolinae</i> (Mayer, 1900) Género <i>Octophialucium</i> Kramp, 1955 <i>O. medium</i> Kramp, 1955 Orden Anthoathecata Familia Cytaeididae L. Agassiz, 1862 Género <i>Cytaeis</i> Eschscholtz, 1829 <i>C. tetrastyla</i> Eschscholtz, 1829 Género <i>Sarsia</i> Lesson, 1843 <i>S. prolifera</i> Forbes, 1848 <i>S. tubulosa</i> (M. Sars, 1835) Subclase Trachylina <i>sedis mutabilis</i> Orden Trachymedusae Familia Geryoniidae Eschscholtz, 1829 Género <i>Liriope</i> Lesson, 1843 <i>L. tetraphylla</i> (Chamisso & Eysenhardt, 1821) Familia Rhopalonematidae Russell, 1953 Género <i>Aglaura</i> Péron & Lesueur, 1810 <i>A. hemistoma</i> Péron & Lesueur, 1810</p>
---	--

Tabla III Porcentaje de infección por especie de hidromedusa recolectadas en la zona costera de Quintana Roo de enero a diciembre de 2005. N, número de ejemplares.

Especie	N	%
<i>Aequorea florida</i>	1 203	44.4
<i>Helgicirra medusifera</i>	434	16
<i>Eirene pyramidalis</i>	310	11.5
<i>Clytia folleata</i>	243	9
<i>Eirene lactea</i>	217	8
<i>Clytia discoida</i>	110	4.1
<i>Clytia hemisphaerica</i>	75	2.8
<i>Octophialucium medium</i>	54	2
<i>Clytia globosa</i>	42	1.6
<i>Obelia sp.</i>	4	0.1
<i>Liriope tetraphylla</i>	3	0.1
<i>Sarsia prolifera</i>	3	0.1
<i>Aglaura hemistoma</i>	2	0.1
<i>Clytia simplex</i>	2	0.1
<i>Sarsia tubulosa</i>	2	0.1
<i>Cytaeis tetrastyla</i>	1	0.04
<i>Malagazzia carolinae</i>	1	0.04
<i>Clytia mccradyi</i>	1	0.04
Total	2 707	100

Tabla IV Número de ejemplares revisados de *C. folleata* de enero a diciembre de 2005. N, no parasitados; I, parasitados.

Zona	Oceánica				Lagunar								Arrecifal								Total					
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		N	I
Estación	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I
Enero					34	7			43		214	8					1								291	16
Febrero			22		38	6	378		52	3	4	1	1										1		496	10
Marzo			1		91	2	140	7	116	1	36				35	2	2		6				1		428	12
Abril				1				7		3															344	17
Mayo			1				7				65	3	1159	137	142	18	23			2		2			1401	158
Junio							3										45	4	8						56	4
Julio	1																1					2			1	3
Agosto															8		29	1	11	14	4				62	5
Septiembre	2		1				60	2	6				4		22		43	2	5	99					242	4
Octubre													953		898	6	436	2	22	32	5	1			2342	13
Noviembre							15								89										104	0
Diciembre			1	2					5						2										9	1
Total	3	1	29	1	163	15	610	9	225	4	651	28	2117	137	1196	26	578	11	52	0	147	9	5	2	6019	

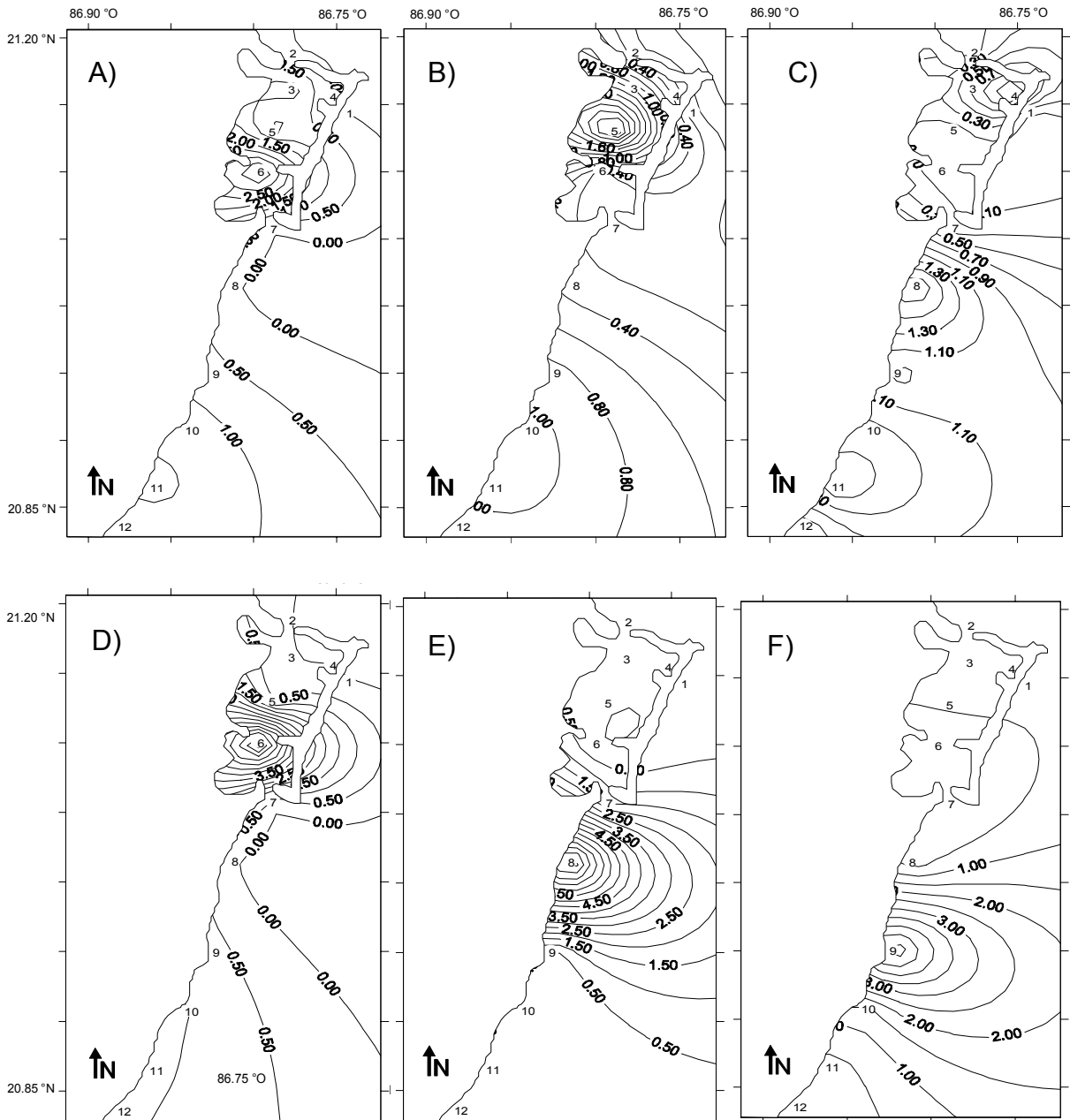


Figura 18 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias con la abundancia total de *C. folleata* en la zona costera de Quintana Roo durante el 2005. A) Enero ($X=0.894$; $P<0.0001$); B) Febrero ($X=0.737$; $P=0.022$); C) Marzo ($X=0.743$; $P=0.018$); D) Abril ($X=0.999$; $P<0.0001$); E) Mayo ($X=0.999$; $P<0.0001$); F) Junio ($X=0.963$; $P=0.0004$)

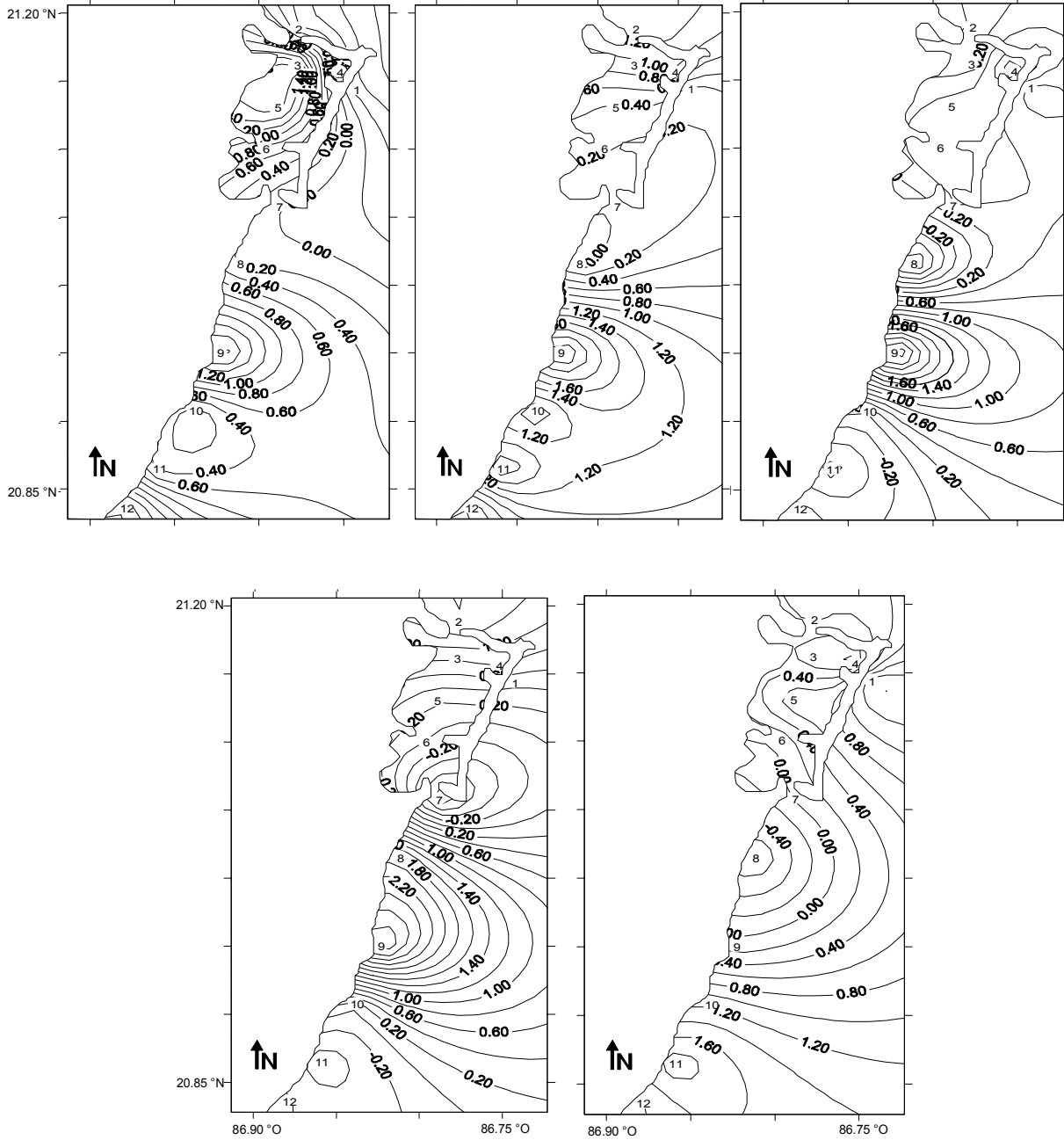


Figura 18 (continuación)...G) Julio ($X=0.634$; $P=0.028$); H) Agosto ($X=0.77$; $P=0.0029$); I) Septiembre ($X=0.317$; $P=0.245$); J) Octubre ($X=0.587$; $P=0.032$); K) Diciembre ($X=0.5438$; $P=0.0316$).

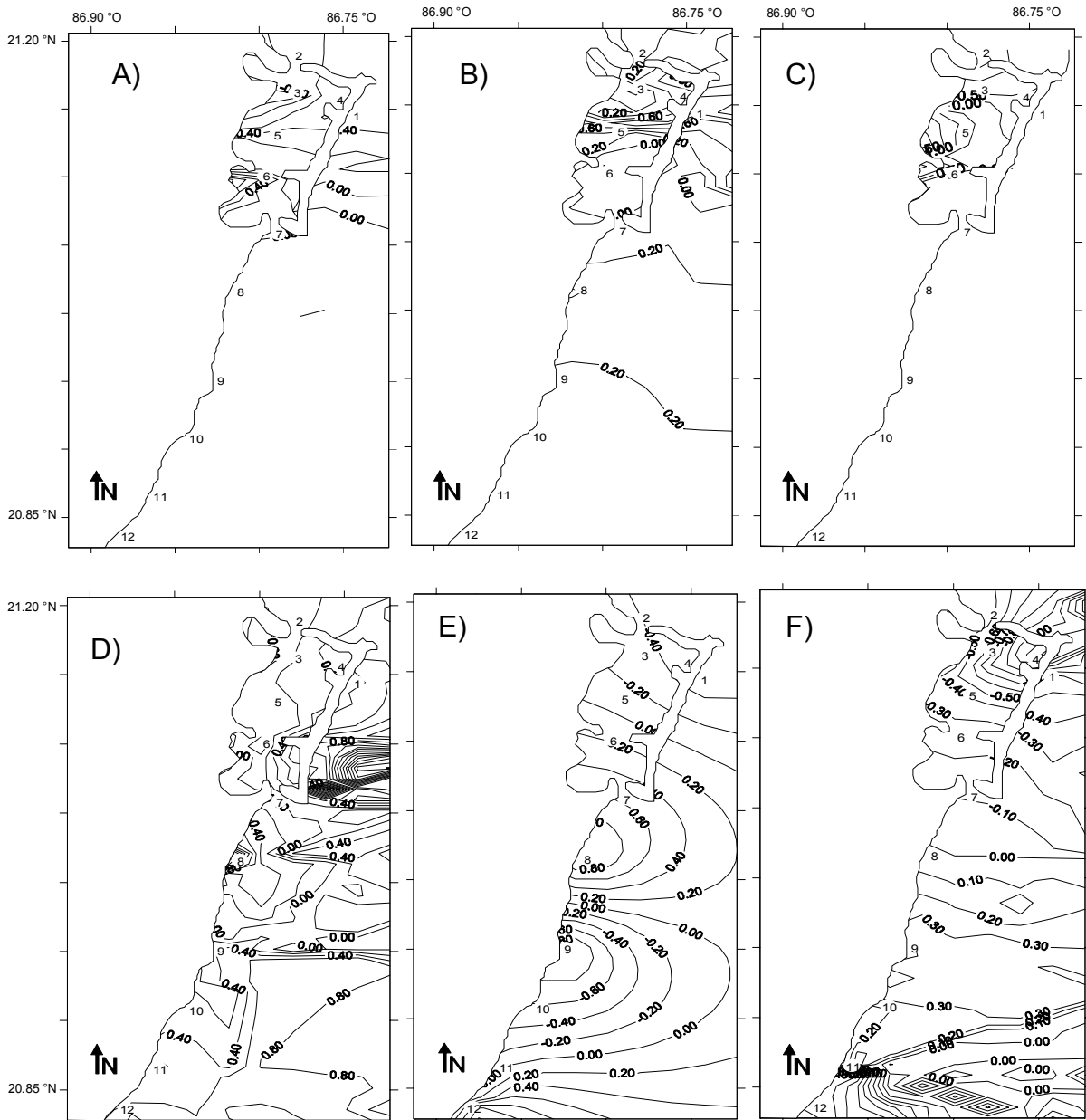


Figura 19 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo con la salinidad. A) Enero ($X=-0.201$; $n=295$; $P=0.99$); B) Marzo ($X=-0.397$; $n=440$; $P>0.99$); C) Abril ($X=0.054$; $n=361$; $P=0.129$); D) Mayo ($X=0.144$; $n=499$; $P=0.0054$); E) Julio ($X=0.126$; $n=5$; $P=0.3594$); F) Septiembre ($X=-0.6043$; $n=246$; $P=0.99$).

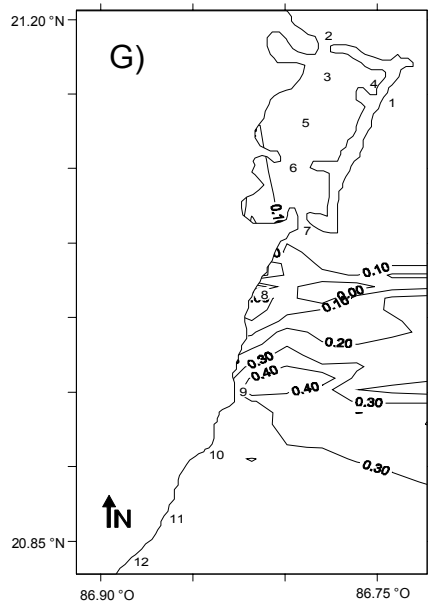


Figura 19 (continuación)...G) Octubre ($X=0.1853$; $n=379$; $P<0.0001$).

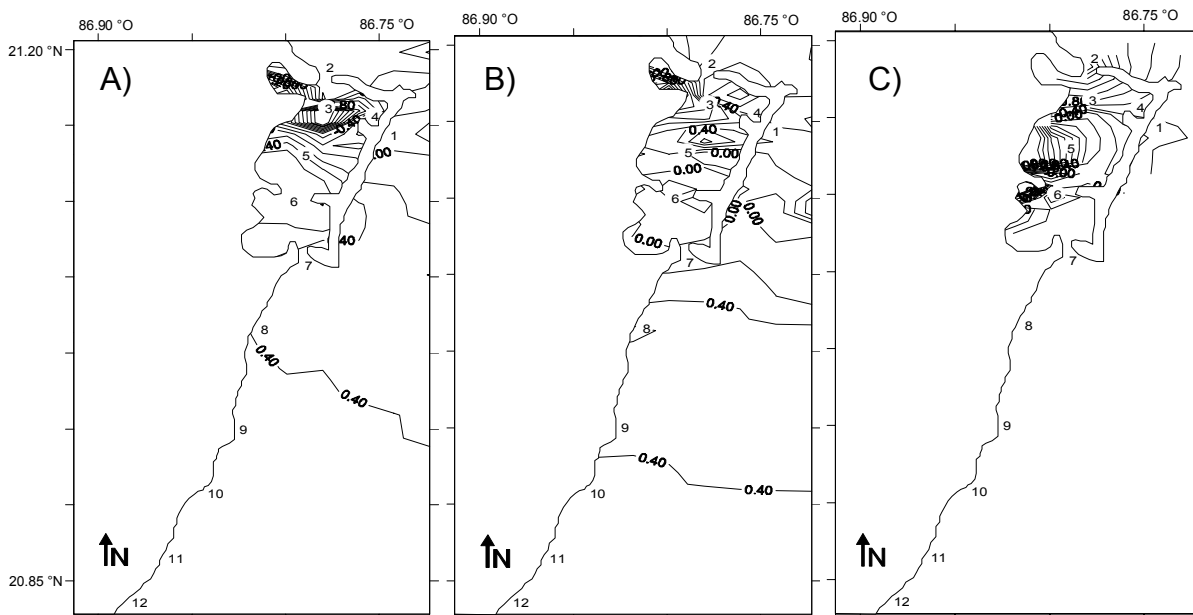


Figura 20 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo con la temperatura. A) Febrero ($X=-0.010$; $n=417$; $P=0.555$); B) Marzo ($X=-0.366$; $P>0.99$); C) Abril ($X=0.071$; $P=0.275$).

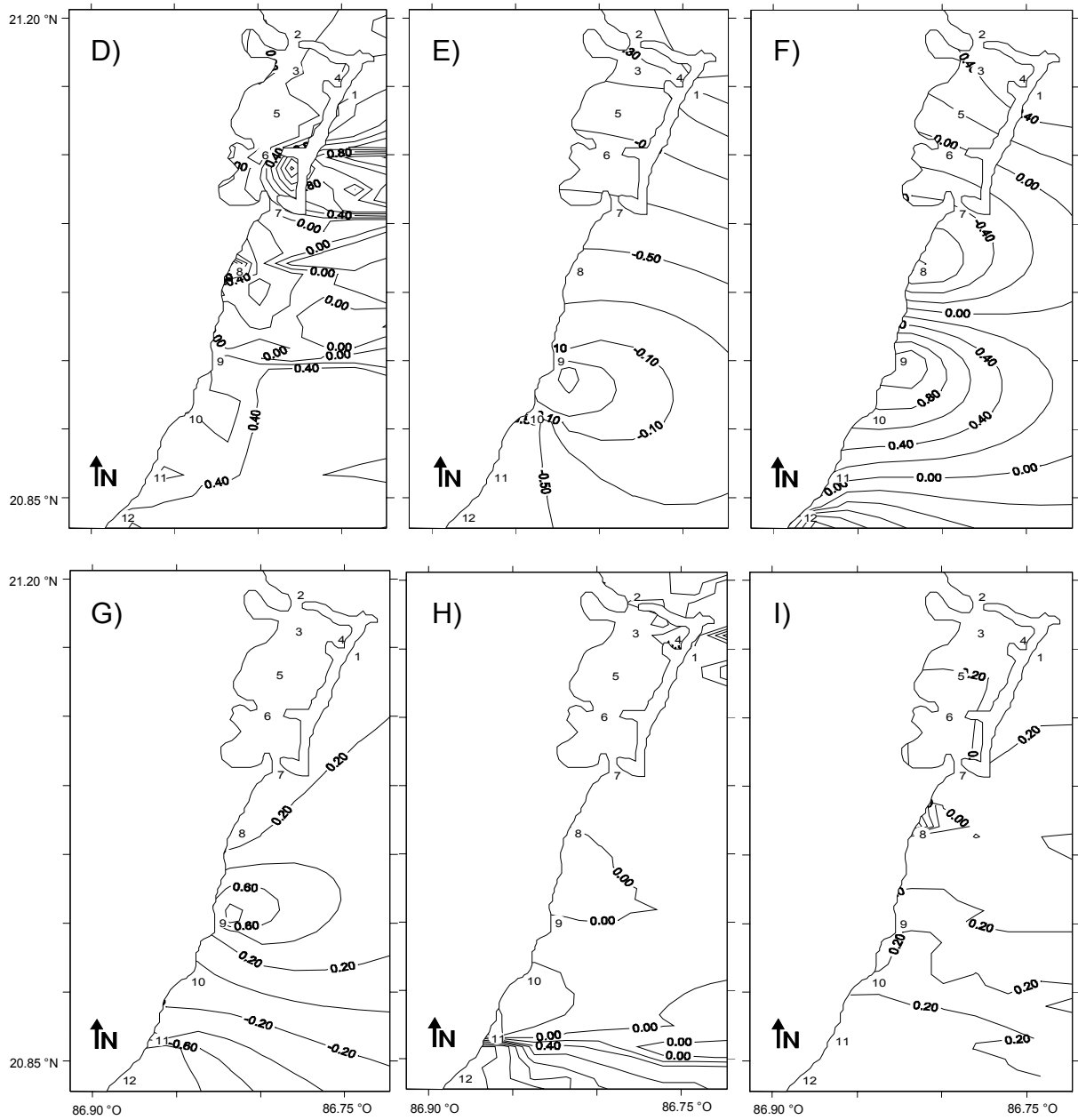


Figura 20 (continuación)...D) Mayo ($X=0.0456$; $P=0.137$); E) Junio ($X=0.3048$; $n=60$; $P=0.0166$); F) Julio ($X=-0.0207$; $P=0.52818$); G) Agosto ($X=-0.6453$; $n=67$; $P=0.99$); H) Septiembre ($X=0.6053$; $P < 0.0001$); I) Octubre ($X=0.334$; $P < 0.0001$).

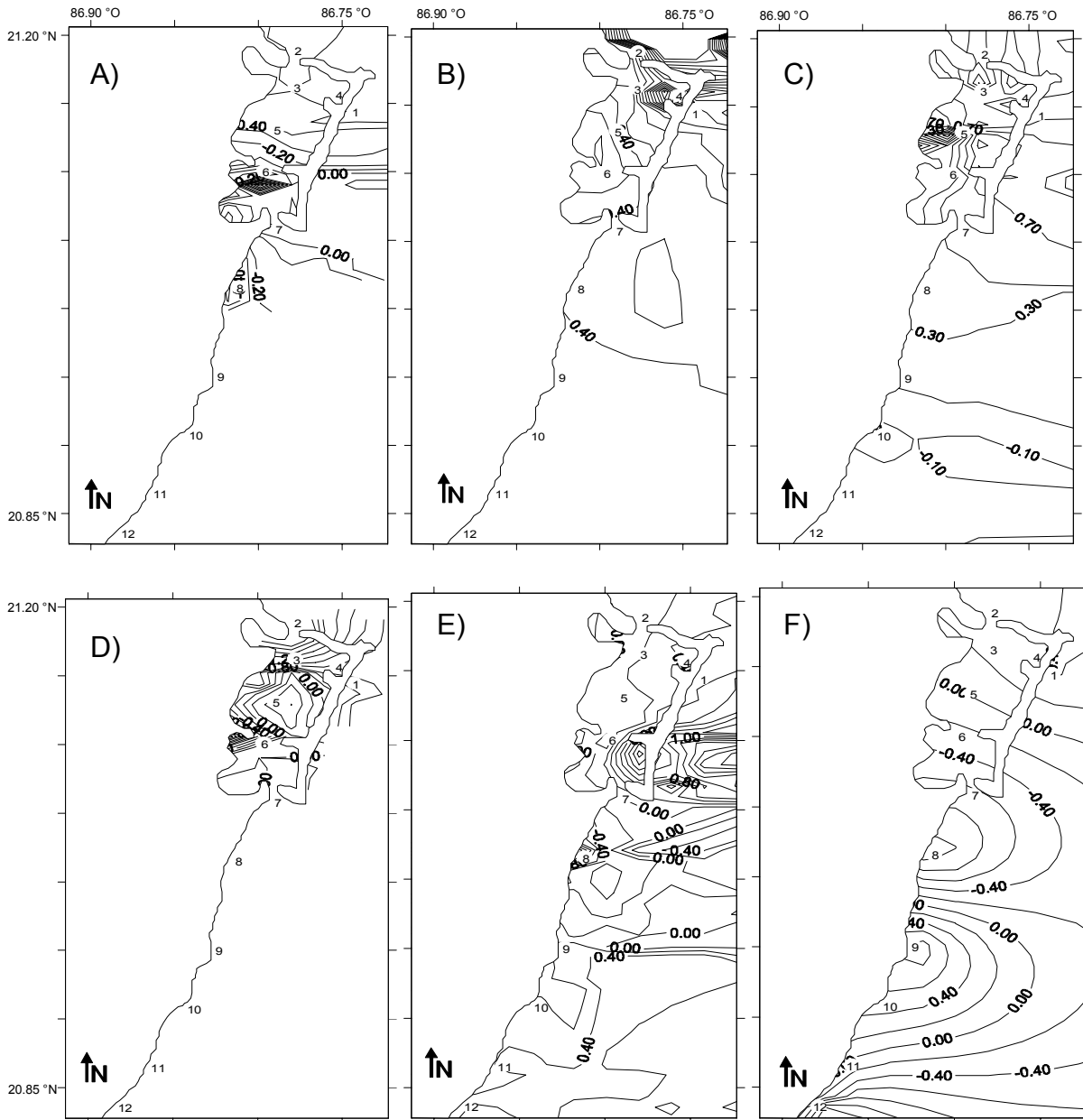


Figura 21 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo con el oxígeno disuelto. A) Enero ($X=-0.338$; $P=0.99$); B) Febrero ($X=-0.024$; $P=0.657$); C) Marzo ($X=-0.204$; $P>0.99$); D) Abril ($X=0.036$; $P=0.269$); E) Mayo ($X=0.0786$; $P=0.052$); F) Julio ($X=-0.228$; $P=0.587$).

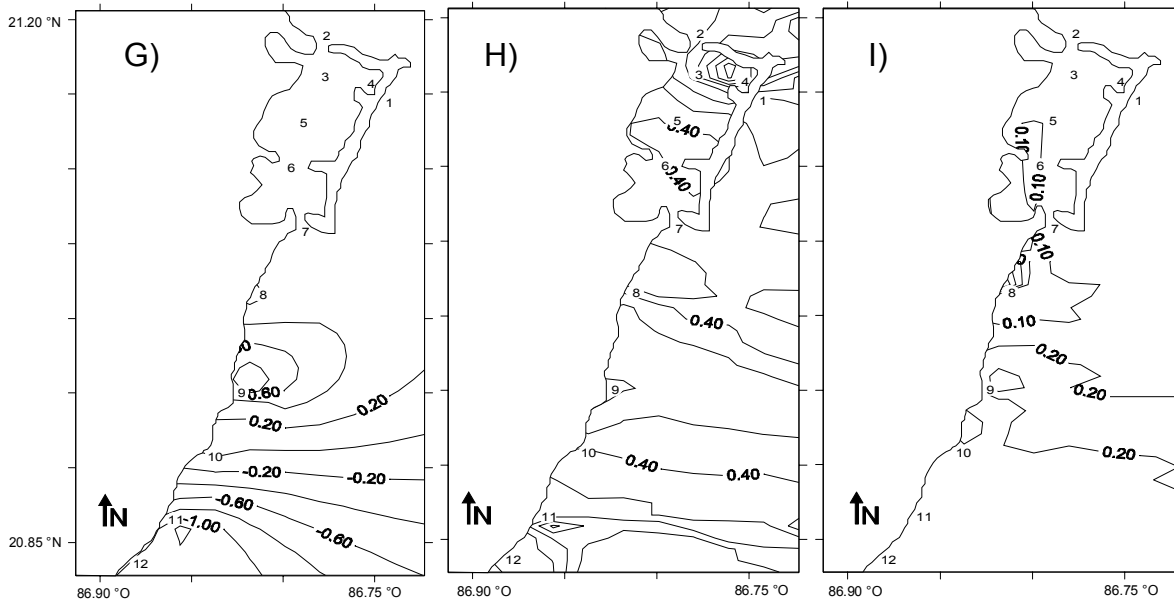


Figura 21 (continuación)...G) Agosto ($X=-0.6840$; $P=0.99$); H) Septiembre ($X=-0.0280$; $P=0.6727$); I) Octubre ($X=0.2309$; $P<0.0001$).

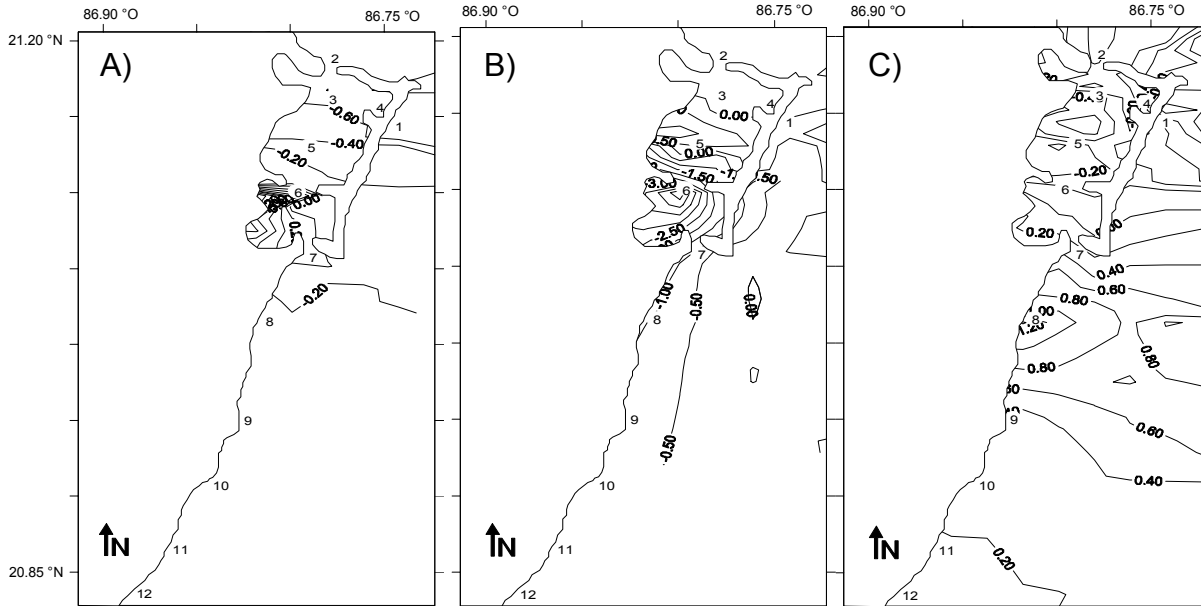


Figura 22 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo con el pH. A) Enero ($X=-0.186$; $P=0.99$); B) Febrero ($X=0.085$; $P=0.0385$); C) Marzo ($X=0.427$; $P<0.0001$).

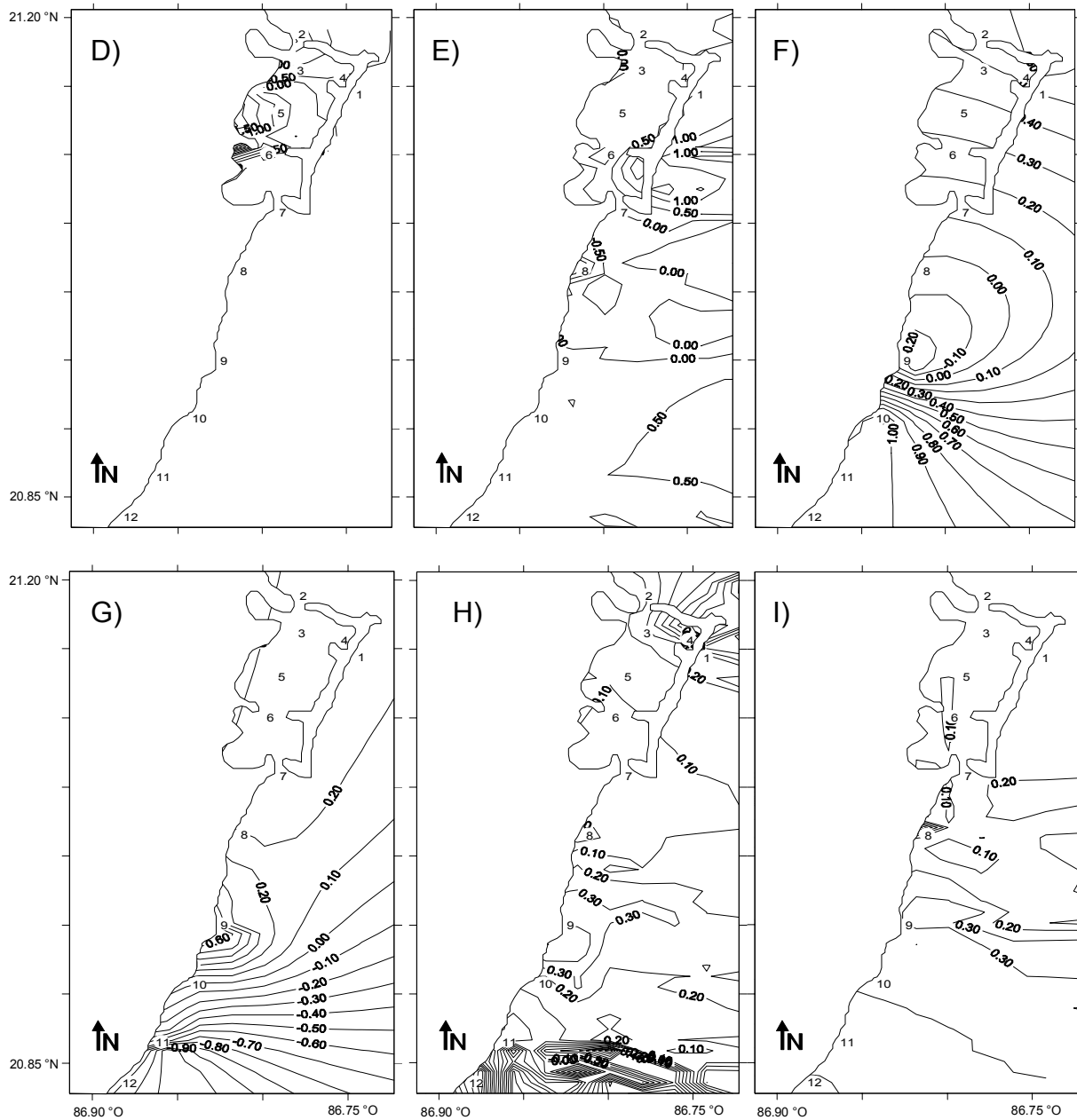


Figura 22 (continuación)...D) Abril ($X=0.070$; $P=0.035$); E) Mayo ($X=0.0453$; $P=0.138$); F) Junio ($X=0.244$; $P=0.0176$); G) Agosto ($X=-0.605$; $P>0.999$); H) Septiembre ($X=0.6435$; $P<0.0001$); I) Octubre ($X=0.0521$; $P=0.1595$).

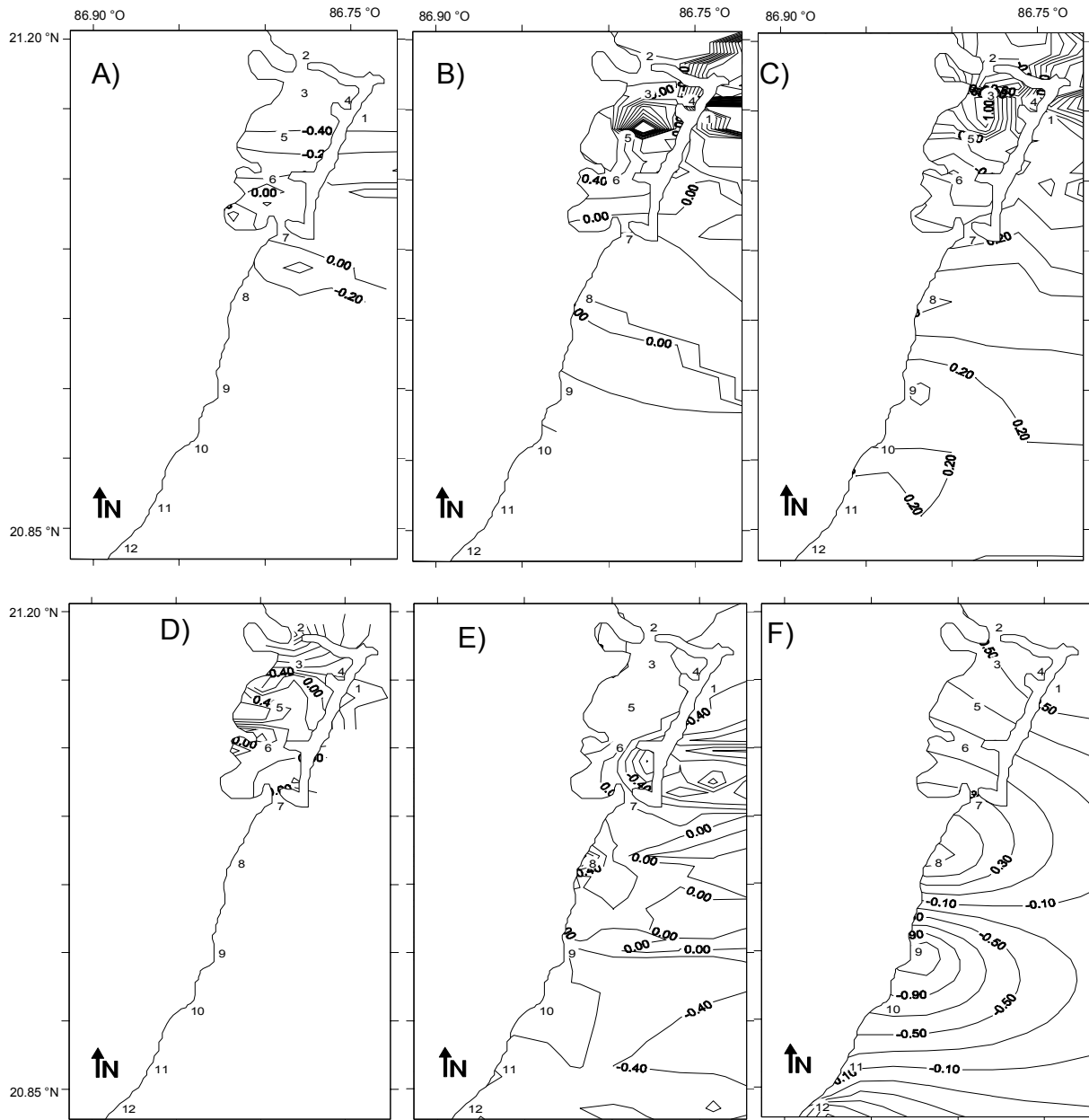


Figura 23 Valores locales de correlación de los índices de agrupación del número de metacercarias encontradas en *C. folleata* durante el 2005 en la zona costera de Quintana Roo con la profundidad. A) Enero ($X=-0.111$; $P=0.966$); B) Febrero ($X=0.120$; $P=0.0218$); C) Marzo ($X=0.453$; $P<0.0001$); D) Abril ($X=-0.008$; $P=0.643$); E) Mayo ($X=-0.0789$; $P=0.951$); F) Julio ($X=-0.060$; $P=0.4629$).

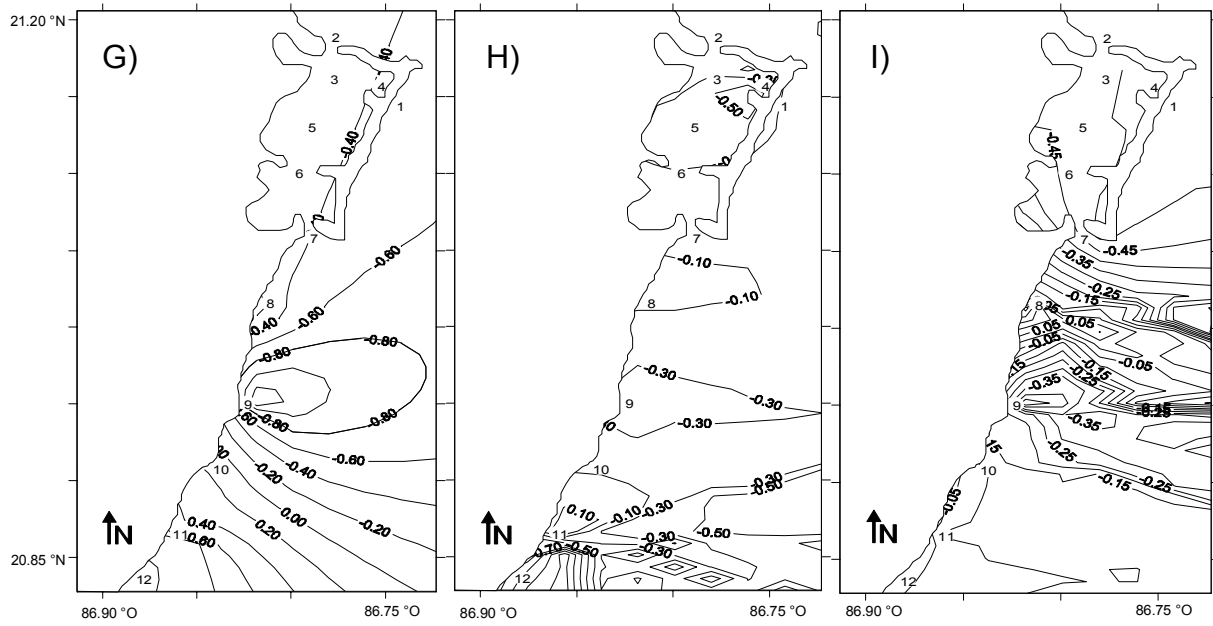


Figura 23 (continuación)...G) Agosto ($X=0.6121$; $P<0.0001$); H) Septiembre ($X=-0.667$; $P>0.999$); I) Octubre ($X=-0.0582$; $P=0.8676$).