



POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y  
LIMNOLOGÍA  
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN  
UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO



Ocurrencia de copépodos parásitos en el botete diana  
*Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) en el sistema lagunar  
Santa María La Reforma, Sinaloa, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS  
(Biología Marina)

P R E S E N T A:

Francisco Neptalí Morales Serna

Directores de tesis:

Dr. Samuel Gómez Noguera

Dr. Ramiro Román Contreras

Comité tutorial y jurado:

Dra. Emma Fajer Ávila

Dr. Felipe Amezcua Martínez

Dr. Miguel Rubio Godoy

Asesor externo:

Dr. Juan T. Timi



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.

## DEDICATORIA

*Con todo mi amor para mi esposa Zaira Lizeth  
Hernández Inda y mis hijos Erick y Emma, quienes  
con su magia llenan mi vida de felicidad.*

*A mi madre Elvia Serna Ortiz y mis hermanos  
Marlene, José Antonio y Nidia, porque siempre  
están conmigo.*

*A la tía Rosario Inda Ontiveros, por su invaluable  
apoyo que me ha permitido salir adelante.*

## *AGRADECIMIENTOS*

*Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca para realizar mis estudios de doctorado y dos becas más para la realización de diferentes actividades académicas.*

*Al Dr. Samuel Gómez Noguera por brindarme su amistad, apoyo y confianza.*

*Al Dr. Ramiro Román Contreras por colaborar en la dirección de esta tesis.*

*A mis tutores y jurado de examen, Dra. Emma Fajer Ávila y Dr. Miguel Rubio Godoy, por sus revisiones y recomendaciones, mismas que han ayudado a enriquecer este trabajo.*

*Al Dr. Felipe Amezcua Martínez por sus sugerencias en el método de muestreo durante la fase inicial de este proyecto, por su participación en los mismos y por formar parte del jurado de examen.*

*Al Dr. Ju-shey Ho por recibirme en su laboratorio y ayudarme en la identificación de las especies de copéodos.*

*Al Dr. Juan T. Timi y su grupo de investigación por recibirme en su laboratorio, asesorarme en el análisis de datos y hacer que mi estancia en Mar del Plata fuera más placentera.*

*Al Dr. José Salgado Barragán, M. en C. Sergio Rendón Rodríguez y M. en C. Daniel Moreno Flores por su apoyo en las campañas de muestreo.*

*A la M. en C. Dilian Anguas Cabrera por su apoyo en el trabajo de laboratorio.*

*Al personal del Posgrado: Dra. Gloria Vilaclara, M. en C. Diana Juárez, Mtra. Chantal Ruiz, Guadalupe Godoy, Gabriela Almaraz y Margarita Cordero por su disponibilidad y atención durante mis estudios de doctorado.*

*A Carlos Suárez Gutiérrez y Germán Ramírez Reséndiz por su asistencia en el centro de cómputo del ICML.*

*A María Clara Ramírez Jáuregui responsable de la biblioteca “María Elena Caso” del ICML, por su ayuda en la búsqueda de literatura.*

*A Hildebrando Domínguez y Leonardo Camacho por abrirme las puertas de su hogar y brindarme todo su apoyo durante mis estancias académicas en California.*

*A mis compañeros y amigos de laboratorio, los que llegaron y se fueron, los que llegaron y aún continúan, Dilian Anguas, David Serrano, Agustina Ferrando, María Ana Tovar, Beatriz Yáñez, Nuria Méndez, Eva Visauta, Rosalina Castillo, Tulio Villalobos, Catherinne Soler y Luis Sauma, por todos los consejos, momentos y experiencias compartidas.*

## ÍNDICE

	Pág.
<b>CAPÍTULO 1: GENERALIDADES</b> .....	1
<b>1.1. Introducción</b> .....	1
<b>1.2. Objetivos</b> .....	3
<b>1.3. Área de estudio</b> .....	3
1.3.1. Descripción general.....	3
1.3.2. Características hidrológicas e hidrodinámicas.....	5
<b>1.4. El botete Diana</b> .....	5
<b>1.5. Materiales y método</b> .....	7
1.5.1. Muestreo de peces.....	7
1.5.2. Búsqueda de copépodos parásitos.....	8
<b>CAPÍTULO 2: TAXONOMÍA</b> .....	9
<b>2.1. Introducción</b> .....	9
<b>2.2. Antecedentes</b> .....	10
2.2.1. Morfología básica de los copépodos.....	10
<b>2.3. Materiales y método</b> .....	14
<b>2.4. Resultados y discusiones</b> .....	15
2.4.1. Descripción de las especies de copépodos parásitos.....	16
<i>Acantholochus zairae</i> .....	16
<i>Pseudochondracanthus diceraus</i> .....	29
<i>Caligus serratus</i> .....	35
<i>Lepeophtheirus simplex</i> .....	44
<i>Parabrachiella</i> sp. ....	51

<b>CAPÍTULO 3: VARIACIÓN TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE COPÉPODOS PARÁSITOS DEL BOTETE DIANA (<i>Spherooides annulatus</i>) Y SU RELACIÓN CON ALGUNOS FACTORES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS.....</b>	<b>55</b>
<b>3.1. Introducción.....</b>	<b>55</b>
<b>3.2. Antecedentes.....</b>	<b>57</b>
<b>3.3. Materiales y métodos.....</b>	<b>59</b>
3.3.1. Muestra de hospederos.....	59
3.3.2. Prevalencia e intensidad media de la infestación.....	59
3.3.3. Comunidad componente de copéodos parásitos.....	61
3.3.4. Infracomunidades de copéodos parásitos.....	62
<b>3.4. Resultados.....</b>	<b>63</b>
3.4.1. Descripción de las variables ambientales.....	63
3.4.2. Hospederos.....	63
3.4.3. Prevalencia e intensidad de la infestación de copéodos parásitos en <i>Spherooides annulatus</i> .....	67
3.4.4. Comunidad componente de copéodos parásitos de <i>Spherooides annulatus</i> .....	81
3.4.5. Infracomunidades de copéodos parásitos de <i>Spherooides annulatus</i> .....	82
<b>3.5. Discusión.....</b>	<b>87</b>
<b>3.6. Conclusiones.....</b>	<b>95</b>
<b>CAPÍTULO 4: DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE <i>Pseudochondracanthus diceraus</i> Y <i>Acantholochus zairae</i> EN LAS BRANQUIAS DE <i>Spherooides annulatus</i>.</b>	<b>96</b>
<b>4.1. Introducción.....</b>	<b>96</b>
<b>4.2. Antecedentes.....</b>	<b>96</b>

<b>4.3. Materiales y método.....</b>	97
<b>4.4. Resultados.....</b>	100
<b>4.5. Discusión.....</b>	104
<b>4.6. Conclusiones.....</b>	105

<b>LITERATURA CITADA.....</b>	106
-------------------------------	-----

Anexo I.....	119
Anexo II.....	120
Anexo III.....	121
Anexo IV.....	122
Anexo V.....	123
Anexo VI.....	124
Anexo VII.....	125
Anexo VIII.....	127

## Resumen

Se estudió la estructura comunitaria de los copépodos parásitos del botete diana *Sphoeroides annulatus*, y su relación con algunos factores bióticos y abióticos en el sistema lagunar Santa María La Reforma, Sinaloa, durante el ciclo anual febrero 2007 a febrero 2008. Se examinaron 337 hospederos encontrándose cinco especies de copépodos, *Acantholochus zairae*, *Pseudochondracanthus diceraus*, *Caligus serratus*, *Lepeophtheirus simplex* y *Parabrachiella* sp. Para cada una de esas especies se da una descripción taxonómica así como información sobre su distribución geográfica y especies hospederas en las cuales han sido encontradas previamente.

La prevalencia de *A. zairae*, *P. diceraus*, *C. serratus*, *L. simplex*, y *Parabrachiella* sp. varió de 0 a 33 %, de 18 a 67 %, de 14 a 70 %, de 16 a 93 %, y de 0 a 44 %, respectivamente; mientras su intensidad promedio varió de 1 a 1.5, de 1.4 a 6.8, de 1 a 5, de 2 a 5.1, y de 0 a 1.4, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la prevalencia e intensidad promedio de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* entre los meses de muestreo. No se observó una relación fuerte entre los niveles de infestación y los factores bióticos (longitud y sexo del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua). *Lepeophtheirus simplex* fue la única especie que mostró un patrón estacional en los niveles de infestación, siendo éstos más altos durante los meses más cálidos. Los análisis estadísticos indicaron que la temperatura del agua fue el factor ambiental que más influyó en la infestación de *L. simplex*, mientras que la longitud del hospedero lo fue en el caso de *P. diceraus* y *C. serratus*, aunque el coeficiente de correlación fue bajo. La prevalencia e intensidad de las especies de copépodos no varió significativamente entre hospederos hembras y machos. Asimismo el factor de condición del hospedero no se asoció significativamente con la intensidad de la infestación de los copépodos.

Entre las comunidades componente de copépodos parásitos la riqueza de especies varió de 3 a 5 y el índice de diversidad de Shannon de 0.7 a 1.5. A nivel infracomunitario el valor promedio máximo en la riqueza de especies fue  $3.0 \pm 1.2$ , en el número de individuos fue  $12.6 \pm 10.5$ , en el índice de diversidad de Brillouin fue  $0.7 \pm 0.4$ , y en el índice de dominancia de Berger-Parker fue  $0.9 \pm 0.2$ ; esos cuatro descriptores infracomunitarios variaron significativamente entre los meses de muestreo. La especie con mayor frecuencia de dominancia y co-dominancia en las infracomunidades fue *L. simplex*. Tanto la riqueza de especies como el número de individuos en las infracomunidades de copépodos no variaron significativamente entre hospederos hembras y machos, y no se relacionaron claramente con los factores ambientales considerados; no obstante, se detectó una correlación significativa positiva entre la temperatura del agua y el número de individuos, y entre la longitud del hospedero y el número de individuos y la riqueza de especies.

Por otro lado, se analizó la distribución espacial de *P. diceraus* y *A. zairae* en las branquias del hospedero. No se observó competencia interespecífica. La distribución de ambas especies entre las dos cámaras branquiales del hospedero fue aleatoria; sin embargo, dentro de cada cámara hubo evidencia de selección de microhábitat.



## Abstract

The relationship between the seasonality of the parasite copepod community of the bullseye puffer fish (*Sphoeroides annulatus*), and biotic and abiotic factors in Santa María La Reforma lagoon, Sinaloa, Mexico was studied. A total of 337 fish were collected during a short-term survey between February 2007 and February 2008. Five parasite copepod species were found attached to bullseye puffer fish. These are: *Acantholochus zairae*, *Pseudochondracanthus diceraus*, *Caligus serratus*, *Lepeophtheirus simplex* and *Parabrachiella* sp. Taxonomic descriptions, with information about geographical distribution and occurrence in other fish hosts are given for each copepod species.

The prevalence of *A. zairae*, *P. diceraus*, *C. serratus*, *L. simplex* and *Parabrachiella* sp. ranged from 0 to 33 %, from 18 to 67 %, from 14 to 70 %, from 16 to 93 %, and from 0 to 44 %, respectively; while its mean intensity ranged from 1 to 1.5, from 1.4 to 6.8, from 1 to 5, from 2 to 5.1, and from 0 to 1.4, respectively. There were significant differences in prevalence and mean intensity between sampling months. No clear relationships between infection levels and both biotic (host size and weight) and abiotic (water temperature, salinity, pH, and oxygen) were observed. The occurrence of *L. simplex* followed a seasonal pattern, with the highest infection levels occurring in the warmest months. Statistic analysis detected that water temperature was the main factor influencing *L. simplex* dynamics, while host size is important in prevalence of both *P. diceraus* and *C. serratus*. There were no significant differences in prevalence and intensity between female and male hosts. Fish factor condition was no significantly associated with the intensity of infection.

At the component community level the species richness and Shannon's diversity index ranged from 3 to 5 and from 0.7 to 1.5, respectively, between sampling months. At the infracommunity level the maximum mean value for species richness was  $3.0 \pm 1.2$ , for number of individuals was  $12.6 \pm 10.5$ , for Brillouin's diversity index was  $0.7 \pm 0.4$ , and for Berger-Parker's dominance index was  $0.9 \pm 0.2$ . There were significant differences in the infracommunity descriptors between sampling months. Within infracommunities, the species with highest frequency of dominance and co-dominance was *L. simplex*. There were no significant differences neither in both species richness nor in number of individuals between female and male hosts. Similarly, no clear relationships were observed between those descriptors and environmental factors; nonetheless, a weak positive significant association was detected between number of individuals and water temperature, and between either species richness or individual number and host size.

Further, the spatial distribution of *A. zairae* and *P. diceraus* in gill microhabitats was analyzed. No interspecific competition was observed. No significant differences in prevalence and intensity between left and right branchial cavities were observed for both parasite copepods; however, evidence of niche restriction was detected at gill arch level and at gill filament level.

## CAPÍTULO 1: GENERALIDADES

### 1.1. Introducción

Varias décadas atrás, los parásitos usualmente eran ignorados o descartados en el estudio de los ecosistemas, quizás por ser poco notables o quizás porque no se les consideraba como piezas clave. En los últimos años se ha reconocido que el parasitismo juega papeles relevantes en el ecosistema, regulando la abundancia o densidad de las poblaciones hospederas, estabilizando la red alimentaria y estructurando las comunidades animales (Marcogliese, 2003; Poulin, 2004a; Poulin y Morand, 2004, Kuris *et al.* 2008; Lafferty, 2008; Lafferty *et al.*, 2008). Debido a que los parásitos pueden remover contaminantes de su hospedero, y debido también a que los parásitos están presentes en la mayoría de la conexiones de las redes tróficas, es posible que las extinciones de estos organismos puedan impactar la salud de los animales de vida libre al incrementarse los niveles de algunos contaminantes (Dobson *et al.*, 2008). Por lo tanto, un conocimiento adecuado de la diversidad parasitaria puede ayudar al manejo y conservación del ambiente (Poulin, 2004a), sobre todo ante el fenómeno del cambio climático, la contaminación antropogénica y la sobreexplotación de los recursos.

El ambiente marino, por sostener largas cadenas o redes tróficas, ha favorecido la diversificación de las especies parásitas (Marcogliese, 2002, 2007; Palm y Klimpel, 2007). Esto se ha demostrado principalmente a partir del estudio de peces (Poulin, 2004b), los cuales frecuentemente se capturan y examinan en cantidades grandes aumentando la probabilidad de encontrar sus parásitos en comparación con otros vertebrados (Poulin, 2004a). Así, el estudio de las comunidades de metazoos parásitos de peces ha sobresalido durante las dos últimas décadas (Poulin, 2007a). Sin embargo, de acuerdo con varios autores (e.g. Rohde *et al.*, 1995; Sánchez-Ramírez y Vidal-Martínez, 2002; Doupe *et al.*, 2003; Luque y Poulin, 2008; Violante-González *et al.*, 2008) la mayoría de los estudios corresponden a peces de aguas templadas-frías y se han enfocado principalmente en las comunidades de parásitos gastrointestinales (Sánchez-Ramírez y Vidal-Martínez, 2002).

En México se están dando avances importantes en el estudio de las comunidades de metazoos parásitos de peces marinos y salobres (e.g. Sánchez-Ramírez y Vidal-Martínez, 2002; Vidal-Martínez y Poulin, 2003; Fajer-Ávila *et al.*, 2004, 2006; Violante-González *et al.*, 2009). No obstante, aunque algunos de los trabajos incluyen todos los grupos de metazoos parásitos encontrados en los peces hospederos (i.e. helmintos y crustáceos), es posible percibir que hay más esfuerzo en el estudio sobre las comunidades de helmintos (e.g. Aguirre-Macedo

*et al.*, 2007; Rodríguez-González y Vidal-Martínez, 2008; Violante-González *et al.*, 2008, 2009). Es curioso que a pesar de tener especies en los principales órdenes de Copepoda, tener fenómenos biológicos inusuales y ser una amenaza para la acuicultura (Ho, 2001), los copépodos parásitos reciban poca atención. Hasta ahora tan sólo se tiene el registro de los copépodos viviendo en el 1.3 % de los invertebrados acuáticos y en el 16 % de los peces, valores ínfimos si se considera que cada animal acuático es un hospedero potencial para los copépodos (Ho, 2001).

Vale la pena resaltar que son varias las especies de copépodos parásitos que han llegado a causar daños en la acuicultura (Johnson *et al.*, 2004), particularmente los representantes de los géneros *Caligus* Müller, 1785 y *Lepeophtheirus* von Nordmann, 1832, comúnmente conocidos como “piojos marinos”, han destacado por ser un problema serio para el cultivo de salmónidos y otros peces en diferentes partes del mundo (Boxshall y Defaye, 1993; Tully y Nolan, 2002; González y Carvajal, 2003; Johnson *et al.*, 2004; Costello, 2006, 2009a; Fajer-Ávila *et al.*, 2008; Hayward *et al.*, 2008; Lees *et al.*, 2008; Morton *et al.*, 2008). Sin embargo, a pesar de las numerosas investigaciones realizadas durante las tres últimas décadas, *Caligus* y *Lepeophtheirus* actualmente siguen siendo un problema en la piscicultura, su costo de tratamiento se estima que es 6 % del valor de la producción para los países afectados por estos copépodos, pero sin tal tratamiento el costo para la industria sería aún más alto (Costello, 2009a).

Ante esta situación resulta conveniente dirigir más la mirada hacia los copépodos parásitos, tanto a escala local como regional, sobre todo si se busca que en un futuro cercano el cultivo de peces marinos ayude a solventar los problemas que enfrentan las pesquerías mexicanas (e.g. Castillo-Vargasmachuca *et al.*, 2007; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008), pues conocer con anticipación la fauna parásita de sistemas naturales puede facilitar la selección de métodos apropiados de manejo y ser de utilidad en la prevención de brotes de parásitos y enfermedades de los peces (Hayward *et al.*, 2007; Yuniar *et al.*, 2007).

Bajo este contexto, en el presente estudio se analiza la comunidad de copépodos parásitos del “botete diana”, *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842). En México este pez marino es económicamente importante, actualmente se encuentra en proceso de ser cultivado a gran escala y su pesca artesanal ha colocado al país como uno de los principales exportadores de botete en el mundo (Núñez-Vázquez *et al.*, 2000; Álvarez-Lajonchère *et al.*, 2005; Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008; García-Ortega, 2009). En el capítulo 2 se describen las especies de copépodos parásitos observados en *S. annulatus*, con comentarios breves sobre su presencia en la acuicultura. En el capítulo 3 se describe la

variación temporal de la comunidad de copéodos parásitos y su relación con algunos factores bióticos (longitud, sexo y condición del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua). Finalmente, en el capítulo 4 se analiza la distribución espacial de los copéodos que habitan las branquias de *S. annulatus*.

## **1.2. Objetivos**

### General

Evaluar la estructura comunitaria (riqueza de especies, distribución y abundancia relativa de las especies) de los copéodos parásitos (Crustacea: Copepoda: Siphonostomatoida y Cyclopoida) del botete diana, *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842), y su relación con algunos factores bióticos y abióticos durante un ciclo anual en el sistema lagunar Santa María La Reforma, Sinaloa, México.

### Específicos

- a) Identificar y describir las especies de copéodos parásitos encontradas, dando información sobre su distribución geográfica y especies hospederas en las cuales han sido halladas anteriormente.
- b) Analizar la variación temporal de la comunidad de copéodos parásitos y su relación con la longitud, peso y sexo de *S. annulatus* y la temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua.
- c) Evaluar el grado de asociación entre la carga parasitaria y el factor de condición de *S. annulatus*.
- d) Determinar el tipo de distribución (uniforme, aleatoria o agregada) de las infrapoblaciones de copéodos parásitos en su población hospedera.
- e) Comprobar si los copéodos branquiales tienen preferencia por un sitio particular de infección.

## **1.3. Área de estudio**

### 1.3.1. Descripción general

El sistema lagunar Santa María La Reforma se localiza en el municipio de Angostura, Sinaloa, México, entre los 25° 10' N, 108° 20' W y 24° 50' N, 107° 55' W (Figura 1.1). El cuerpo de agua está bordeado por bosque de mangle y cuenta con una zona intermareal. El vaso de la laguna está separado del Golfo de California por una barrera arenosa de aproximadamente 45 km de largo conocida como la Isla de Altamura. La comunicación entre

estos dos cuerpos de agua es a través de dos bocas: Boca Perihuete al noroeste (entre las islas Saliaca y Altamura) y Boca Yameto al sureste (en el extremo sur de la Isla Altamura). El eje mayor de la laguna, paralelo a la línea de costa, mide 70 km de longitud.

Este sistema lagunar se encuentra dentro de la llanura del Pacífico con un clima semiseco a seco muy cálido, con una temperatura media anual de 24.2° C y una precipitación promedio anual de 433.8 mm. Las condiciones climáticas regionales reflejan dos épocas contrastantes, la de lluvias (de julio a noviembre) y la de secas (de diciembre a junio). Mediciones de la temperatura del agua tanto en la superficie como en el fondo, hechas de noviembre de 2001 a mayo de 2002, indican que no existe una estratificación, al menos en esos meses (Serrano y Ramírez-Félix, 2003).

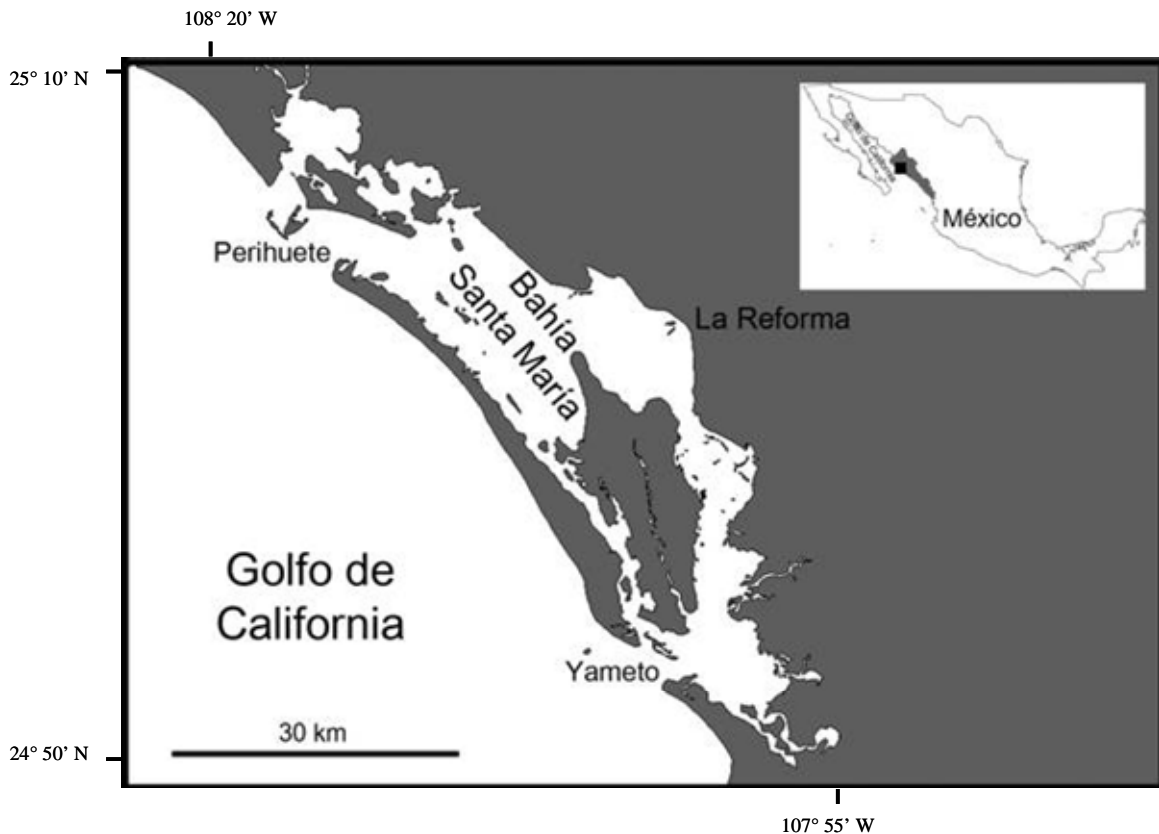


Figura 1.1. Área de estudio: sistema lagunar Santa María La Reforma. La figura insertada muestra la ubicación del área de estudio en el Estado de Sinaloa, México.

### 1.3.2. Características hidrológicas e hidrodinámicas

El sistema lagunar Santa María La Reforma cuenta con una superficie de 583 km<sup>2</sup> y un volumen estimado de 2056 km<sup>3</sup>. La profundidad máxima es de 26 m en Boca Yameto, mientras que la Boca Perihuate cuenta con una profundidad de 23 m, siendo la profundidad promedio del sistema de 3.5 m (Serrano y Ramírez-Félix, 2003). La velocidad más intensa de flujo y reflujo es de 1.8 m s<sup>-1</sup> en la boca norte, la velocidad de la boca sur no excede 1.2 m s<sup>-1</sup> y en las bahías y ensenadas no excede los 0.2 m s<sup>-1</sup> (Serrano y Ramírez-Félix, 2003).

### 1.4. El botete diana

El botete diana (Figura 1.2), *S. annulatus*, es un pez marino perteneciente a la familia Tetraodontidae, la cual agrupa un total de 121 especies distribuidas en 19 géneros (Nelson, 1994). Esta familia habita en aguas someras de mares tropicales y templados, aunque también tiene representantes en aguas salobres y dulces donde se alimenta principalmente de invertebrados (Nelson, 1994; Sampey *et al.*, 2007). Como sus principales características los tetraodóntidos poseen la habilidad de inflarse, y mandíbulas fuertes constituidas por cuatro dientes (Nelson, 1994; Wainwright y Turingan, 1997), de donde toma el nombre la familia.

El botete diana se distribuye desde el sur de California en Estados Unidos hasta Perú; es de hábitos costeros, abundante en zonas protegidas y aguas someras donde se alimenta de moluscos, crustáceos, peces y, en algunas ocasiones, de corales (Amezcuca-Linares, 1996). Según Sánchez-Cárdenas *et al.* (2007) en la costa de Sinaloa, la época de reproducción de *S. annulatus* es de abril a mayo y de octubre a noviembre. En el noroeste de México, la pesca de *S. annulatus* representa una actividad económica importante, pues el valor de su carne es 5-7 dólares americanos por kilogramo (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008; García-Ortega, 2009). Además, la explotación de *S. annulatus* ha colocado a México como uno de los principales o el principal exportador de botete a nivel mundial (Núñez-Vázquez *et al.*, 2000; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008).

Diferentes experimentos han demostrado que *S. annulatus* es una especie adecuada para la acuicultura y se espera que en un futuro cercano su producción sea lanzada a gran escala (Chávez-Sánchez *et al.*, 2008; García-Ortega, 2009). Respecto a esta cuestión, en el CIAD<sup>1</sup> Mazatlán ya se cuenta con una unidad piloto para la producción masiva de juveniles de *S. annulatus* y de otros peces marinos (Álvarez-Lajonchère *et al.*, 2007; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008). En el estado de Jalisco se han instalado un par de jaulas de *S. annulatus*; además,

---

<sup>1</sup> Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C., Unidad Mazatlán.

se han realizado ensayos en estanques rústicos en el estado de Sonora y se planea para un futuro inmediato la instalación de jaulas en el estado de Baja California (<http://www.mispecies.com/reportajes/2009/feb/botete-irta/index.asp>).

En el sistema lagunar Santa María La Reforma habitan otras especies de este género: *Sphoeroides* sp. y *Sphoeroides lobatus* (Steindachner, 1870), pero estas especies no son aprovechadas debido a su menor tamaño. De acuerdo con el sitio [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), de las 23 especies válidas registradas para el género *Sphoeroides* 10 se distribuyen en aguas mexicanas. Estas son: *S. pachygaster* (Müller y Troschel, 1848) tanto en el Pacífico como en el Golfo de México; *S. annulatus*, *S. lispus* Walker, 1996, *S. lobatus* y *S. sechurae* Hildebrand, 1946 en el Pacífico; y *S. dorsalis* Longley, 1934, *S. nephelus* (Goode y Bean, 1882), *S. parvus* Shipp y Yerger, 1969, *S. spengleri* (Bloch, 1785) y *S. testudineus* (Linnaeus, 1758) en el Golfo de México.

A pesar de que el botete diana silvestre, *S. annulatus*, tiene una amplia distribución geográfica y un alto valor comercial, se sabe muy poco acerca de su biología y ecología en su ambiente natural (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007). Al parecer, esa carencia de conocimiento se hace extensiva para toda la familia Tetraodontidae (Krumme *et al.*, 2007). Recientemente se han desarrollado algunos estudios ecológicos enfocados en especies particulares de Tetraodontidae. Krumme *et al.* (2007) estudiaron la ecología alimentaria del tetraodóntido *Colomesus psittacus* (Bloch y Schneider, 1801), el cual mostró tener hábitos carnívoros, alimentándose principalmente de cirripedios y braquiuros y en menor cantidad de teleósteos y bivalvos. Entre de sus resultados, Krumme *et al.* (2007) notaron que los individuos de *C. psittacus* al aumentar su tamaño, prefieren alimentarse de menos tipos de presas pero los cirripedios y braquiuros siempre están en su dieta.



Figura 1.2. Botete diana, *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842).



Figura 1.3. Se muestra un “robador”, arte de pesca empleado para la captura de botete.

Fávaro *et al.* (2009) observaron en un estuario subtropical que la abundancia de los tetraodóntidos *Spherooides greeleyi* Gilbert, 1900 y *S. testudineus* responde a las variaciones de su ambiente. Temporalmente, la abundancia de ambas especies fue mayor en primavera y verano. Espacialmente, *S. greeleyi* y *S. testudineus* fueron más abundantes en sitios protegidos, donde la salinidad fue baja; además, los autores notaron que los individuos más grandes de cada especie habitan zonas diferentes del estuario. Esta misma tendencia también fue mostrada por *Spherooides rosenblatti* Bussing, 1996 y *S. annulatus* en un área pequeña de bosque de mangle (Aguirre *et al.*, 2006).

## **1.5. Materiales y método**

### **1.5.1. Muestreo de peces**

Los especímenes de *S. annulatus* (botete diana) se recolectaron periódicamente, aproximadamente cada mes, desde febrero de 2007 hasta febrero de 2008. La mayoría de los muestreos se realizaron en periodos de mareas muertas pues, de acuerdo a la experiencia y conocimiento de los pescadores de la localidad, hay mayor probabilidad de que la pesca de botete sea exitosa en periodos de menor flujo y reflujos. De esta manera, las fechas de muestreo se eligieron de acuerdo a los calendarios de mareas para Mazatlán 2007 y 2008 editados por el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). Durante cada muestreo, y a bordo de una lancha con motor fuera de borda, se eligieron uno o más sitios de muestreo dependiendo de la disponibilidad de peces. En otras palabras, al arribar a un punto donde se creía que podía haber botetes, se hacían algunos lances de prueba y si se detectaba su presencia, entonces aquel lugar se establecía como estación de muestreo. De lo contrario se buscaba otro lugar.

Los peces fueron capturados con un arte de pesca llamado “robador” (Figura 1.3), consistente de tres anzuelos triples atados a un cordel resistente rematado con una plomada de aproximadamente 100 gr. En cada lugar de colecta, se obtuvo una muestra de agua de fondo por medio de una botella Niskin horizontal a partir de la cual se registró la salinidad con un refractómetro de mano, y la temperatura, pH y concentración de oxígeno disuelto del agua con medidores Orion 3 Star.

Cada pez capturado se colocó en una bolsa de plástico etiquetada y se mantuvo en hielo para su traslado al laboratorio donde se mantuvieron congelados hasta el momento de realizar la búsqueda de copépodos parásitos. Durante el análisis se registró la longitud patrón, peso húmedo y sexo de cada pez.



### 1.5.2. Búsqueda de copéodos parásitos

La búsqueda de copéodos parásitos se hizo primero con una lupa con aumento a 10X bajo iluminación directa y con una bandeja para manipular al pez. Enseguida se retiró el mucus que envolvía al pez y después se desprendieron los arcos branquiales. La bandeja y bolsa que contenía al pez se enjuagaron con agua dulce que se filtró a través de un tamiz de 500  $\mu\text{m}$  de luz de malla para buscar copéodos desprendidos. Tanto el mucus como las branquias y el material retenido en el tamiz se colocaron por separado en cajas petri para hacer una búsqueda más detallada con un microscopio estereoscopio. Los copéodos parásitos fueron separados del pez utilizando agujas finas. Una vez separados se fijaron y almacenaron en alcohol al 70 % en frascos pequeños debidamente etiquetados hasta su posterior identificación.

## CAPÍTULO 2: TAXONOMÍA

### 2.1. Introducción

Los copépodos parásitos son comunes en todas las clases de peces hospederos marinos (Boxshall y Halsey, 2004). Hace dos décadas se estimaba que el número de especies de copépodos parásitos de peces variaba entre 1,600 y 1,800 (Kabata, 1988). A la fecha no hay una actualización disponible de esa cifra, pero de acuerdo con la información extraída de Boxshall y Halsey (2004), el número ha aumentado aproximadamente a 2,100 especies, las cuales se distribuyen en cerca de 30 familias (Boxshall, 2005). Debido a los incrementos y reducciones que se dan con los descubrimientos, revisiones y reexaminaciones taxonómicas, dicho número de especies resulta inestable (Kabata, 2003), pero da una idea de cuántas especies más hay aún por descubrir considerando que solamente el 16 % de la ictiofauna ha sido documentada como hospedera de copépodos (Ho, 2001), lo cual significa un gran reto para los estudiosos de copépodos parásitos y una invitación para quienes se inician en el campo de la biología.

Respecto al botete diana, *S. annulatus*, hasta ahora sólo tres especies de copépodos han sido registradas entre su fauna parásita. Hace casi medio siglo Causey (1960) encontró a los copépodos *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (documentado como *C. latifrons* Wilson, 1905) en botetes capturados en Guaymas, Sonora y *Lepeophtheirus dissimulatus* Wilson, 1905 en botetes capturados en Mazatlán, Sinaloa. Más recientemente fue descubierto el copépodo *Lepeophtheirus simplex* Ho, Gómez y Fajer-Ávila, 2001 parasitando botetes de Mazatlán, Teacapán, y Chametla (Sinaloa) (Ho *et al.*, 2001).

Dada la explotación de *S. annulatus* y su implicación en proyectos de acuicultura (Sánchez-Cárdenas *et al.*, 2007; Chávez-Sánchez *et al.*, 2008; García-Ortega, 2009), es necesario adquirir un mejor conocimiento de sus especies de copépodos parásitos, no sólo porque los copépodos pueden ser un verdadero problema para el cultivo de peces (Johnson *et al.*, 2004; Ogawa, 2005; Costello, 2009a), sino también porque los copépodos parásitos provenientes de la piscicultura pueden llegar a afectar a poblaciones de peces silvestres que estén a su alcance (Sepúlveda *et al.*, 2004; Krkošek *et al.*, 2006). El daño que los copépodos parásitos causan a sus hospederos se debe a sus mecanismos de sujeción y actividades alimentarias, llegando a producir necrosis y erosión epidérmica si el ataque es en la piel, o hipertrofia de las branquias y fusión de las lamelas secundarias, con la consecuente pérdida de área superficial respiratoria si el ataque es en las branquias (Boxshall, 2005). En ese sentido, y tomando en cuenta también que el estrés ambiental (e.g. calentamiento global, pesca,

contaminación acuática) puede provocar cambios en el ciclo de vida de los parásitos, cambios en los niveles de infestación y, por lo tanto, cambios en los sistemas hospedero-parásito (Marcogliese, 2001; Lafferty, 2008; Oros y Hanzelová, 2009), el identificar las especies de copépodos parásitos de *S. annulatus* puede ayudar en un futuro a evitar o controlar posibles enfermedades y facilitar investigaciones más detalladas (e.g. Hayward *et al.*, 2007; Yuniar *et al.*, 2007).

Por lo tanto, en el presente capítulo se atiende uno de los objetivos particulares de este estudio, el cual fue identificar y describir taxonómicamente las especies de copépodos parásitos del botete diana, *S. annulatus*, del sistema lagunar Santa María La Reforma, con comentarios acerca de su presencia en otras especies hospederas y su implicación en la acuicultura.

## **2.2. Antecedentes**

Existen entre 10,000 y 11,500 especies de copépodos distribuidas en nueve órdenes (Platycopioidea Fosshagen, 1985; Calanoida Sars, 1903; Misophrioida Gurney, 1933; Harpacticoida Sars, 1903; Mormonilloidea Boxshall, 1979; Gelyelloidea Huys, 1988; Cyclopoida Burmeister, 1834; Siphonostomatoida Burmeister, 1835 y Monstrilloidea Sars, 1903) (Boxshall y Halsey, 2004), reconociéndose que de los nueve órdenes las especies de Monstrilloidea, la mayoría de las especies de Siphonostomatoida y Cyclopoida, y algunas especies de Harpacticoida son parásitas (Huys y Boxshall, 1991; Boxshall y Halsey, 2004; Boxshall, 2005). Anteriormente se incluía a los copépodos parásitos de peces en tres órdenes: Siphonostomatoida, Poecilostomatoida Thorell, 1859 y Cyclopoida (Kabata, 1992, 2003); sin embargo, Boxshall y Halsey (2004) incluyeron a los poecilostomatoides dentro de los ciclopoideos dado el descubrimiento de la familia Fratiidae Ho, Conrado y López-González, 1998, la cual ha tenido un impacto profundo sobre la clasificación ordinal de los Copepoda. Esta familia une a los dos órdenes, Cyclopoida y Poecilostomatoida, y su asimilación dentro de la clasificación ha resultado en el concepto emergente de esos dos órdenes como un grupo monofilético y de los Cyclopoida tradicionales como un taxón parafilético.

### **2.2.1. Morfología básica de los copépodos**

#### **Estructura básica**

Los copépodos se caracterizan por poseer un cefalosoma de seis somitas y un tronco postcefálico de nueve somitas más el somita anal, el cual representa el telson (Figura 2.1). El cefalosoma consiste de cinco somitas cefálicos y el primer somita torácico que lleva los

maxilípedos (Figura 2.2). El tronco postcefálico comprende del segundo al sexto somita torácico (los primeros cinco somitas llevan, cada uno, un par de patas natatorias birrámeas), el somita genital (séptimo somita) que lleva el opérculo genital en ambos sexos, y cuatro somitas abdominales postgenitales. Los somitas postgenitales carecen de miembros, y el somita anal lleva un par de ramas caudales. Los apéndices básicos de un copépodo son, anténula, antena, mandíbula, maxílula, maxila, maxilípedo, patas natatorias, y ramas caudales. Las patas están armadas con setas y espinas que varían en número y posición según el sexo y la especie (Figuras 2.3 y 2.4). Respecto a su ciclo de vida se sabe que incluye hasta seis etapas de nauplio y cinco etapas de copepodito (etapa posnaupliar) antes de llegar al estado adulto (Huys y Boxshall, 1991).

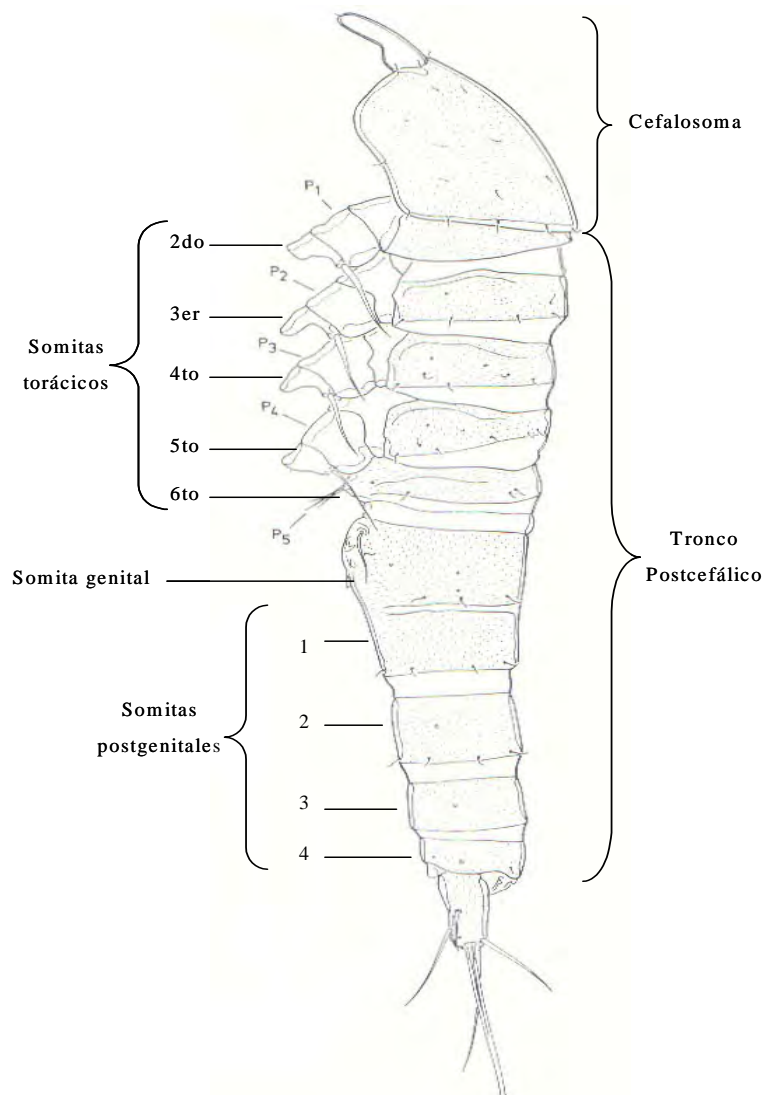


Figura 2.1. *Canuella* sp. Estructura general del cuerpo de un copépodo. (Modificado de Huys *et al.*, 1996).

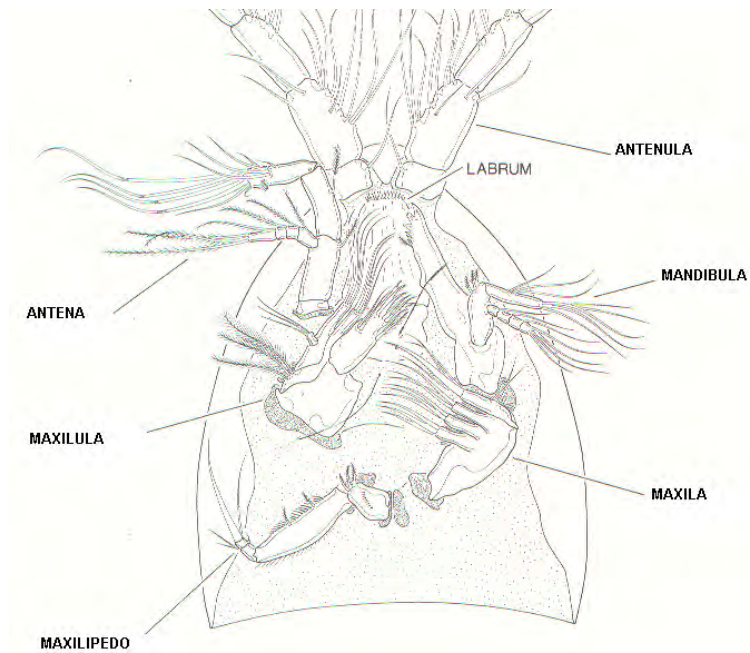


Figura 2.2. Vista ventral del cefalotórax para mostrar los apéndices. Se muestran ambas antenas, pero solo antena, maxílula, y maxilípodo del lado derecho, y mandíbula y maxila del lado izquierdo. P1 omitida. (Modificado de Huys *et al.*, 1996).

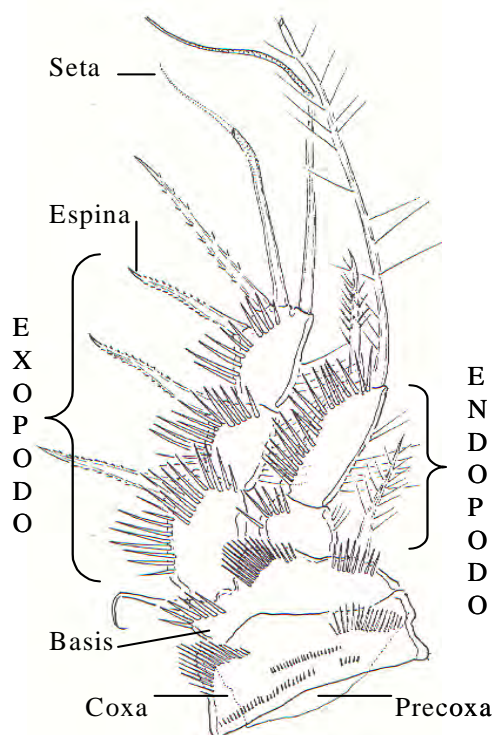


Figura 2.3. P1 de *Enhydrosoma parapropinquum* Gómez, 2003. (Modificado de Gómez, 2003).

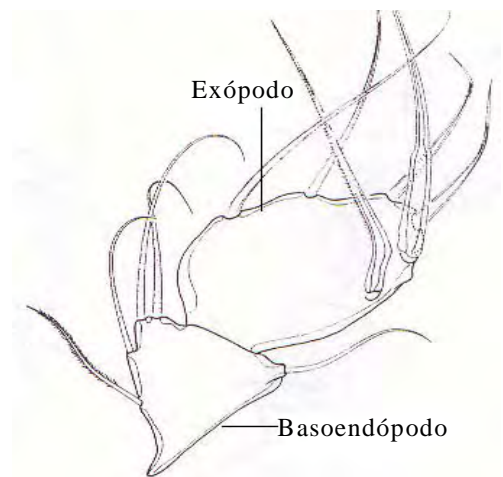


Figura 2.4. P5 de *Pseudostenhelia wellsi* Coull y Flegeer, 1977, hembra. (Modificado de Gómez, 2000).

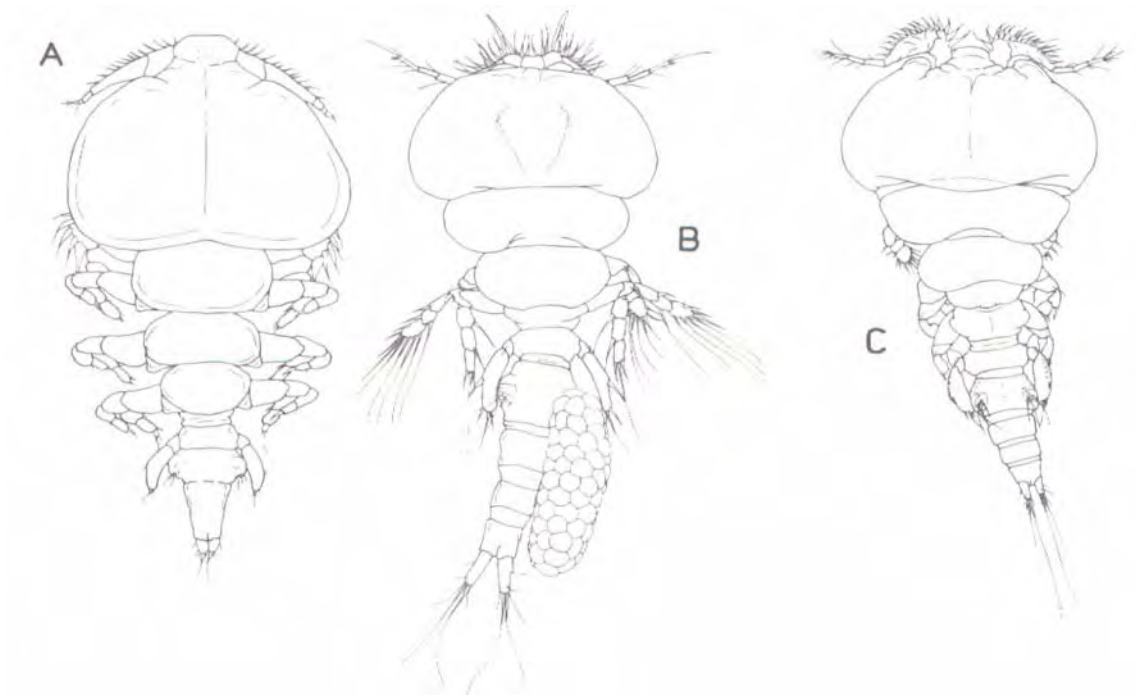


Figura 2.5. Cuerpos ciclopiformes. Hembras adultas de Bomolochidae. A, *Orbitacolax aculeatus*. B, *Unicolax ciliatus*. C, *Bomolochus exilipes*. (Modificado de Boxshall y Halsey, 2004).

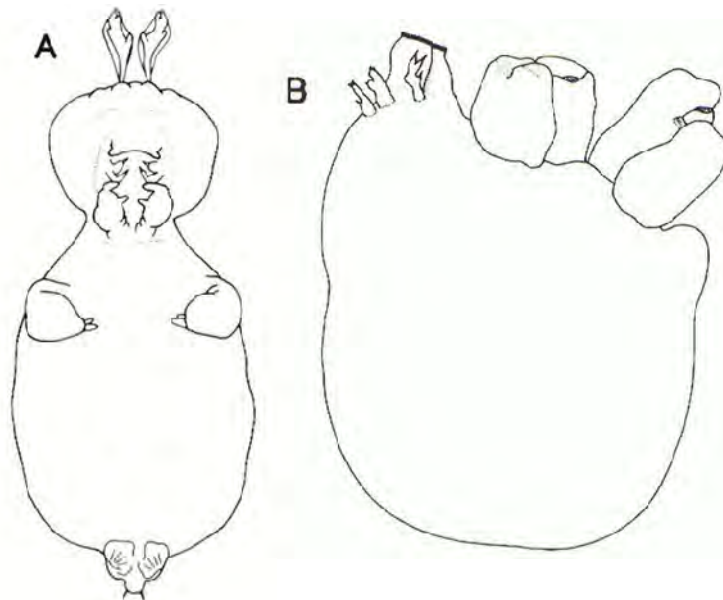


Figura 2.6. Cuerpos altamente metamórficos. A, hembra adulta de *Blias prionoti* (Chondracanthidae). B, macho de *Alella pagelli* (Lernaeopodidae). (Modificado de Boxshall y Halsey, 2004).

## Copépodos parásitos de peces

La forma del cuerpo de los copépodos parásitos de peces varía desde ciclopiforme<sup>1</sup> (usualmente de 1.0 a 2.0 mm de longitud), con pocas modificaciones en su estructura básica, (Figura 2.5) hasta cuerpos altamente metamórficos<sup>2</sup> (Figura 2.6.) y frecuentemente más grandes (normalmente de 5 a 20 mm de longitud, pero se han encontrado especies de 250 mm) (Huys y Boxshall, 1991; Boxshall, 2005).

Los copépodos usualmente viven en las branquias o piel del pez hospedero donde se fijan por medio de estructuras parecidas a ganchos y anclas ubicadas en sus extremidades. Algunos también disponen de modificaciones de la superficie ventral y extremidades que les permiten generar succión sobre la superficie del hospedero (Boxshall, 2005).

### 2.3. Materiales y método

Los copépodos parásitos preservados en alcohol al 70 % (ver sección 1.5) fueron identificados a nivel de familia, género o especie utilizando la bibliografía disponible (i.e. Kabata, 1992; Ho *et al.*, 2001; Boxshall y Halsey, 2004). Para ello se escogieron y disectaron algunos especímenes de cada taxon. Las disecciones se hicieron con la ayuda de un microscopio estereoscopio, con los copépodos colocados en una gota de ácido láctico al 85 % sobre un portaobjetos. Antes de disectar se dejó reposar a los copépodos en el ácido láctico por 2 horas aproximadamente para permitir su clarificación. Así, todas las partes corporales y apéndices de los copépodos se examinaron y dibujaron con ayuda de un microscopio compuesto (Leica) equipado con tubo de dibujo. Se usaron aumentos hasta 1000 x.

La identificación de cada taxón a nivel de especie se hizo durante una visita al laboratorio del Profesor Dr. Ju-shey Ho (experto en taxonomía de copépodos simbioses), en la Universidad del Estado de California en Long Beach (California State University, Long Beach).

Una submuestra de copépodos de cada especie fue usada para medir la longitud del cuerpo, desde el margen anterior de la placa cefálica, excluyendo las anténulas, hasta el margen posterior de las ramas caudales, excluyendo las setas. Estas mediciones fueron hechas con un micrómetro calibrado colocado dentro de un microscopio compuesto.

---

<sup>1</sup> Llamado así por su parecido al copépodo de vida libre *Cyclops* en poseer la segmentación del cuerpo bien definida, tagmosis clara y extremidades enteras (Boxshall, 2005).

<sup>2</sup> Cuerpos muy modificados que carecen de segmentación evidente y han reducido o perdido sus extremidades (Boxshall, 2005).

El nombre científico, nombre común y autor de otros peces hospederos mencionados en los resultados y discusiones fueron escritos de acuerdo a la nomenclatura dada en [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).

## 2.4. Resultados y discusiones

En total se examinaron 337 especímenes de *S. annulatus* encontrándose 1,777 copépodos parásitos pertenecientes a cinco especies, cinco géneros y cuatro familias de los órdenes Cyclopoida y Siphonostomatoida. A continuación se enlista la clasificación taxonómica adoptada de Boxshall y Halsey (2004) para estos dos órdenes.

Subclase Copepoda H. Milne-Edwards, 1830

Orden Cyclopoida Burmeister, 1834

Familia Bomolochidae Sumpf, 1871

Género *Acantholochus* Cressey, 1984

*Acantholochus zairae* Morales-Serna y Gómez, 2010

Familia Chondracanthidae Milne Edwards, 1840

Género *Pseudochondracanthus* Wilson, 1908

*Pseudochondracanthus diceraus* Wilson, 1908

Orden Siphonostomatoida Burmeister, 1835

Familia Caligidae Burmeister, 1835

Género *Caligus* Müller, 1785

*Caligus serratus* Shiino, 1965

Género *Lepeophtheirus* von Nordmann, 1832

*Lepeophtheirus simplex* Ho, Gómez y Fajer-Ávila, 2001

Familia Lernaeopodidae Milne Edwards, 1840

Género *Parabrachiella* Wilson, 1915

*Parabrachiella* sp.

La longitud patrón de los peces varió entre 7.9 y 33.5 cm ( $\bar{x} = 15.9 \text{ cm} \pm 40.4 \text{ D.E.}$ ) y el peso varió entre 23.5 y 1,653.5 g ( $\bar{x} = 254.2 \text{ g} \pm 204.8 \text{ D.E.}$ ).



#### 2.4.1. Descripción de las especies de copépodos parásitos

Orden: Cyclopoida

Familia: Bomolochidae

Género: *Acantholochus*

Especie: *Acantholochus zairae* Morales-Serna y Gómez, 2010

(Figuras 2.7-2.12)

Hospedero tipo: *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Pisces: Tetraodontidae).

Sitio de infección: Filamentos branquiales.

Localidad tipo: Santa María La Reforma (25° 10' N, 108° 20' W y 24° 50' N, 107° 55' W), Sinaloa, México.

**Hembra.** Forma del cuerpo típico de la familia (Figura 2.7 A). La longitud del cuerpo varía de 1,960 a 2,600  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 2,300 \mu\text{m}$ ,  $n = 10$ ). Área ventral del rostro con un par de ganchos (señalados en Figura 2.8A). Primer somita con patas completamente fusionado al cefalotórax, el resto de los somitas con patas separados y adelgazándose posteriormente. Prosoma más largo que el urosoma. Doble somita genital más ancho que largo. Abdomen con tres segmentos (Figura 2.7B), todos los segmentos más anchos que largos, cada segmento más estrecho hacia la parte posterior; el último segmento abdominal con dos parches de espínulas en forma de escamas sobre la superficie ventral. Ramas caudales (Figuras 2.7C y D) dos veces más largas que anchas, superficie ventral de cada rama con espínulas en forma de escamas y armada con seis setas (dos largas y cuatro cortas) en la siguiente posición: seta I ausente; seta II corta, situada en la parte central del margen externo; seta III en la esquina distal externa, un poco más larga y gruesa que la precedente; setas IV y V en el centro del margen distal, mucho más largas que las otras setas; seta VI en la esquina distal interna, parecida en tamaño a la seta II; seta VII (con base articulada) en la parte dorsal cerca de la esquina distal interna, parecida en tamaño a la seta II. Saco de huevos largo; huevos multiseriados.

Anténula con seis segmentos (Figura 2.8A); parte basal robusta, con 15 setas robustas y plumosas, la última seta mucho más larga que las otras, además de 10 setas delgadas y lisas (siete en el lado dorsal y tres en el lado ventral). Fórmula de la armadura para la parte distal cilíndrica: 3, 2 + 1 astetasco (?), y 7 + 1 astetasco.

Antena con tres segmentos (Figuras 2.8B y C); el segmento proximal es el más largo, con una seta larga y lisa cerca de su unión con el segundo segmento; el segundo segmento es el más corto, con una seta en el centro; el segmento final proyectado hacia la base del apéndice, cubierto por dentículos en la superficie ventral y con un apéndice cilíndrico largo en

la parte distal; armado distalmente con un gancho, tres garras largas y curvadas, cuatro setas lisas (dos de ellas diminutas, señaladas en Figura 2.8C), y un apéndice en forma de peine.

Mandíbula (Figuras 2.8D y E) con la punta compuesta por dos hojas de diferente tamaño, con uno de sus márgenes en forma de sierra.

Maxílula (Figura 2.8F) con una seta muy larga, tres setas más cortas de casi igual tamaño y una seta diminuta.

Paragnato (Figura 2.8G), apéndice con punta lobulada y con sus márgenes en forma de sierra.

Maxila (Figura 2.8H) con dos segmentos; primer segmento grande, sin armadura; segmento distal robusto, terminando con una garra fuerte.

Maxilípedo con tres segmentos (Figura 2.8I); el primer segmento es el más grande, con dos setas lisas de diferente tamaño; el segmento del centro es el más pequeño, lleva una seta corta; el segmento final es una garra sigmoidea sin gancho auxiliar, con una seta corta y lisa en su región proximal.

Patas 1 a 4 con dos ramas, cada rama con tres segmentos.

Pata 1 (Figura 2.9A). Placa intercoxal parcialmente cubierta por espínulas. Sin una división clara entre la coxa y la basis. Coxa con un parche de sétulas en la esquina externa y una seta interna. Base con dos parches de espínulas en la superficie anterior, una seta externa (señalada en Figura 2.9A) y llevando sétulas en su margen externo. Exópodo con segmentación oscura; espinas externas bordeadas con espínulas en su margen externo; primer segmento con una espina externa; segundo segmento armado con una espina externa y una seta interna, plumosa; tercer segmento con tres espinas externas y cinco setas plumosas en su borde terminal-interno. Endópodo ancho, los tres segmentos ornamentados con sétulas largas en su esquina distal externa; primer y segundo segmento con una seta plumosa; tercer segmento con una espina corta y cinco setas en su margen terminal.

Pata 2 (Figura 2.9B). Placa intercoxal sin ornamentación. Coxa con un parche de espínulas en su esquina distal externa y una seta plumosa interna (lobulada en la base). Base con una seta dorsal, larga y lisa. Exópodo armado con espinas externas largas, flageladas, las cuales están bordeadas con espínulas en su margen externo; el primer segmento es el más grande, lobulado, parcialmente cubierto por espínulas y con una espina en su esquina distal externa; el segundo segmento es el más corto, con una espina externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con cuatro espinas externas-terminales y cuatro setas terminales-internas (ornamentadas con sétulas diminutas). Los tres segmentos del endópodo con sétulas largas en su margen externo; primer y segundo segmentos con una seta plumosa interna,

parecida a la seta de la coxa, con base lobulada; tercer segmento con dos espinas terminales y tres setas plumosas terminales internas.

Pata 3 (Figura 2.9C). Placa intercoxal parcialmente cubierta por espínulas. Coxa con un parche de espínulas en su esquina distal externa y una seta plumosa interna. Basis con una seta dorsal, corta y lisa. Exópodo como en pata 2, excepto por el tercer segmento que lleva sólo tres espinas. Los tres segmentos del endópodo con sétulas largas en su margen externo; primer segmento con una seta plumosa interna; segundo segmento con dos setas plumosas internas y una fila de espínulas en su esquina distal externa; tercer segmento con dos espinas y dos setas plumosas terminales.

Pata 4 (2.10A). Placa intercoxal parcialmente cubierta por espínulas. Coxa sin armadura. Basis con una seta dorsal lisa. Exópodo como en pata 2, excepto por el tercer segmento que lleva tres espinas terminales externas y tres setas terminales internas. Los tres segmentos del endópodo parcialmente cubiertos por espínulas; primer y segundo segmentos con una seta interna; tercer segmento con una espina larga (parecida a las espinas descritas para el exópodo de la pata 2) y dos setas.

Pata 5 con dos segmentos (2.9D). Segmento proximal corto, armado con una seta dorsal. Segmento distal aproximadamente dos veces tan largo como ancho, con cuatro elementos y ornamentado con un parche de espínulas en el tercio distal.

Pata 6 (Figura 2.7E) representada por tres setas largas localizadas en la parte donde nace el saco de huevos.

Armadura de las ramas de las patas 1 a 4 como sigue:

	Coxa	Basis	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-1	1-0	I-0; I-1; III, 5	0-1; 0-1; I, 5
Pata 2	0-1	1-0	I-0; I-1; II, II, 4	0-1; 0-1; II, 3
Pata 3	0-1	1-0	I-0; I-1; II, I, 4	0-1; 0-2; II, 2
Pata 4	0-0	1-0	I-0; I-1; II, I, 3	0-1; 0-1; I, 2

**Macho.** Forma del cuerpo como en la Figura 2.10B, adelgazándose hacia la parte posterior. La longitud del cuerpo varía de 1,000 a 1,100  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 1,050 \mu\text{m}$ ,  $n = 3$ ), excluyendo las setas en las ramas caudales. Cefalotórax tan largo como ancho. Primer segmento con patas completamente fusionado al cefalosoma; los segmentos que llevan del segundo al cuarto par de patas están separados. Urosoma más corto que el prosoma. Segmento

genital más largo que ancho. Abdomen con dos segmentos; ambos segmentos más largos que anchos; superficie ventral del segmento anal con un patrón espinular como se muestra en la Figura 2.10E. Ramas caudales (Figuras 2.10C y D) casi 2.5 veces tan largas como anchas, con una fila de espínulas en la superficie ventral (Figura 2.10E). Anténula (Figura 2.11A) con seis segmentos, con la parte basal robusta pero sin una segmentación clara. La parte basal armada con 24 setas, la última seta mucho más larga que las restantes. Fórmula de la armadura para la parte distal cilíndrica: 4, 3, y 7 + 1 astetasco.

Antena (Figuras 2.11B-D) como en la hembra, excepto por el último segmento que comparativamente es más grande, este último con un gancho, tres garras largas y curvadas, tres setas lisas (una de ellas diminuta), y un apéndice en forma de peine.

Mandíbula (Figura 2.11E) como en la hembra, excepto por las hojas más separadas.

Maxílula (Figura 2.11F) representada por un segmento pequeño con una seta pequeña y lisa.

Maxila (Figura 2.11G) como en la hembra

Maxilípodo (Figura 2.11H) con 4 segmentos; segmento proximal con una seta central; segundo segmento casi tal largo como el último segmento, con un parche grande de denticúlos en la superficie media y dos setas diminutas; el tercer segmento es el más pequeño y sin armadura; el segmento terminal es el más grande, con forma de garra y con dos setas pequeñas en su región basal y una fila de dientes en su margen medio.

Pata 1 (Figura 2.12A). Placa intercoxal con dos parches de espínulas corpulentas. Coxa armada con un parche de espínulas en su esquina distal externa y una seta plumosa interna. Basis con dos parches de espínulas, una seta plumosa externa y una espina interna bordeada con espínulas en ambos márgenes. Exópodo con dos segmentos; primer segmento con espínulas a lo largo de la orilla ventrolateral, sétulas en el borde interno y una espina en la esquina distal externa; segundo segmento con cuatro espinas terminales externas y cuatro setas terminales-internas. Espinas del exópodo flageladas y bordeadas con espínulas en ambos márgenes, excepto por la espina más terminal relativamente más larga, flagelada, bordeada con espínulas delgadas y largas en el margen interno y espínulas cortas en el margen externo. Espínulas diminutas en la base de las tres espinas cortas del segundo segmento. Endópodo con dos segmentos; primer segmento con sétulas a lo largo de la orilla externa, espínulas en la esquina distal externa y una seta plumosa interna; segundo segmento con vellos a lo largo de la orilla externa, espínulas en la esquina distal externa, una espina terminal y seis setas terminales internas.

Pata 2 (Figura 2.12B). Placa intercoxal con dos parches de espínulas corpulentas. Coxa con filas de espínulas diminutas en la superficie antero-ventral, una fila de espínulas en la esquina distal externa y una seta plumosa interna. Basis con una seta dorsal lisa. Exópodo con tres segmentos; primer segmento alargado ligeramente; con espínulas a lo largo de la orilla externa, sétulas en el margen interno y una espina en la esquina distal externa; segundo segmento con una espina externa y una seta interna; tercer segmento con tres espinas terminales externas y cuatro setas terminales-internas. Espinas del exópodo como en pata 1. Endópodo como en pata 1, excepto por el segundo segmento con dos espinas terminales bordeadas con espínulas diminutas y cuatro setas terminales internas.

Pata 3 (Figura 2.12C) parecida a la pata 2; excepto por la coxa solamente con una seta plumosa interna, basis con una seta plumosa dorsal y una fila de espínulas cerca de la esquina proximal interna, y segundo segmento del endópodo armado con dos espinas y dos setas terminales.

Pata 4 (Figura 2.12D). Placa intercoxal con dos parches de espínulas corpulentas. Coxa sin armadura. Basis con una seta plumosa dorsal. Exópodo con dos segmentos; primer segmento con espínulas en la mitad posterior del margen externo, sétulas cerca de la esquina distal interna y una espina en la esquina distal externa; segundo segmento con tres espinas terminales externas y cuatro setas terminales internas. Espinas del exópodo como en las patas anteriores. Endópodo con dos segmentos; primer segmento con sétulas a lo largo de la orilla externa y una seta plumosa interna; segundo segmento con setulas a lo largo de la orilla externa, dos espinas y una seta terminales. Espinas del endópodo con morfología diferente; una es corta, bordeada en ambos lados con espínulas; la otra es relativamente más larga, bordeada con espínulas sólo en su margen externo.

Pata 5 (Figura 2.11I) con dos segmentos. Segmento proximal armado con una seta plumosa distal. El siguiente segmento con una fila de espínulas y dos setas largas en la punta.

Pata 6 no vista.

Armadura de las ramas de las patas 1 a 4 como sigue:

	Coxa	Basis	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-1	1-I	I-0; IV, 4	0-1; I, 6
Pata 2	0-1	1-0	I-0; I-1; I, II, 4	0-1; II, 4
Pata 3	0-1	1-0	I-0; I, 0; II, I, 4	0-1; II, 2
Pata 4	0-0	1-0	I-0; II, I, 4	0-1; II, 1

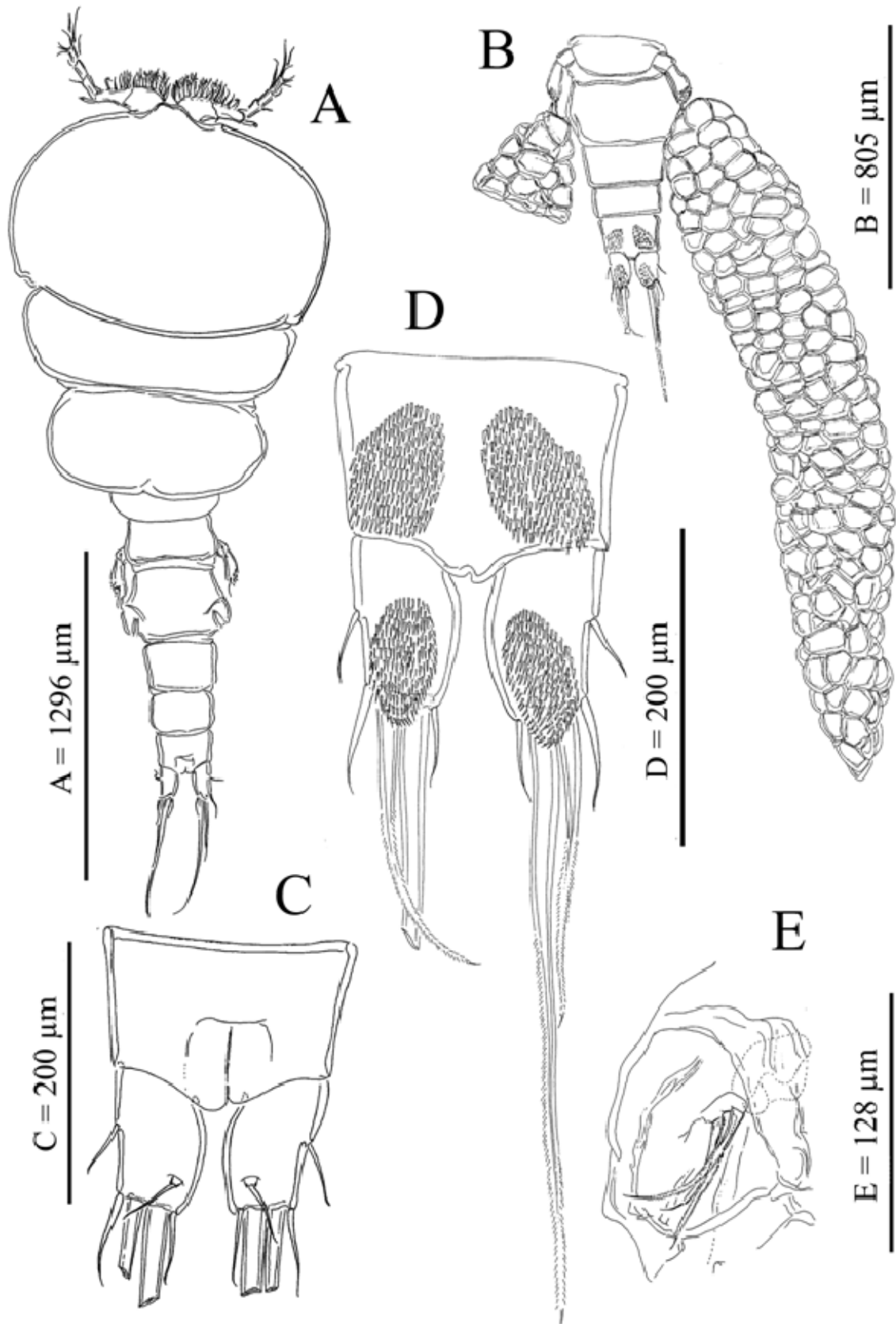


Figura 2.7. *Acantholochus zairae* sp. n., hembra. A, cuerpo, dorsal; B, urosoma, ventral; C, segmento anal, dorsal; D, segmento anal y ramas caudales, ventral; E, pata 6.

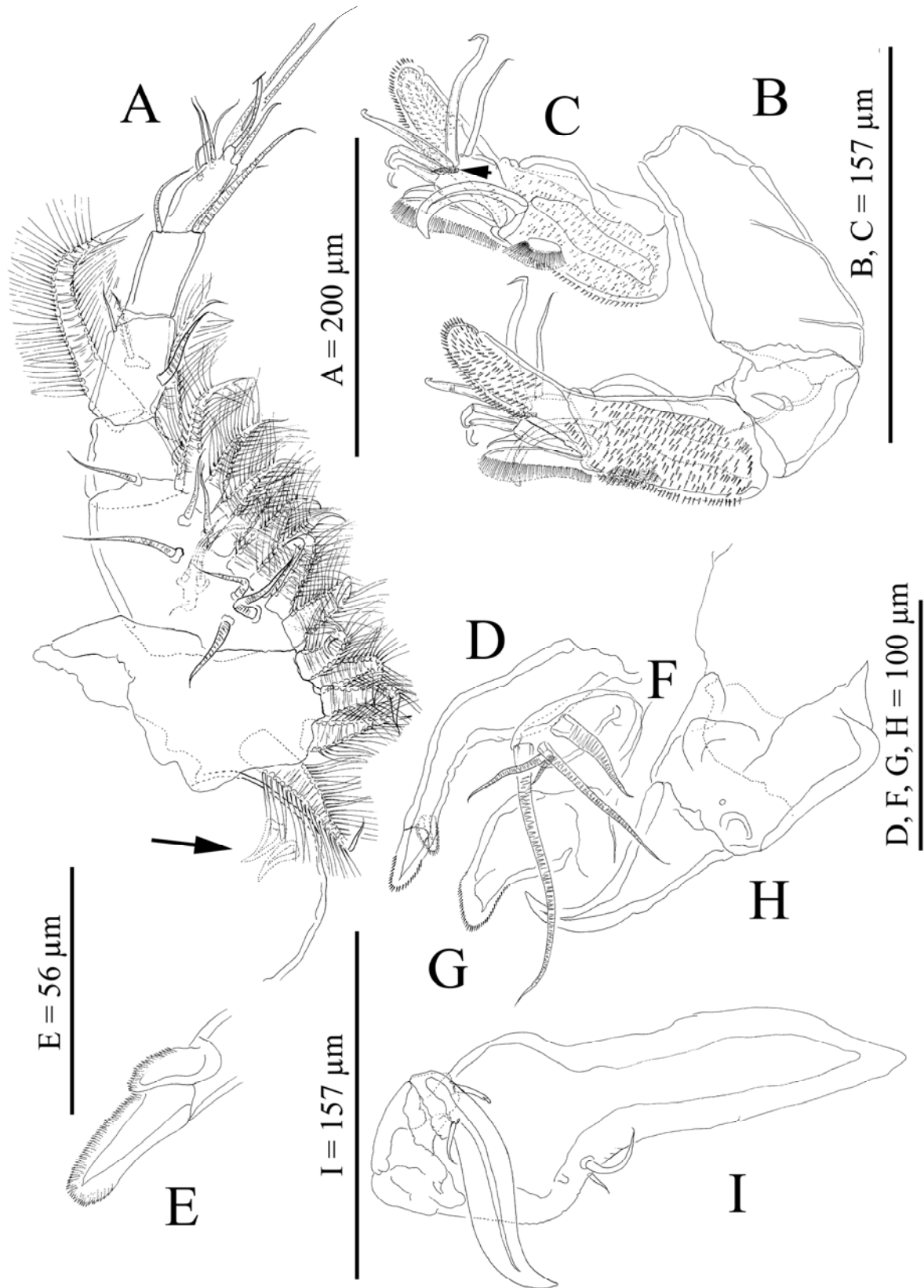


Figura 2.8. *Acantholochus zairae* sp. n., hembra. A, anténula (la flecha señala los ganchos del rostro); B, antena, posteroventral; C, segmento distal de la antena, anterodorsal (la flecha señala la seta diminuta); D, mandíbula; E, hojas de la mandíbula; F, maxílula; G, paragnate; H, maxila; I, maxilípedo, ventral.

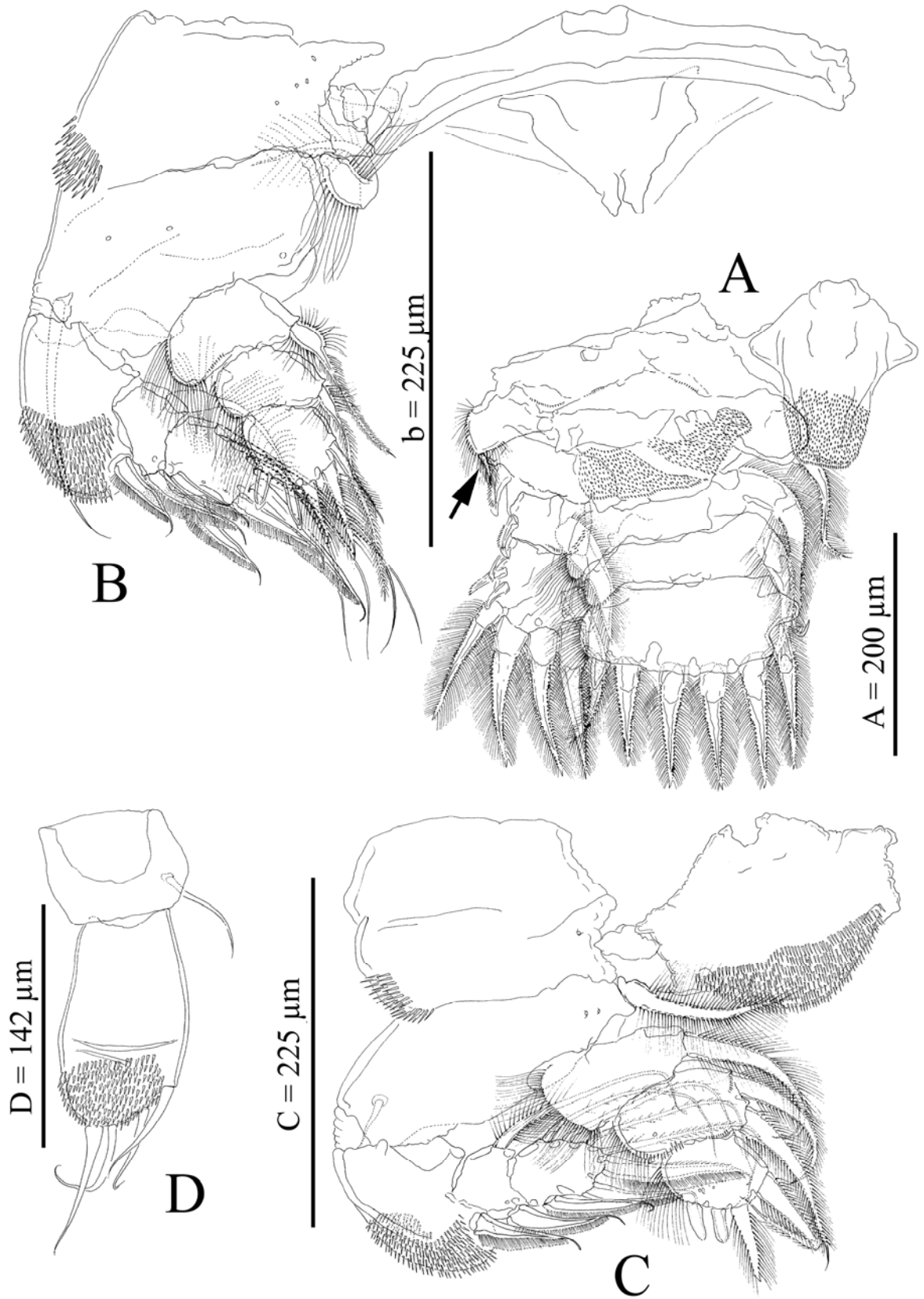


Figura 2.9. *Acantholochus zairae* sp. n., hembra. A, pata 1 (la flecha señala la seta externa de la basis); B, pata 2; C, pata 3; D, pata 5.



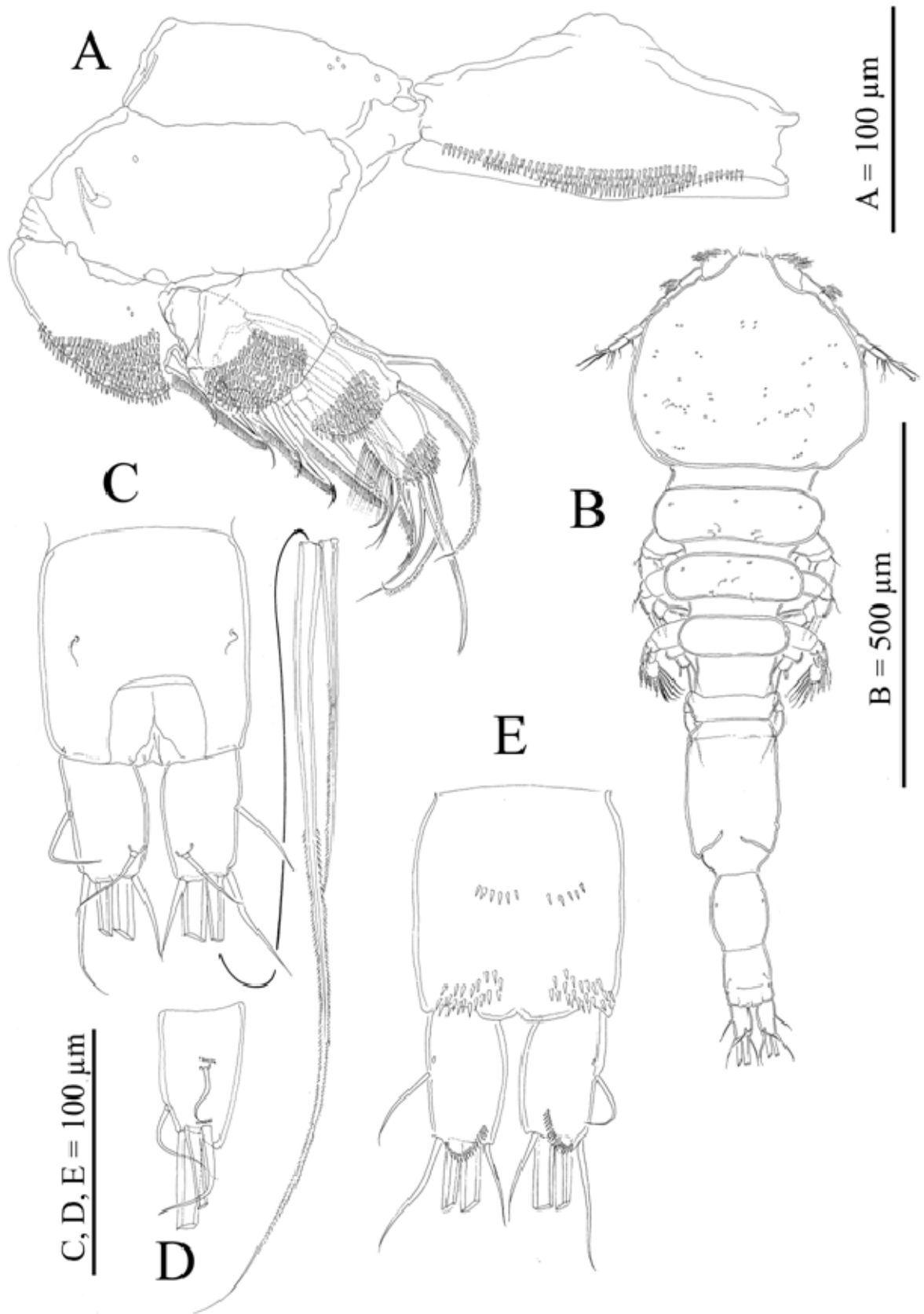


Figura 2.10. *Acantholochus zairae* sp. n. Hembra: A, pata 4. Macho: B, cuerpo, dorsal; C, segmento anal y ramas caudales, dorsal; D, rama caudal, lateral; E, segmento anal y ramas caudales, ventral.

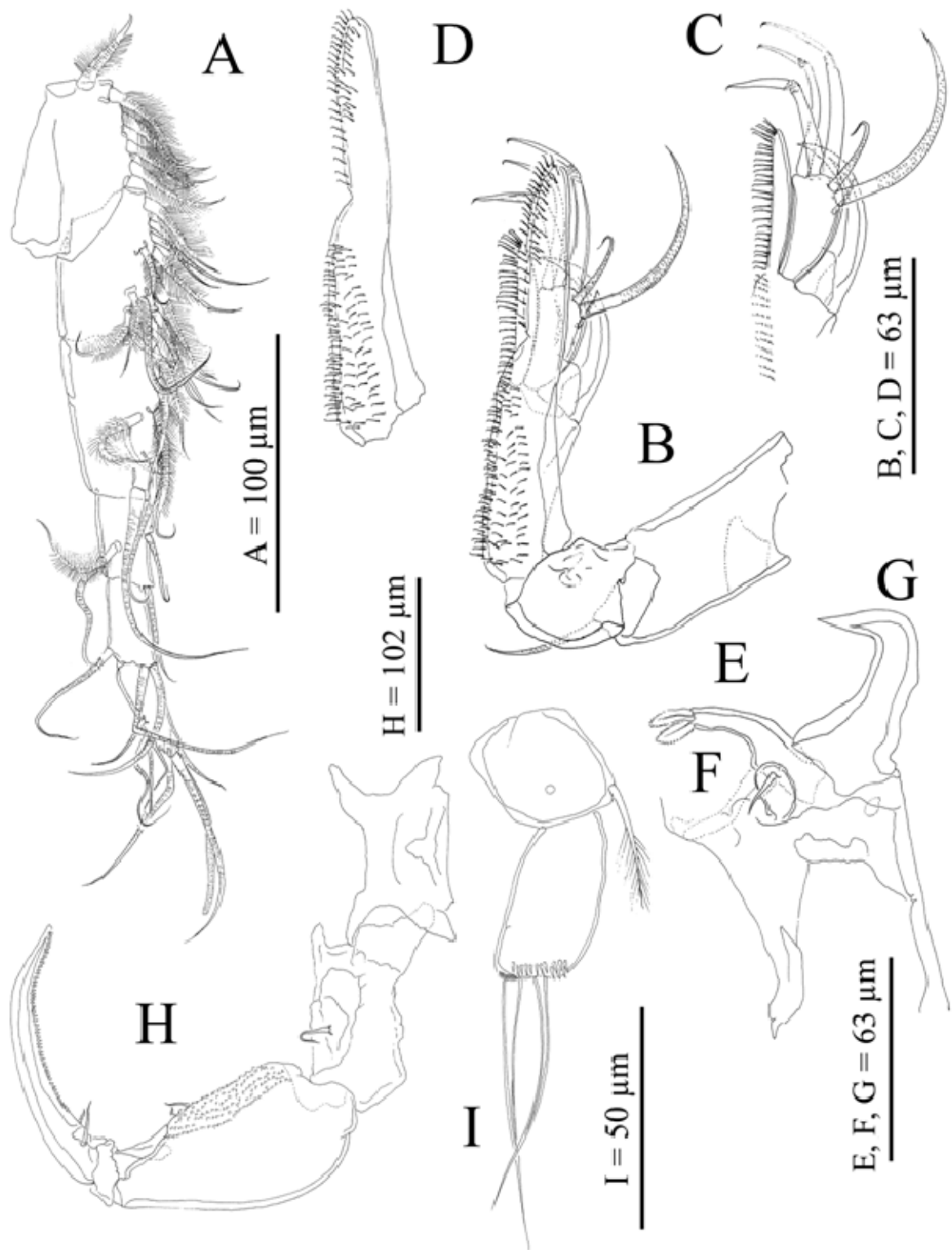


Figura 2.11. *Acantholochus zairae* sp. n., macho. A, anténula; B, antena, posteroventral; C, segmento distal de la antena, posteroventral; D, punta de la antena, anterodorsal; E, mandíbula; F, maxílula; G, maxila; H, maxilípido; I, pata 5.

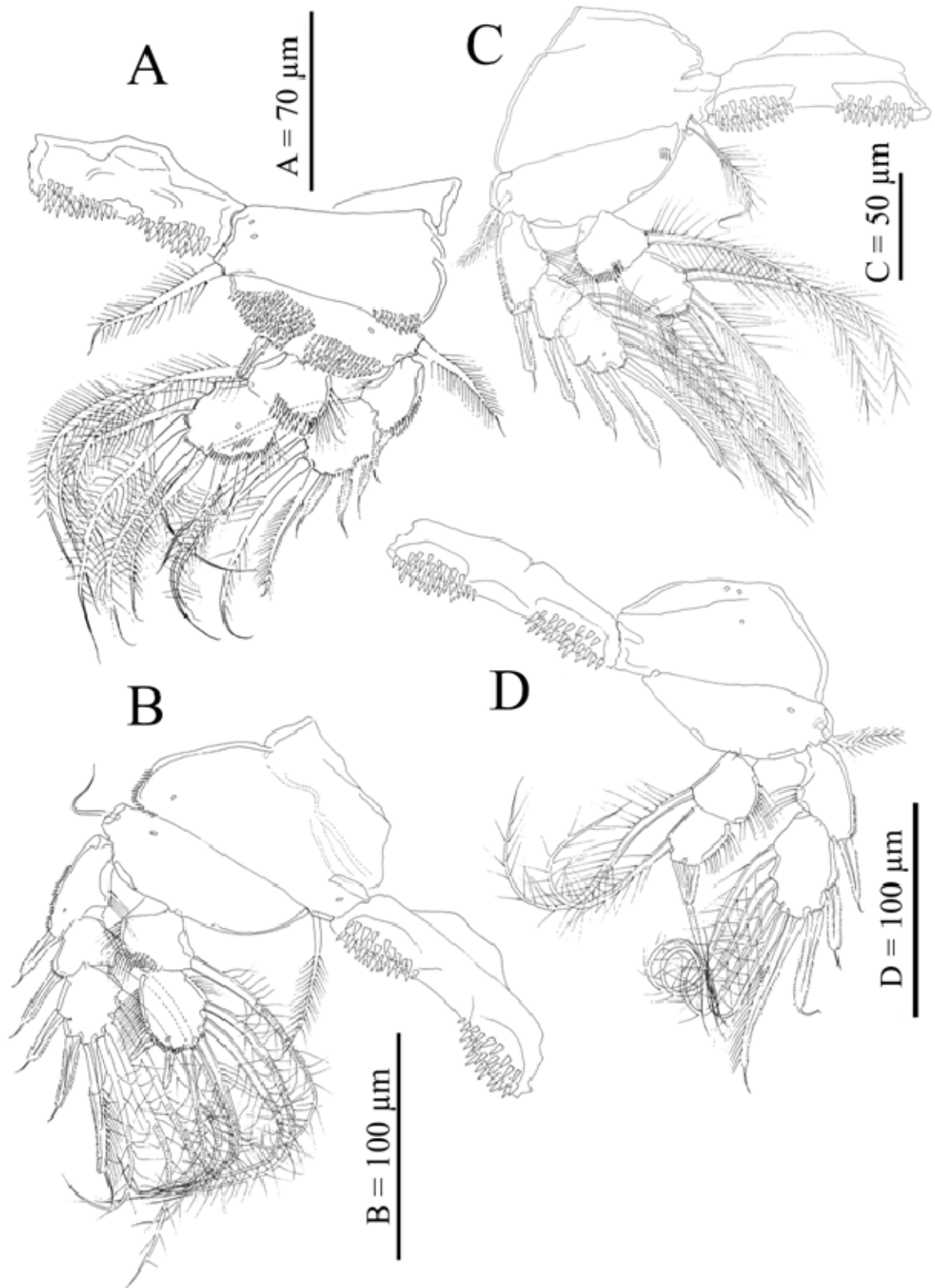


Figura 2.12. *Acantholochus zairae* sp. n., macho. A, pata 1; B, pata 2; C, pata 3; D, pata 4.

## Discusión

Al tratar de identificar la especie de Bomolochidae aquí descrita se observó que sus características morfológicas se aproximaban tanto al género *Hamaticolax* Ho y Lin, 2006 como al género *Acantholochus*. La diagnosis de Ho y Lin (2006) para la hembra de *Hamaticolax* es: cuerpo típico de la familia; primer segmento con patas incorporado al cefalotórax; abdomen trisegmentado; rama caudal con seis setas (dos más largas que las otras); rostro con un par de ganchos; anténula de cinco, seis ó siete segmentos sin seta modificada en la región basal, y sin que la unión de los márgenes anteriores de los primeros dos segmentos formen un ángulo recto; antena y apéndices orales típicos de la familia; patas 1 a 4 con dos ramas trisegmentadas; segundo segmento del endópodo de las patas 2 y 3 con dos setas. La diagnosis de Cressey (1984) para la hembra de *Acantholochus* es: cuerpo típico de la familia; segmentos torácicos llevando las patas 2 a 5 libres; abdomen trisegmentado; ramas caudales con cuatro setas menores y dos apicales mayores; rostro con ganchos; anténula de cinco a siete segmentos, primer segmento sin seta modificada; apéndice accesorio de la garra del maxilípodo reducido o ausente; patas 1 a 4 birrameas; segundo segmento del endópodo de las patas 2 y 3 con dos setas; segundo segmento del endópodo de la pata 4 con una seta; espinas externas del exópodo de la pata 3 largas y esclerotizadas; endópodo de la pata 4 mucho más largo que el exópodo.

Después de revisar las descripciones disponibles de todas las especies de *Hamaticolax* y *Acantholochus*, no se encontró un carácter que permitiera separar esos dos géneros. Ante esta situación y la necesidad de acomodar a la especie en cuestión, se optó por redefinir cada género y elaborar claves taxonómicas para la identificación de sus especies. Los resultados de ese trabajo ya fueron publicados (ver Morales-Serna y Gómez, 2010). Con base en ello, se encontró que el bomolóquido aquí descrito pertenece al género *Acantholochus* y que se trataba de una especie nueva, pues sus características taxonómicas no coincidieron con ninguna de las ocho especies de *Acantholochus* registradas previamente (Tabla 2.1).

Las hembras de *A. zairae* pueden ser distinguidas de las otras ocho especies de *Acantholochus* por a) la posesión de una seta (en lugar de dos) en el segundo segmento del endópodo de la pata 2; b) el segmento distal del exópodo de la pata 4 con seis elementos (en lugar de ocho); c) la maxílula con setas lisas (en lugar de plumosas); d) la garra grande y fuerte de la maxila (la cual está armada con dos espinas desafiladas distales ó dos apéndices en forma de hoz en las ocho especies conocidas); e) la seta pequeña y lisa (en lugar de larga y plumosa) del maxilípodo; y por f) el segmento distal del endópodo de la pata 4 no tan alargado como en las otras especies (excepto por *A. australiensis*). La morfología de las

espinas del exópodo de las patas 2 a 4 es peculiar puesto que están bordeadas con espinulas largas en su margen externo, en otras especies esa ornamentación es más pequeña. Además, la anténula con seis segmentos es otra característica para separar la especie nueva de *A. asperatus* (con siete segmentos), *A. crevalleus* (con cinco segmentos), *A. divaricatus* (con cinco segmentos), *A. nasus* (con siete segmentos) y *A. nudiusculus* (con cinco segmentos).

Tabla 2.1. Especies pertenecientes al género *Acantholochus*.

Especie	Hospedero	Distribución
<i>A. albidus</i> (Wilson, 1932)	<i>Lophius piscatorius</i> Linnaeus, 1785	Massachusetts
<i>A. asperatus</i> (Cressey y Cressey, 1980)	<i>Scomberomorus cavalla</i> (Cuvier, 1829)	Oeste del Atlántico tropical (Cuba, Georgia, Florida, Texas, Trinidad y Brasil)
<i>A. australiensis</i> (Byrnes, 1986)	<i>Acanthopagrus australis</i> (Günther, 1859)	Queensland, Australia
	<i>Acanthopagrus berda</i> (Forsskål, 1775)	Queensland, Australia
<i>A. crevalleus</i> (Cressey, 1981)	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Florida
<i>A. divaricatus</i> (Cressey y Cressey, 1980)	<i>Scomberomorus brasiliensis</i> Collette, Russo y Zavala-Camín, 1978	Brasil, Argentina y el Atlántico de Colombia y Panamá
	<i>Scomberomorus maculatus</i> (Mitchill, 1815)	Atlántico de Estados Unidos y Panamá, Surinam
	<i>Scomberomorus regalis</i> (Bloch, 1793)	Florida, Cuba, Haití, Puerto Rico, Atlántico de Colombia, Venezuela y Surinam.
<i>A. nasus</i> Cressey, 1984	<i>Anisotremus interruptus</i> (Gill, 1862)	Pacífico de Panamá
	<i>Anisotremus davidsoni</i> (Steindachner, 1876)	Pacífico de México
	<i>Anisotremus dovii</i> (Günther, 1864)	Pacífico de Colombia
	<i>Orthopristis reddingi</i> Jordan y Richardson, 1895	Baja California
<i>A. nudiusculus</i> (Cressey y Cressey, 1980)	<i>Scomberomorus sierra</i> Jordan y Starks, 1895	Buenaventura Colombia, Baja California y Sonora (México), y Perú
	<i>Scomberomorus concolor</i> Lockington, 1879	Baja California y Sonora, México
<i>A. venustus</i> (Kabata, 1971)	<i>Scorpaenichthys marmoratus</i> Gilbert, 1854	Columbia Británica
	<i>Sebates courinus</i> Richardson, 1844	Columbia Británica
<i>A. zairae</i>	<i>Sphoeroides annulatus</i> Jenyns, 1842	Pacífico de México (Sinaloa)

Nota: La información contenida en esta tabla fue compilada de las siguientes referencias: Byrnes (1986), Cressey y Cressey (1980), Cressey (1981), Cressey (1984), Ho y Lin (2006) y Kabata (1971).

*Acantholochus zairae* es la tercera especie de *Acantholochus* registrada para el Pacífico mexicano, ya que hasta antes de este estudio sólo se conocía para esta región a *A. nasus* y *A. nudiusculus* (Tabla 2.1). Esto representa una contribución para el conocimiento de los copépodos parásitos de *S. annulatus* y una muestra de las numerosas especies que aún faltan por descubrir si se decide explorar en otras especies de hospederos.

No se tiene conocimiento de alguna especie de Bomolochidae que esté impactando a la acuicultura. De hecho, los bomolóquidos no son reconocidos como parásitos muy exitosos (Kabata, 1992), y su permanencia en el hospedero se debe a la superficie ventral de su cefalotórax que ha sido modificada para que actúe como una ventosa (Kabata, 1992). Con base en ello, y su poca abundancia en el medio natural (ver capítulo 3), es probable que las infestaciones de *A. zairae* en el cultivo de *S. annulatus* no causen daños directos que llamen la atención; sin embargo, podría haber daños indirectos como las infecciones secundarias de bacterias y virus patógenos (e.g. Nylund *et al.*, 1993) dada la erosión de los filamentos branquiales por la acción de los apéndices prensiles (antena, maxila y maxilípodo), y por las actividades de alimentación de *A. zairae*.

Familia: Chondracanthidae

Género: *Pseudochondracanthus*

Especie: *Pseudochondracanthus diceraus* Wilson, 1908

(Figuras 2.13 y 2.14)

Hospedero: *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae).

Sitio de infección: Filamentos branquiales.

Localidad: Santa María La Reforma, Sinaloa, México.

Hospedero tipo: *Sphoeroides maculatus* (Bloch y Schneider, 1801).

Sitio de infección: Branquias.

Localidad tipo: Woods Hole, Massachusetts.

Sinonimia: *Pseudochondracanthus elongatus* Pearse, 1952.

Zona de distribución conocida: Woods Hole, Massachusetts (Wilson, 1908); La Jolla, California (Wilson, 1908); Golfo de México (Bere, 1936); Beaufort, Carolina del Norte (Pearse, 1947); Florida (Ho, 1970); y Sinaloa, México (estudio presente).

La diagnosis para la hembra y el macho de esta especie coincide con aquella dada por Ho (1970). **Hembra**, forma del cuerpo como en las Figuras 2.13A y B, cuya longitud varía de 1,920 a 3,700  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x}$  = 3,117.1  $\mu\text{m}$ , n = 10). Cabeza con un par de apéndices cefálicos (Figura 2.13C), uno a cada lado de las esquinas anteriores, dando un aspecto como de

“orejas”, y con una zona marcada como caparazón en la superficie dorsal. Hacia la parte posterior de la cabeza, en la superficie ventral, sobresalen las partes de la boca (Figura 2.13B); sigue el cuello, la zona más estrecha entre la cabeza y el tronco, donde se localiza el primer par de patas; el tronco es alargado y cilíndrico cubierto por aparentes escamas, y llevando un par de apéndices cortos cada uno situado en las esquinas posteriores; las patas restantes están totalmente fusionadas al tronco. Segmento genital más ancho que largo (Figura 2.13D), con los sacos de huevo en posición dorsolateral. El abdomen y rama caudal (Figuras 2.13D y E) fusionados, formando un segmento pequeño que cuenta con una seta en la superficie ventral y finaliza con proyecciones en forma de espinas dirigidas hacia la parte interna.

Anténula (Figura 2.13F) corta y muy ancha, terminando en una punta pequeña con siete sétulas.

Antena en forma de gancho (señalada en Figura 2.13C), aparentemente fuerte.

Labrum (Figura 2.14A) de forma usual, con dos parches de espínulas en su margen posterior.

Madíbula (Figura 2.14B) con dos segmentos; segmento basal corto; segundo segmento largo y curvado, en forma de hoz, con dentículos sobre ambos márgenes.

Paragnato (Figura 2.14C), lóbulo pequeño con espínulas finas.

Maxílula (Figura 2.14D); segmento pequeño en cuya parte final aparecen dos puntas.

Maxila (Figura 2.14E) con dos segmentos; segmento basal un poco más largo que el segundo y mucho más ancho; segmento final en forma de hoz, con dentículos en ambos márgenes, y dos setas en su parte basal, una de ellas en forma de espina corpulenta, y la otra delgada y pequeña.

Maxilípedo robusto (Figura 2.14F) con tres segmentos; primer segmento más corpulento; segundo segmento también corpulento cubierto parcialmente por espínulas en forma de escamas; segmento distal relativamente más pequeño en forma de garra.

Pata 1 (Figura 2.14G); segmento finalizado con dos lóbulos, cubierto con finas espínulas, llevando una seta externa y otra más pequeña en la punta del exópodo.

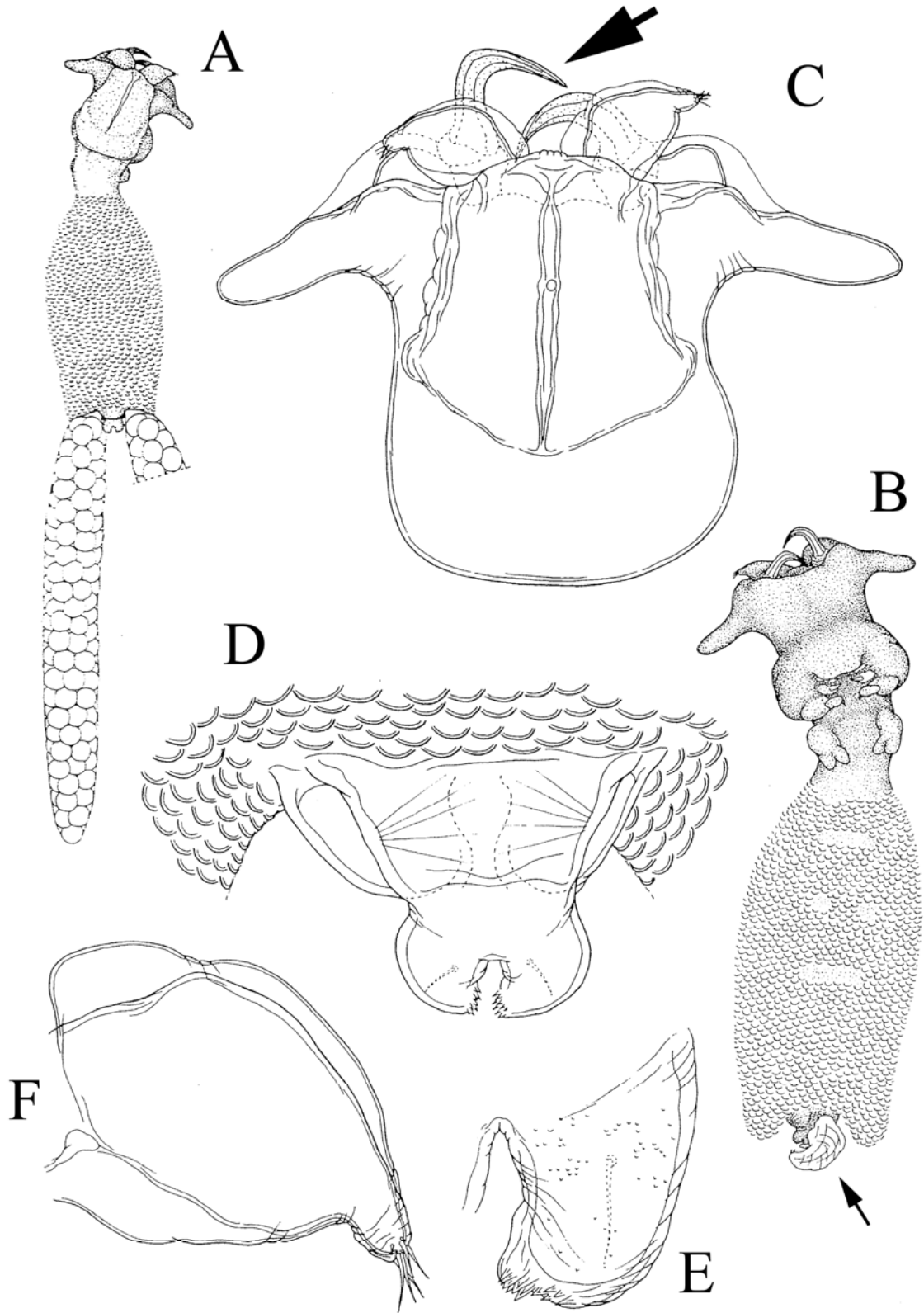


Figura 2.13. *Pseudochondracanthus diceraus*, hembra. A, cuerpo, dorsal; B, cuerpo, ventral [la flecha señala un individuo macho adherido al segmento genital]; C, cabeza, dorsal [la flecha señala la antena]; D, extremo posterior del cuerpo, dorsal; E, rama caudal, dorsal; F, anténula. (Modificado de Ho, 1970).



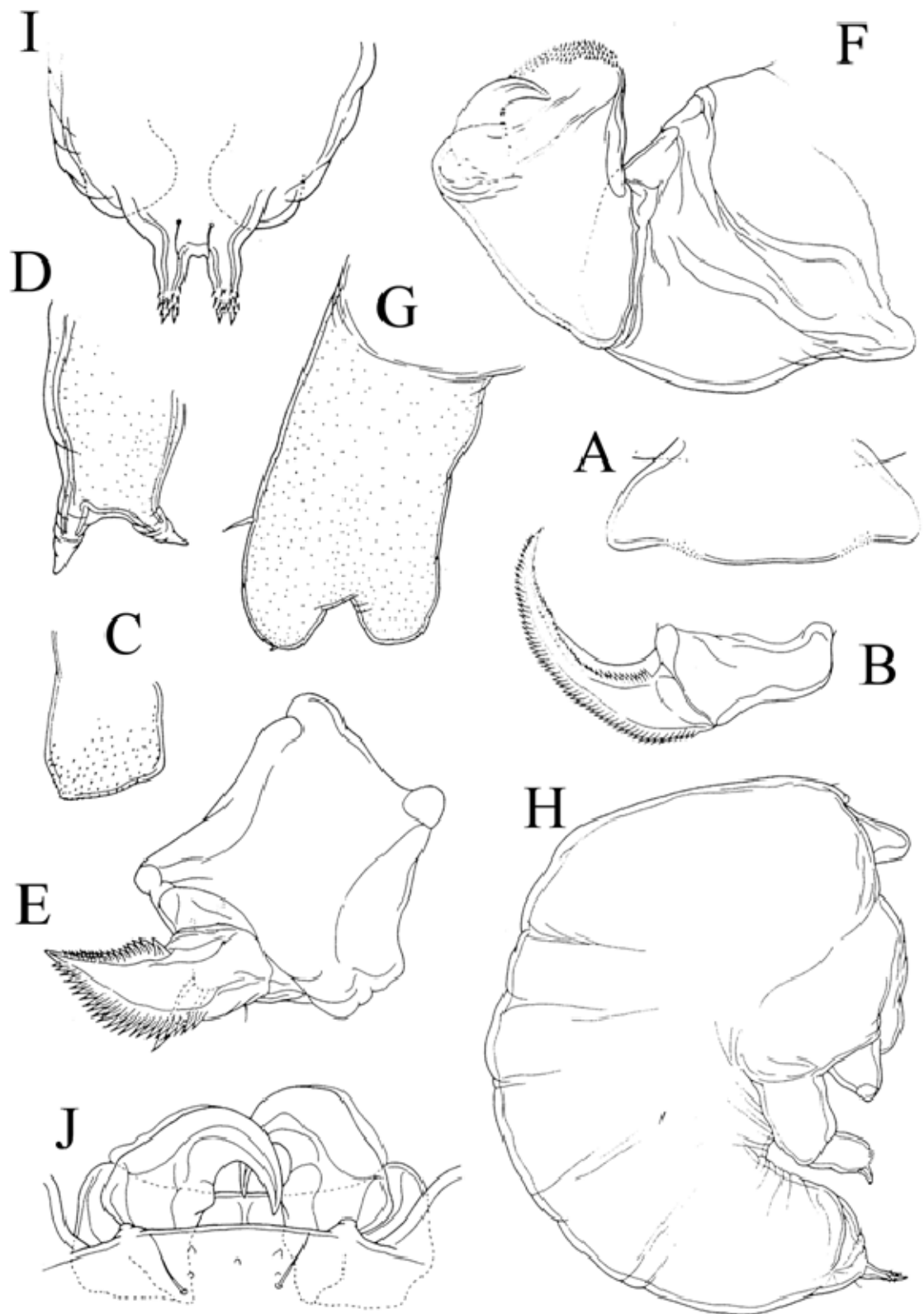


Figura 2.14. *Pseudochondracanthus diceraus*. Hembra: A, labrum, ventral; B, mandíbula, dorsal; C, paragnate; D, maxílula, anterior; E, maxila, posterior; F, maxilípido, posterior; G, pata 1, posterior. Macho: H, cuerpo, lateral; I, extremo posterior del cuerpo, dorsal; J, área del rostrum y antenas, dorsal. (Modificado de Ho, 1970).

**Macho.** Cuerpo pequeño y robusto (Figura 2.14H). Urosoma ventralmente curvado, con el segmento genital, abdomen y ramas caudales fusionadas completamente (Figura 2.14I). Rama caudal (Figura 2.14I), con forma cilíndrica y la punta bifurcada, cubierta con proyecciones en forma de espinas como en la hembra. Área del rostro (Figura 2.14J) con dos protuberancias y dos sétulas. Antena (Figura 2.14J) en forma de gancho. Patas ausentes.

## Discusión

*Pseudochondracanthus diceraus* se distribuye tanto en el Atlántico como en el Pacífico. Para el Atlántico los registros provienen de especímenes encontrados en las branquias de *Lagocephalus laevigatus* (Linnaeus, 1766) (smooth puffer) y *Sphoeroides nephelus* (Goode y Bean, 1882) (southern puffer) capturados en las costas de Florida (Bere, 1936); *Sphoeroides maculatus* (northern puffer) de Beaufort, Carolina del Norte (Pearse, 1947), Woods Hole, Massachusetts (Wilson, 1908) y Florida (Bere, 1936); *S. spengleri* (Bloch, 1785) (bandtail puffer) desde Carolina del Norte hasta Florida; y *S. tricocephalus* (Cope, 1870) (pygmy puffer) (ver Ho, 1970). Para la región del Pacífico, el registro de *P. diceraus* proviene de las branquias de *S. maculatus* capturados en La Jolla, California (Wilson, 1908); por lo tanto, el registro que se presenta en este trabajo es para una nueva especie de hospedero (*S. annulatus*), y ampliación de la zona de distribución geográfica de *P. diceraus*; además, se infiere una alta especificidad del hospedero y del sitio de infección, ya que *P. diceraus* se adhiere a las branquias de especies de peces pertenecientes a la familia Tetraodontidae y en particular del género *Sphoeroides*.

Existen otras tres especies de *Pseudochondracanthus* (Tabla 2.2) que también infectan las branquias de sus peces hospederos. De esas, *P. chilomycteri* (Thomson, 1889) además habita en la boca del pez (Ho, 1975). De acuerdo con Ho (1970), *P. diceraus* puede ser separada de las otras especies de *Pseudochondracanthus* por las estructuras que cubren su cuerpo y que le dan una apariencia escamosa. Cabe mencionar que al hablar de condracántidos generalmente se hace referencia sólo a las hembras, los machos muchas veces no son hallados.

*Pseudochondracanthus diceraus* parece estar bien adaptada al parasitismo, las hembras han desarrollado cuerpos grandes, capaces de permanecer fijamente en las branquias de su hospedero gracias a su par de antenas que actúan como una grapa. Este mecanismo de sujeción junto con las actividades de alimentación es perjudicial para *S. annulatus*. Atrofia, necrosis e hiperplasia del epitelio lamelar y fusión de las lamelas secundarias, son algunos de los efectos que Guzmán y Zárte (2008) observaron en *S. annulatus* infectados

experimentalmente con *P. diceraus*. Si a esto se agrega que *P. diceraus* es una de las especies de copépodos parásitos más frecuentes y abundantes en la población natural de *S. annulatus* (ver capítulo 3), es posible imaginar que su impacto en el cultivo de este pez puede ser alto, pues una mayor densidad de su hospedero favorecería la prevalencia e intensidad de la infestación provocando daños más severos y problemas de salud. Poco se sabe sobre la ocurrencia de Chondracanthidae en el cultivo de peces. De hecho, el primer registro de una especie de esta familia en la acuicultura fue hecho recientemente por Tang *et al.* (2007). Aunque el objetivo del trabajo de Tang *et al.* (2007) fue describir a *Chondracanthus goldsmidi* Tang, Andrews y Cobcroft, 2007, ellos observaron que este copépodo se encontraba asociado a problemas de salud de su hospedero, el pez *Latris lineata* (Forster, 1801), bajo condiciones de cultivo.

Con base en estas observaciones es recomendable realizar más investigaciones sobre el efecto de *P. diceraus* en *S. annulatus*, para determinar si el parasitismo en este pez acarrearía problemas considerables durante su cultivo intensivo y semi-intensivo.

Tabla 2.2. Especies pertenecientes al género *Pseudochondracanthus*.

Especie	Hospedero	Localidad
<i>P. chilomycteri</i> (Thomson, 1889)	<i>Tragulichthys jaculiferus</i> (Cuvier, 1818)	Nueva Zelanda
<i>P. hexaceraus</i> Wilson, 1936	<i>Sphoeroides splengleri</i> (Bloch, 1785)	Dry Tortugas, Florida
<i>P. pseudorhombi</i> Yamaguti, 1939	<i>Pseudorhombus pentophthalmus</i> Günther, 1862	Maisaka, Japón
<i>P. diceraus</i> Wilson, 1908	<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	Florida
	<i>Sphoeroides maculatus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	Carolina del Norte, Massachussets, Florida y California
	<i>Sphoeroides nephelus</i> (Goode y Bean, 1882)	Florida
	<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	De Carolina del Norte hasta
	<i>Sphoeroides tricocephalus</i> (Cope, 1870)	Florida

Nota: La información contenida en esta tabla fue compilada de las siguientes referencias: Yamaguti (1939) y Ho (1971 y 1975).

Orden: Siphonostomatoida

Familia: Caligidae

Género: *Caligus*

Especie: *Caligus serratus* Shiino, 1965

(Figuras 2.15-2.18)

Hospedero: *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae).

Sitio de infección: Piel, principalmente la superficie ventral.

Localidad: Santa María La Reforma, Sinaloa, México.

Hospedero tipo: *Atherinopsis californiensis* Girard, 1854 (Atherinopsidae).

Localidad tipo: La Jolla, California.

Zona de distribución conocida: La Jolla, California (Shiino, 1965) y Sistema lagunar Santa María La Reforma, Sinaloa, México (estudio presente).

**Hembra.** Forma del cuerpo como en la Figura 2.15A, cuya longitud varía de 1,840 a 2,860  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 2,517.1 \mu\text{m}$ ,  $n = 10$ ). Caparazón tan largo como ancho, subdividido en placas, con membrana marginal y una sétula sensorial situada casi a la mitad de cada uno de los márgenes laterales; placa frontal con un par de lúnulas y dos sétulas sensoriales sobre el margen anterior, cada sétula situada entre la lúnula y el centro de la placa. El cuarto segmento más estrecho que los segmentos anteriores, aproximadamente tres veces más estrecho que el tercer segmento. Complejo genital casi tan largo como ancho, llevando el quinto y sexto par de patas (Figuras 2.15B y C) en su porción posterolateral. Abdomen pequeño, casi tan largo como ancho, su longitud es aproximadamente la tercera parte de la longitud del segmento genital. Rama caudal pequeña, un poco más larga que ancha, tan larga como la mitad de la longitud del abdomen, con 3 setas largas y 3 cortas, todas plumosas.

Anténula (Figura 2.15D) con dos segmentos; segmento basal más largo y corpulento que el segmento distal, con 25 setas plumosas de diferente tamaño (23 sobre la superficie anteroventral y dos sobre la superficie anterodorsal); segmento distal subcilíndrico con un total de 14 elementos [una seta a la mitad del margen posterior y 11 setas más dos astetascos (?) sobre el margen distal].

Antena con tres segmentos (Figura 2.15E); el segmento basal es el más pequeño, con una de sus esquinas en forma de punta proyectándose posteriormente; segundo segmento ancho y corto, con forma rectangular; el segmento distal es el más largo, con dos setas pequeñas (una en la base y la otra en la región intermedia), su base es amplia y termina en forma de garra puntiaguda y curvada.

Apéndice post-antena (Figura 2.15F); consiste de una estructura puntiaguda, como garra, proyectada hacia la parte posterior, la cual lleva en su base dos protuberancias pequeñas y una tercer protuberancia pequeña cercana a su base pero fuera de la garra. Cada protuberancia con 3 sétulas largas.

Mandíbula (Figura 2.16A) típica de Siphonostomatoidea; con la hoja distal llevando 12 dientes.

Maxílula (Figura 2.15G) consistiendo de un apéndice cónico y una protuberancia pequeña con tres setas cortas de diferente tamaño.

Maxila (Figura 2.16B) con dos segmentos; segmento proximal aproximadamente tres veces más ancho y un poco más corto que el segundo segmento; este último largo y delgado, con un accesorio triangular curvado sobre el margen lateral de la región final y finalizando con dos elementos (calamus y canna), calamus más largo que canna.

Maxilípedo (Figura 2.16C) con tres segmentos; el segmento basal es el más largo y ancho, subcilíndrico, tres veces tan largo como su ancho, armado con una protuberancia en su margen lateral interno de la región distal; la protuberancia lleva una espina corta en su margen terminal; segmentos intermedio y distal fusionados (pero distinguibles por una sutura) formando una estructura prensil cuyo final es una garra puntiaguda acompañada por una seta auxiliar.

Furca esternal (Figura 2.15H) con su base trapezoide y dos apéndices largos en forma de dedo (digitiformes).

Armadura de las ramas de las patas 1 a 4 como sigue:

	Protópodo	Exópodo	Endópodo
Pata 1	2 - 1	I - 0; IV, 3	(primitivo)
Pata 2	1 - 1	I - 1; I - 1; II, 6	0 - 1; 0 - 2; 6
Pata 3	1 - 1	I - 0; I - 1; III, 4	0 - 1; 6
Pata 4	1 - 0	I - 0; I, III	(ausente)

Pata 1 (Figura 2.16D). Protópodo subrectangular. Coxa con una seta externa pequeña y lisa (no dibujada). Basis con una seta interna y otra externa, ambas plumosas. Exópodo con dos segmentos; segmento proximal dos veces más largo que el segmento final, con una fila de sétulas sobre su margen posterior y una espina pequeña en la esquina distal externa; segmento distal subrectangular, armado con tres setas plumosas largas de diferente tamaño en su margen lateral interno y 4 elementos en el margen terminal (los tres primeros de

aproximadamente igual tamaño y el cuarto más largo), de esos cuatro elementos los dos intermedios llevan otro elemento accesorio (pareciendo tener dos puntas).

Pata 2 (Figura 2.17A). Placa intercoxal con una fila de sétulas sobre su margen posterior. Ambos márgenes laterales del protópodo con una fila de sétulas. Coxa con una seta interna larga y plumosa, además de una sétula sensorial sobre su superficie dorsal. Basis con una sétula sensorial en la región intermedia y una seta pequeña en su esquina distal externa. Las dos ramas con setas muy largas y plumosas. Exópodo con tres segmentos; el segmento proximal es el más grande, con una espina externa relativamente grande y una seta interna; el segmento intermedio es el más pequeño, con una espina externa más pequeña que la del segmento proximal y una seta interna; segmento distal con dos espinas pequeñas de diferente tamaño (la más proximal más pequeña que la distal) y seis setas. Endópodo con tres segmentos; segmento proximal con sétulas en su esquina distal externa y una seta interna; el segmento intermedio es el más grande, con un parche de espínulas en su margen externo y dos setas internas; segmento distal con un parche de espínulas y seis setas.

Pata 3 (Figura 2.17B). Fusionada con la placa intercoxal. Protópodo con membrana marginal, una seta pequeña en su esquina distal externa, dos sétulas sensoriales y una seta larga y plumosa en su esquina distal interna. Las setas de las dos ramas son largas y plumosas. Exópodo con tres segmentos; segmento basal pequeño con una espina que casi llega al margen distal del segundo segmento; el segmento intermedio es el más grande, tan largo como dos veces el segmento distal, con una fila de sétulas sobre su margen externo, una espina externa y una seta interna; segmento distal subcircular, ornamentado con una fila de sétulas sobre su margen externo, con tres espinas de aproximadamente igual tamaño, delgadas y cuatro setas. Endópodo con dos segmentos; segmento proximal muy pequeño llevando una seta larga y plumosa; segmento distal subcircular con sétulas sobre su margen externo y seis setas de diferente tamaño.

Pata 4 (Figura 2.17C). Una rama larga y delgada. Protópodo un poco más largo que el exópodo, con una seta pequeña en su esquina distal externa. Exópodo con dos segmentos; segmento proximal mucho más corto que el segmento distal, con una espina externa; segmento final largo con una espina lateral y tres espinas terminales (con membranas en las bases), la primer espina del margen terminal es diminuta (confundible con la membrana), la segunda espina es aproximadamente seis veces más larga que la primera, la tercer espina es la más larga.

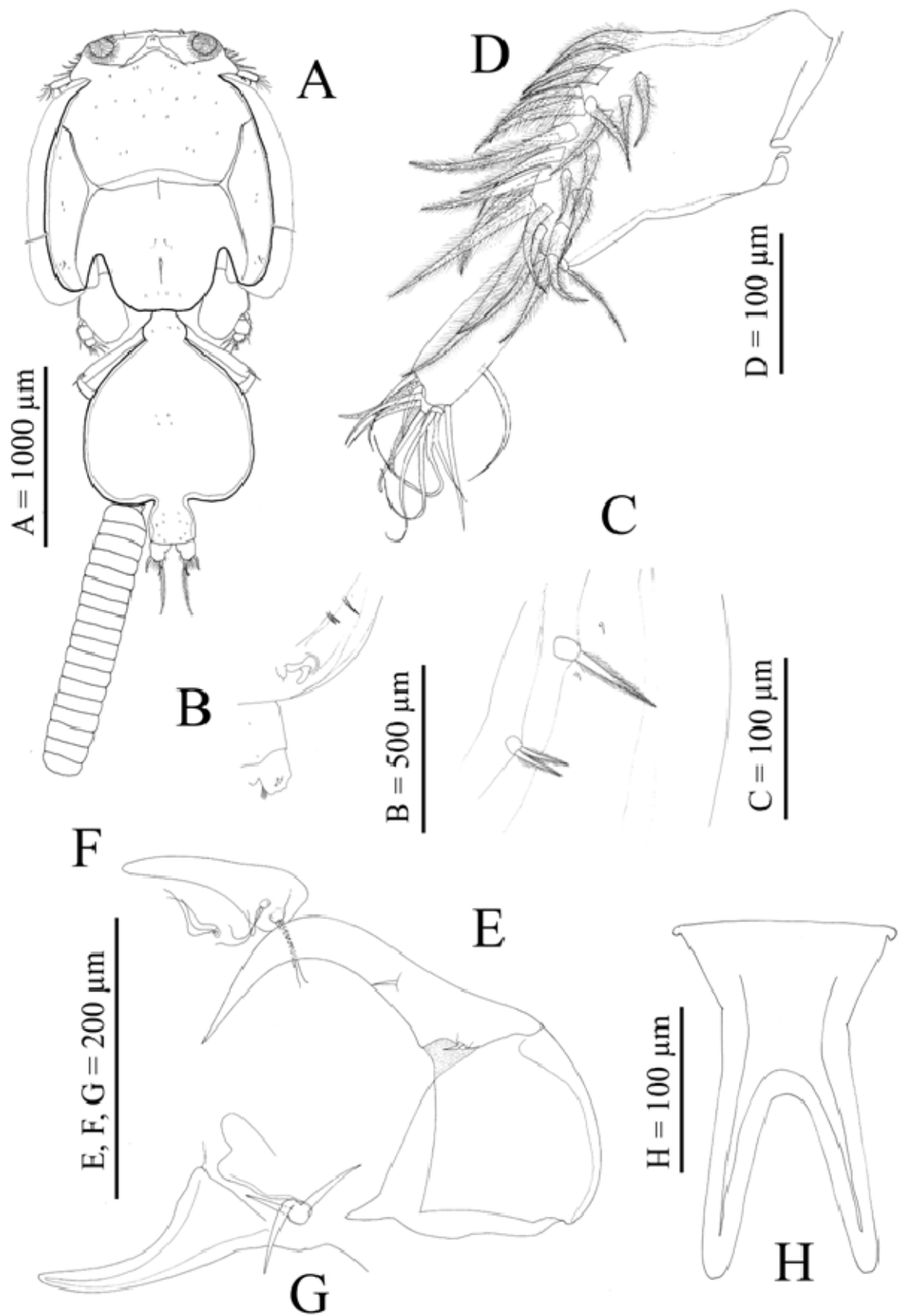


Figura 2.15. *Caligus serratus*, hembra. A, cuerpo, dorsal; B, parte posterolateral del complejo genital, ventral; C, pata 5; D, anténula, dorsal; E, antena, ventral; F, apéndice post-antena, ventral; G, maxílula, ventral; H, furca esternal, ventral.

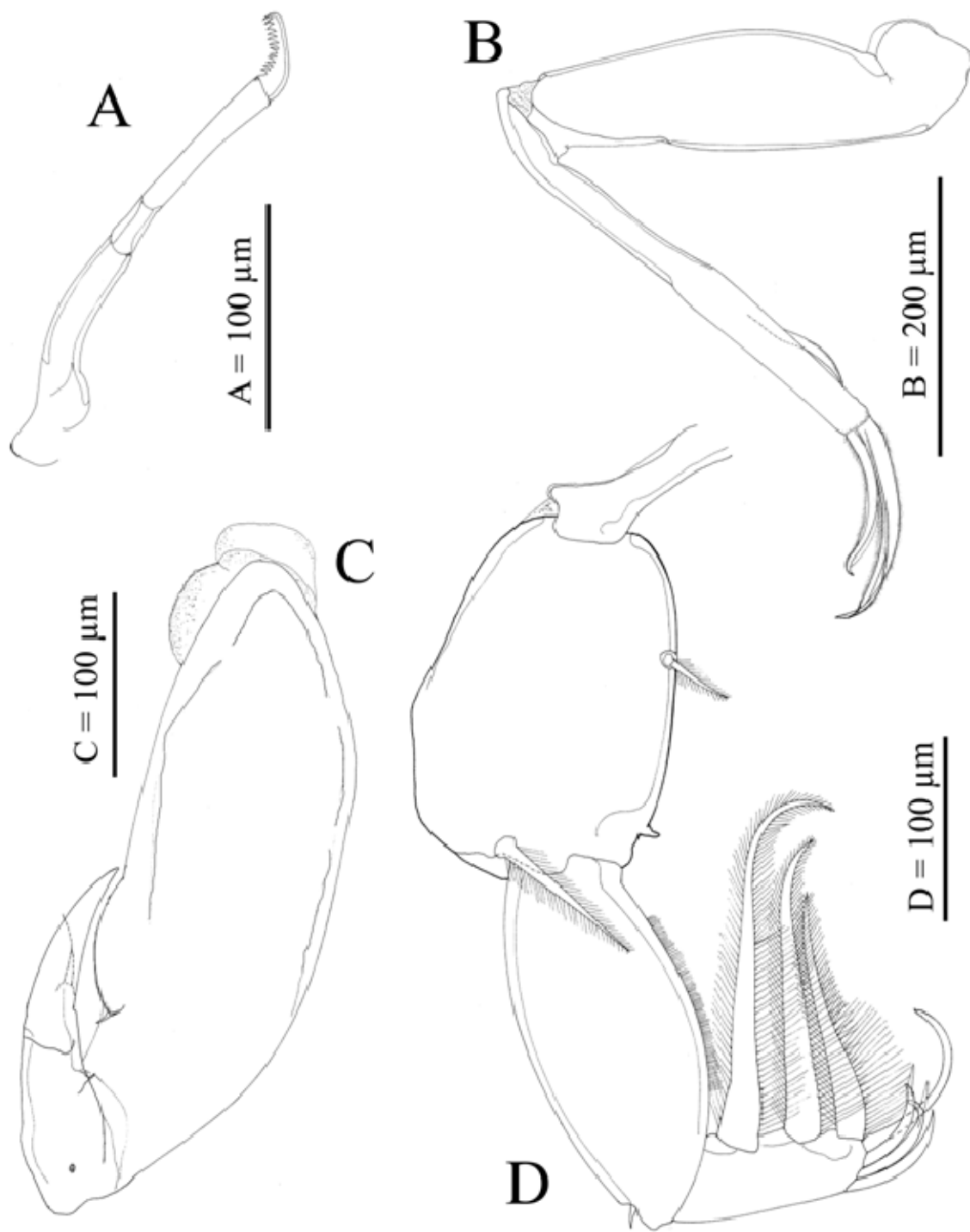


Figura 2.16. *Caligus serratus*, hembra. A, mandíbula; B, maxila; C, maxilípodo; D, pata 1.



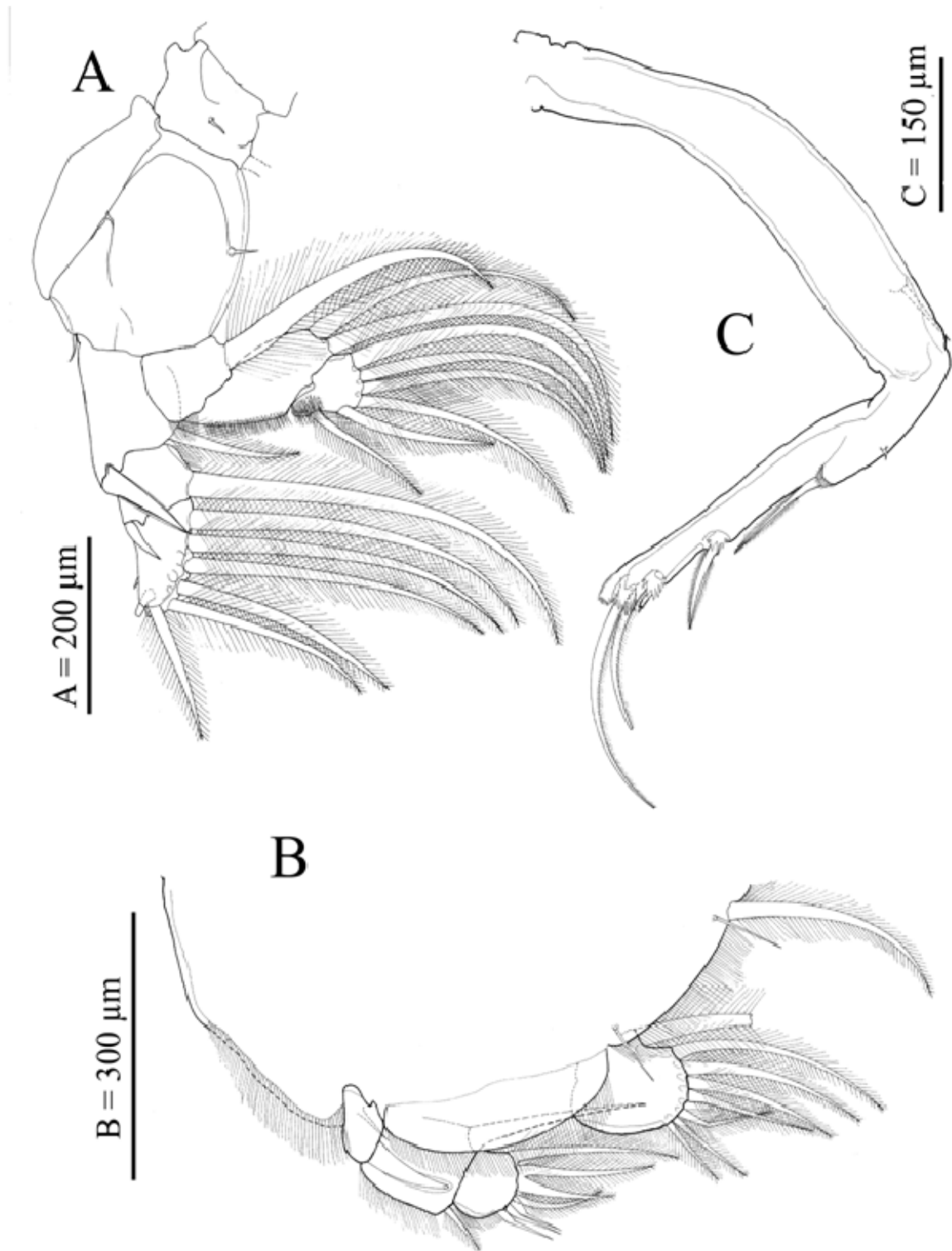


Figura 2.17. *Caligus serratus*, hembra. A, pata 2; B, pata 3; C, pata 4.

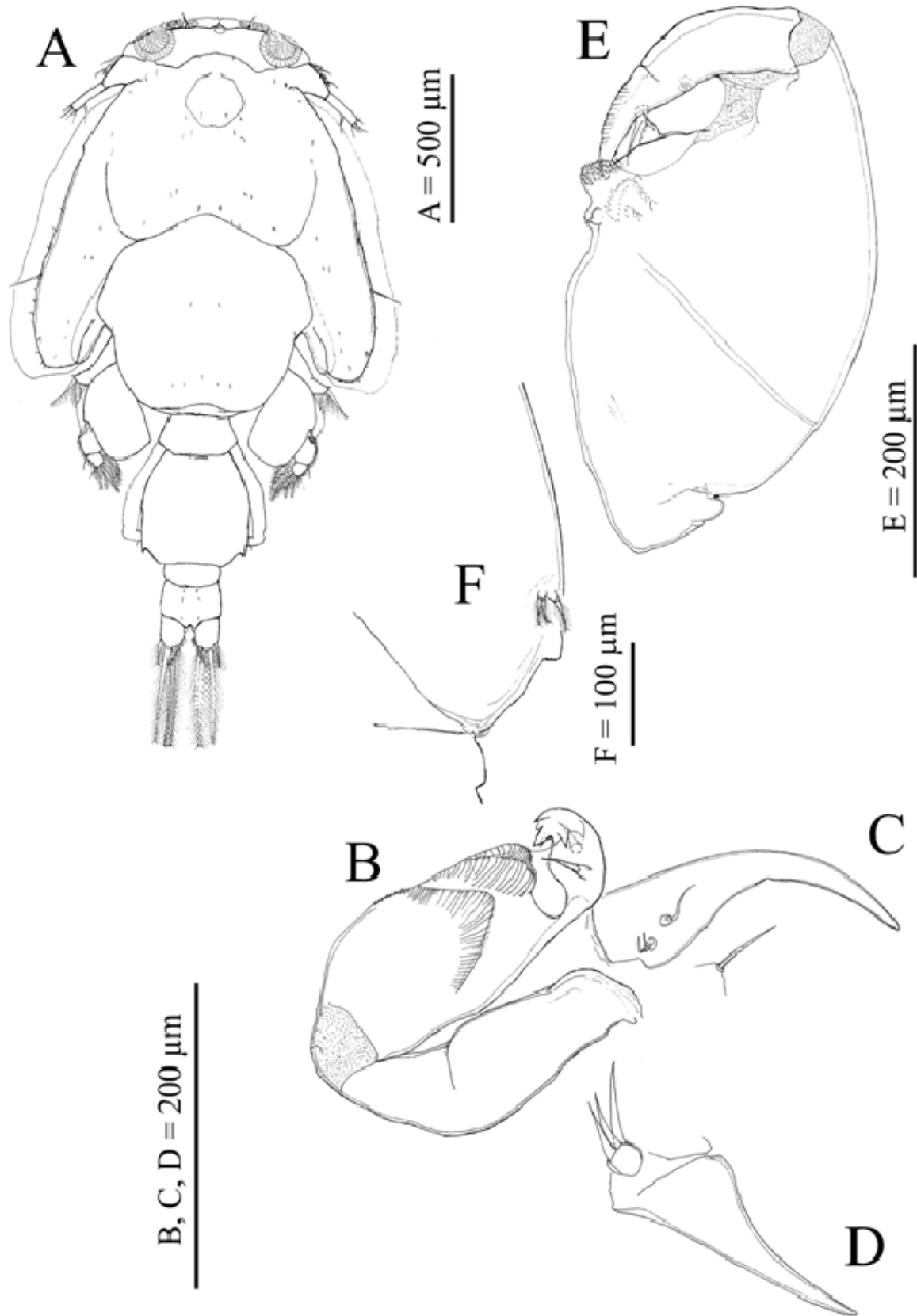


Figura 2.18. *Caligus serratus*, macho. A, cuerpo, dorsal; B, antena; C, apéndice post-antena; D, maxílula; E, maxilípido; F, pata 5.

Pata 5 (Figuras 2.15B y C). Consiste de dos protuberancias pequeñas localizadas en la superficie ventral del lóbulo posterolateral del complejo genital, una de esas protuberancias finalizada con una seta pequeña y plumosa, la otra con dos setas parecidas.

**Macho.** Cuerpo como en la Figura 2.18A, cuya longitud varía de 1,640 a 2,220  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 1,807.1 \mu\text{m}$ ,  $n = 10$ ). Abdomen con dos segmentos; ambos segmentos con casi el mismo ancho, el segundo segmento aproximadamente dos veces tan largo como el primero.

Antena (Figura 2.18B) con tres segmentos; segmento basal más robusto y largo que el de la hembra; segundo segmento fuerte, subcilíndrico y alargado, equipado con dos almohadillas corrugadas en la superficie ventral; segmento distal, una subquela pequeña y robusta, división poco clara, con dos setas pequeñas (una a cada lado) y una garra pequeña cubierta por cutículas sobre ambos lados.

Apéndice post-antena (Figura 2.18C) muchos más grande que el de la hembra, con forma de gancho.

Maxílula (Figura 2.18D) como en la hembra.

Maxilípido (Figura 2.18E) con tres segmentos; más fuerte que el de la hembra; el segmento basal bastante robusto, con protuberancias en su esquina distal interna (parte sobresaliente, con denticulos y pliegues ubicada entre dos apéndices pequeños en forma cónica) donde la punta de la garra actúa; segmentos intermedio y distal formando una estructura prensil que termina con una garra corta en cuyo margen externo se distinguen algunos pliegues, en la base de la garra sale una seta auxiliar.

Pata 5 (Figura 2.18F) como en la hembra.

Pata 6 no vista.

## Discusión

En la descripción original de *C. serratus*, Shiino (1965) no hace mención del apéndice post-antena. Lo que hasta ahora se reconoce como apéndice post-antena, maxílula, maxila y maxilípido, Shiino (1965) las describe como maxílula, maxíla, primer maxilípido y segundo maxilípido, respectivamente. Respecto a la pata 5 de la hembra, en el trabajo original se redescrive como una espina corta y plumosa; sin embargo, muy probablemente esto sea un error ya que en los especímenes aquí analizados la pata 5 está formada por dos protuberancias, una finalizando con una seta plumosa y la otra con dos setas parecidas.

Existen más de 250 especies de *Caligus* (ver Boxshall y Halsey, 2004). *Caligus serratus* puede diferenciarse por una combinación de caracteres de la hembra que incluyen las

dimensiones del cuarto segmento con patas, del segmento genital y del abdomen, así como la segmentación y armadura de la pata 4 (Shiino, 1965). Durante el análisis, la forma de la furca esternal también fue de utilidad para poder identificar a *C. serratus*.

De acuerdo con la información disponible, desde el descubrimiento de *C. serratus* en 1965 no hubo más registros de esta especie y sólo se sabía que era un copépodo parásito de *Atherinopsis californiensis* hallado en La Jolla, California. Ahora, con los resultados del presente estudio, se sabe que *C. serratus* también se distribuye en aguas del Golfo de California, específicamente en el sistema lagunar Santa María La Reforma y que puede infectar a otra especie de pez hospedero (*S. annulatus*) diferente al hospedero tipo (*A. californiensis*). Las dos especies de hospederos pertenecen a familias diferentes, lo cual sugiere una especificidad baja de *C. serratus*.

Ahora bien, *C. serratus* es un copépodo que aparece frecuentemente y, algunas veces, con abundancias altas en la población natural de *S. annulatus* (ver capítulo 3). Por lo tanto, en materia de acuacultura, la ocurrencia de esta especie no debería ser descuidada, ya que a nivel global el género *Caligus* es visto como una amenaza para el cultivo de salmónidos y de otros peces (Johnson *et al.*, 2004; Costello, 2009a, b). Además, los lugares de cultivo donde se reproduce este parásito son vistos como fuentes de riesgo o enfermidad para los peces silvestres (Costello, 2009b). Para permanecer en su hospedero los adultos de este tipo de parásitos usan la superficie ventral de su cefalotórax para que funcione como ventosa (Kabata, 1992). Hasta ahora no se han hecho estudios para saber cuáles serían los efectos de *C. serratus* en *S. annulatus* bajo condiciones de cultivo. En caso de una infestación severa, algunos de los efectos que pueden ser esperados son disminución del apetito, alteración del comportamiento, erosión de la epidermis, daños en los ojos, hemorragia y mortalidad, como se ha visto con otras especies de *Caligus*, como *C. chiastos* Lin y Ho, 2003, *C. elongatus*, *C. epidemicus* Hewitt, 1971, *C. orientalis* Gusev, 1951 y *C. rogercresseyi* Boxshall y Bravo, 2000 en diferentes peces hospederos (Nagasawa, 2004; Costello, 2006; Hayward *et al.*, 2009; Marín *et al.*, 2009). Aunque existen varias investigaciones que aportan información sobre el tratamiento y control de otras especies de *Caligus*, quizás sea conveniente tratar de manera particular el parasitismo de *C. serratus* en el cultivo de *S. annulatus* para adoptar medidas apropiadas durante una posible epizootia.

Género: *Lepeophtheirus*

Especie: *Lepeophtheirus simplex* Ho, Gómez y Fajer-Ávila, 2001

(Figuras 2.19-2.22)

Hospedero: *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae).

Sitio de infección: Piel, principalmente la superficie ventral, y raramente en branquias.

Localidad: Santa María La Reforma, Sinaloa, México.

Hospedero tipo: *Sphoeroides annulatus*.

Sitio de infección: Superficie del cuerpo en general incluyendo las cavidades branquiales.

Localidad tipo: Teacapán, Sinaloa, México.

Zona de distribución conocida: Mazatlán, Teacapán, Chametla (Ho *et al.*, 2001) y Santa María La Reforma (estudio presente) en el estado de Sinaloa, México.

La diagnosis para la hembra y el macho de esta especie coincide con aquella dada por Ho *et al.* (2001). **Hembra**, forma del cuerpo como en la Figura 2.19A, cuya longitud varía de 2,800 a 3,200  $\mu\text{m}$  ( $\bar{X} = 3,030 \mu\text{m}$ ,  $n = 10$ ). Complejo genital (Figura 2.19B) más largo que ancho. Abdomen (Figura 2.19B) sin una separación clara del complejo genital, trapezoide y casi tan largo como ancho. Rama caudal (Figura 2.19C) pequeña, con tres setas largas y tres setas cortas, todas plumosas.

Placa frontal (Figura 2.19A) con una sétula en el margen anterior cerca del centro.

Anténula (Figura 2.20A) con dos segmentos; segmento proximal con 27 setas plumosas en la superficie frontal; segmento distal con una seta en el centro del margen posterior y 11 setas más dos astetascos en el margen distal.

Antena (Figura 2.20B) con tres segmentos; el segmento proximal es el más pequeño, con uno de sus extremos en forma de punta; segundo segmento rectangular y con una almohadilla corrugada en la superficie posterior; segmento distal, una garra con forma de punta doblada, llevando una seta en la región proximal y otra en la región del centro.

Apéndice post-antena (Figura 2.20C), consta de una base masiva, con cuatro protuberancias que llevan sétulas y una asta redonda.

Mandíbula (Figura 2.20D) con 12 dientes en el margen medio de la hoja distal.

Maxílula (Figura 2.20E) consta de un apéndice largo con forma de punta y tres setas de diferente tamaño.

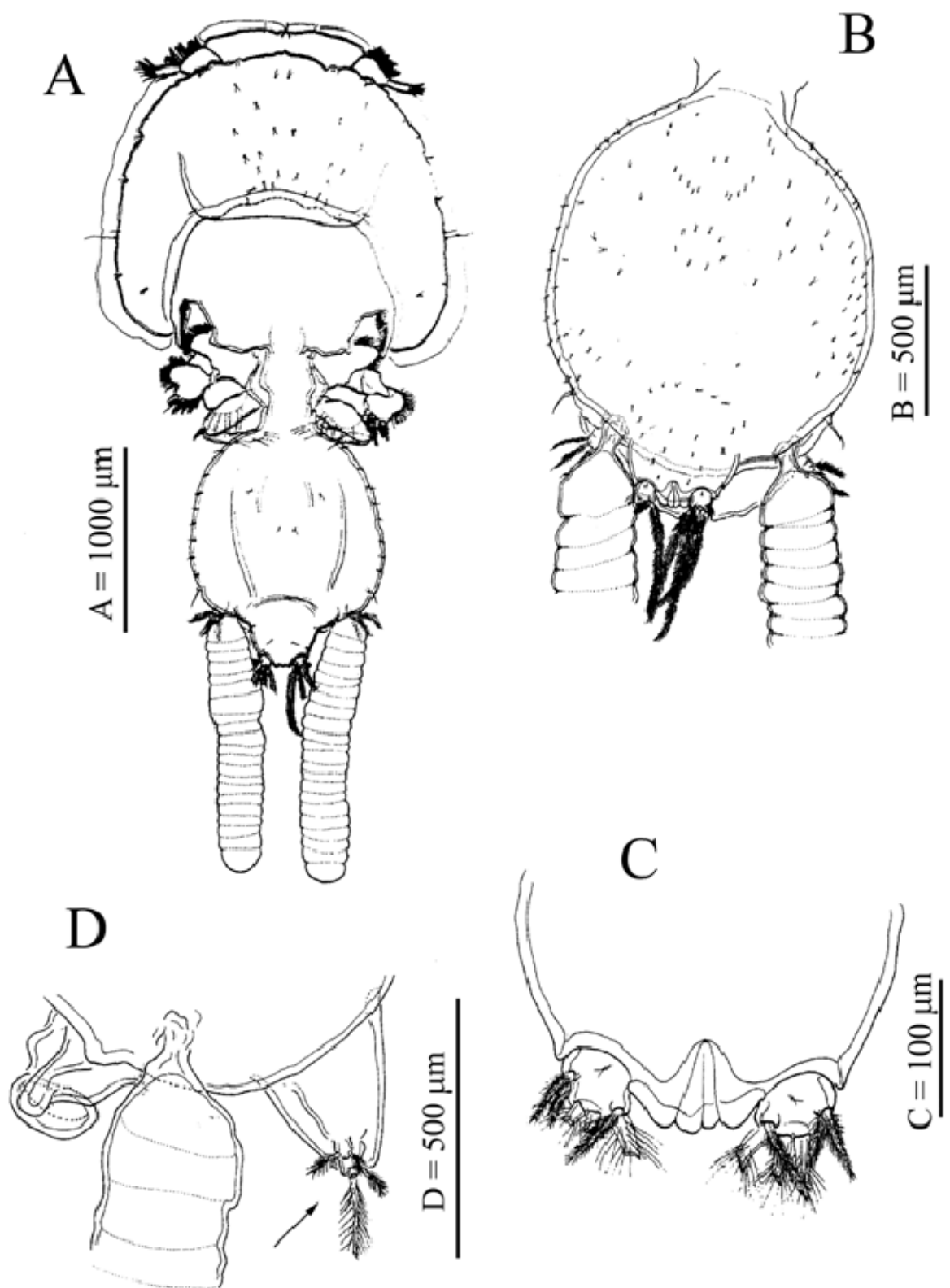


Figura 2.19. *Lepeophtheirus simplex*, hembra. A, cuerpo, dorsal; B, mitad posterior del cuerpo, dorsal; C, abdomen y ramas caudales, dorsal; D, extremo posterior del complejo genital [la flecha señala la pata 5]. (Modificado de Ho *et al.*, 2001).

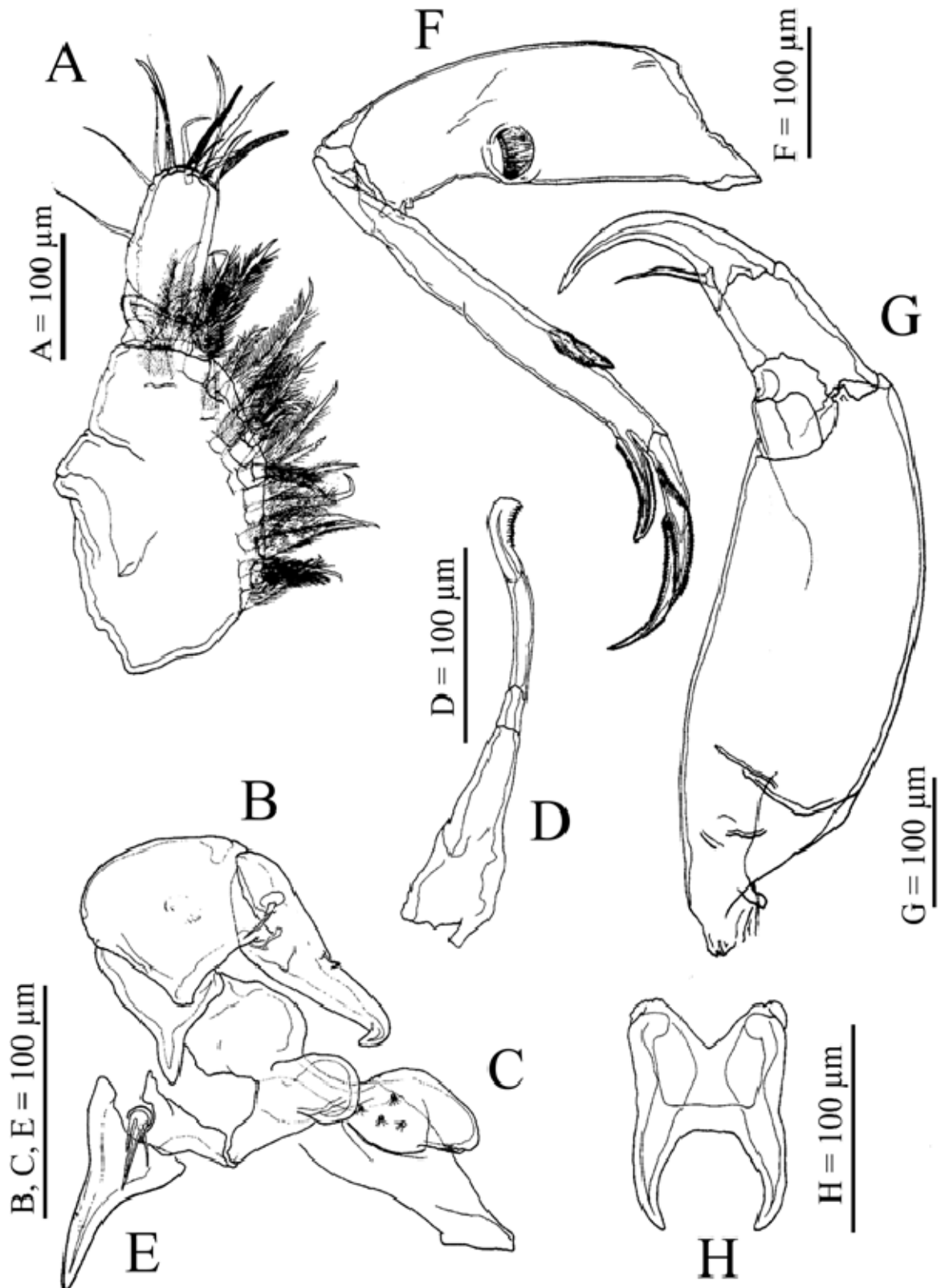


Figura 2.20. *Lepeophtheirus simplex*, hembra. A, anténula, dorsal; B, antena, ventral; C, apéndice post-antena, ventral; D, mandíbula; E, maxílula, ventral, F, maxila, anterior; G, maxilípedo, posterior; H, furca esternal. (Modificado de Ho *et al.*, 2001).

Maxila (Figura 2.20F) con dos segmentos; segmento proximal (lacertus) grande con una membrana hialina en la parte antero-central; segmento distal (brachium) delgado, con una membrana hialina subterminal en el borde externo y dos elementos de diferente tamaño (calamos y canna) en el margen terminal.

Maxilípodo (Figura 2.20G) con tres segmentos; el segmento proximal es el más grande, sin armadura; segmentos intermedio y distal fusionados (pero con una sutura notable) para formar una garra puntiaguda fuerte con una seta en el centro.

Furca esternal (Figura 2.20H) con las puntas adelgazadas, curvadas hacia adentro.

Armadura de las ramas de las patas 1 a 4 como sigue:

	Protópodo	Exópodo	Endópodo
Pata 1	1 - 1	I - 0; III, I, 3	(primitivo)
Pata 2	1 - 1	I - 1; I - 1; II, 5	0 - 1; 0 - 2; 6
Pata 3	1 - 1	I - 1; I, III, 5	0 - 1; 6
Pata 4	1 - 0	I - 0; I-0; III	(ausente)

Pata 1 (Figura 2.21A). Protopodo con una seta plumosa externa y una seta plumosa interna. Endópodo (Figura 2.21C) con una punta en la línea media y bordeado con sétulas. Exópodo con dos segmentos; segmento proximal dos veces más largo que el segmento final, con una fila de sétulas sobre su margen posterior y una seta en forma de espina en la esquina distal externa; segmento distal subrectangular, armado con tres setas plumosas de diferente tamaño en su margen lateral interno, una espina pequeña en la esquina distal interna y tres elementos en el margen terminal (dos con un apéndice adjunto como lo señalan las flechas de la Figura 2.21B).

Pata 2 (Figura 2.21D). Coxa pequeña con una seta interna grande y plumosa en el margen posterior. Basis con una seta pequeña y lisa en borde externo. Los márgenes del protopodo bordeados con una membrana. Las dos ramas con setas muy largas y plumosas. Exópodo con tres segmentos; el segmento proximal es el más grande, bordeado por sétulas en sus márgenes interno y externo, con una espina externa y una seta interna; el segmento intermedio es el más pequeño, con una espina externa más pequeña que la del segmento proximal y una seta interna; segmento distal con dos espinas y cinco setas. Endópodo con tres segmentos, los cuales llevan sétulas en sus márgenes externos; segmento proximal con una seta interna; el segmento intermedio es el más grande, con dos setas internas; segmento distal con seis setas.



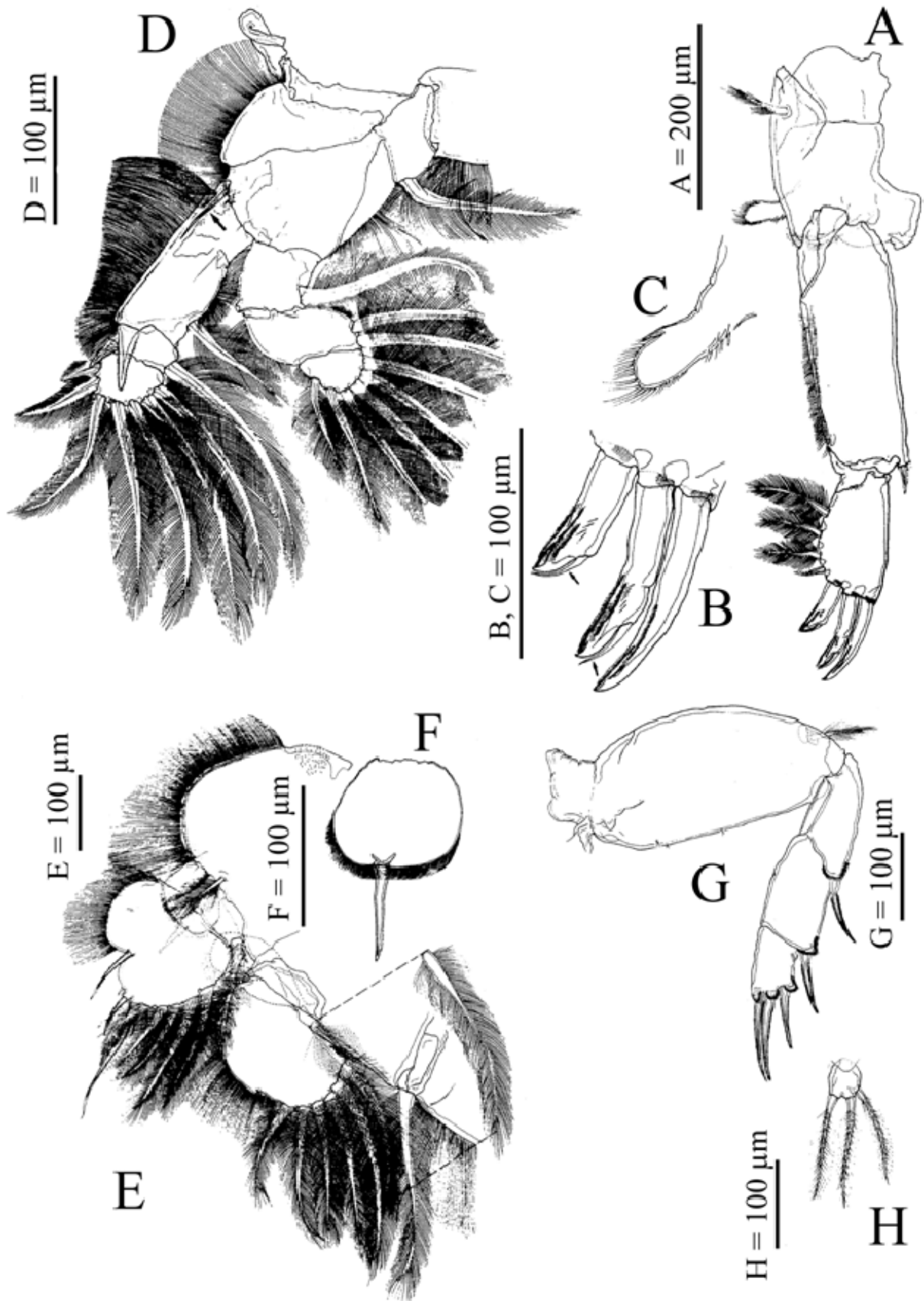


Figura 2.21. *Lepeophtheirus simplex*, hembra. A, pata 1; B, punta del exópodo de la pata 1; C, endópodo primitivo; D, pata 2; E, pata 3; F, segmento proximal del exópodo de la pata 3; G, pata 4; H, parte de la pata 5. (Modificado de Ho *et al.*, 2001).

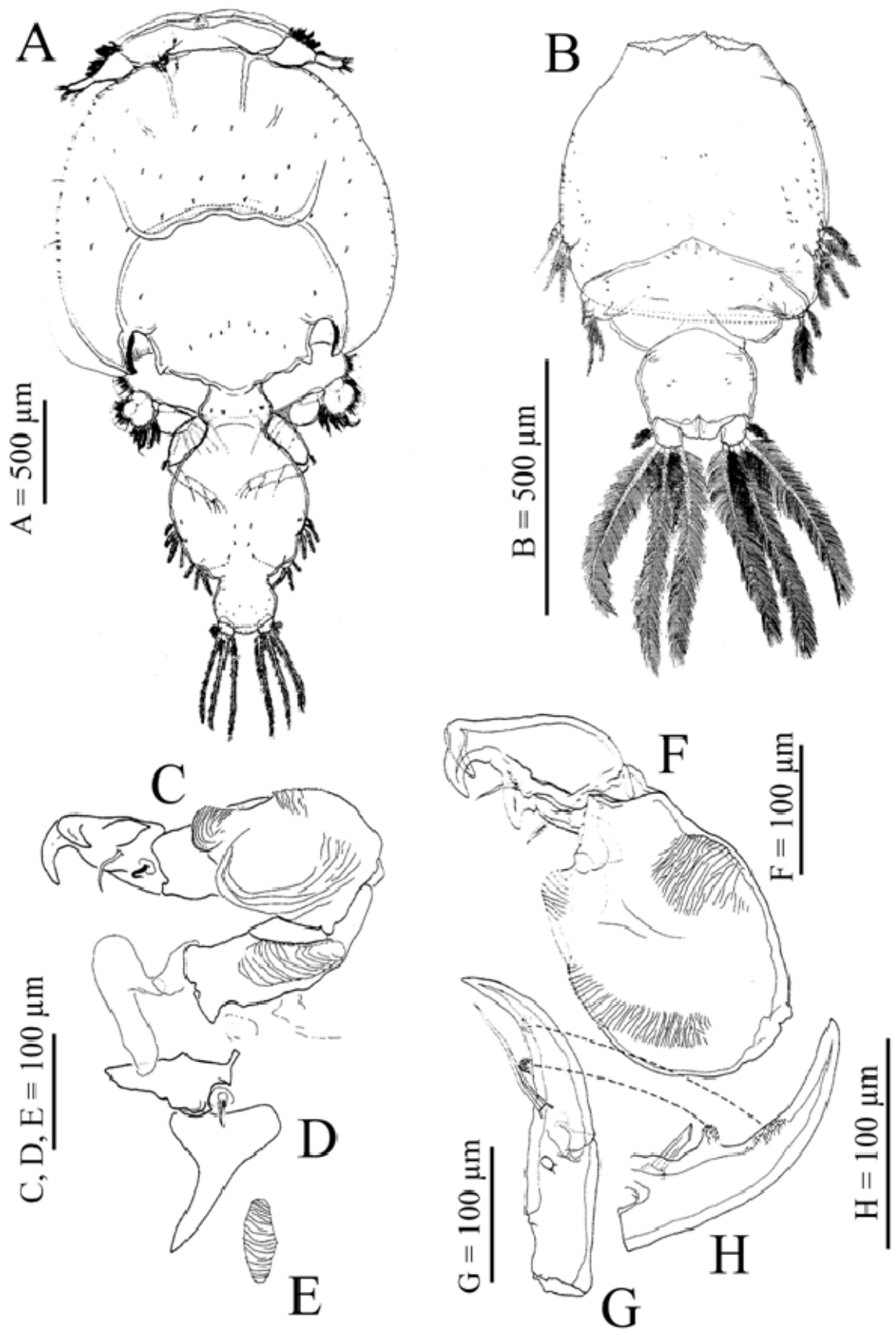


Figura 2.22. *Lepeophtheirus simplex*, macho. A, cuerpo, dorsal; B, mitad posterior del cuerpo, ventral; C, antena, anterior; D, maxílula; E, almohadilla corrugada; F, segmentos intermedio y distal de la antena, posterior; G, garra del maxilípodo, anterior; H, garra del maxilípodo, posterior. (Modificado de Ho *et al.*, 2001).

Pata 3 (Figura 2.21E). Protópodo con un parche de dentículos en la superficie dorsal de la esquina proximal externa, seguido por una membrana marginal; orilla posterior con una seta plumosa pequeña en su esquina distal externa y una seta plumosa grande en su esquina distal interna. Ambas ramas con setas plumosas grandes. Exópodo con dos segmentos; primer segmento con una espina delgada (Figura 2.21F) y una seta; segmento distal subcircular con sétulas en su margen externo, tres espinas delgadas y cinco setas. Endópodo con dos segmentos; segmento proximal muy pequeño llevando una seta larga y plumosa; segmento distal subcircular, con sétulas sobre su margen externo y seis setas.

Pata 4 (Figura 2.21G). Protópodo corpulento, con una seta plumosa en su esquina distal externa. Exópodo con tres segmentos; segmento proximal con una espina externa; el segmento intermedio es el más grande, con una espina externa; segmento distal largo, con tres espinas terminales. Placas pequeñas en forma de peine en las bases de las espinas.

Pata 5 (Figura 2.19D). Consiste de una seta y una protuberancia pequeña finalizada con tres setas plumosa (Figura 2.21H).

**Macho.** Forma del cuerpo como en la Figura 2.22A, cuya longitud varía de 2,100 a 2,550  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 2,364 \mu\text{m}$ ,  $n = 5$ ). Cefalotórax más largo que ancho, excluyendo las membranas hialinas. Complejo genital (Figura 2.22B) más largo que ancho, con algunas sétulas dispersas. Abdomen (Figura 2.22B) corto, ligeramente más ancho que largo.

Antena (Figura 2.22C) con tres segmentos; segmento proximal con un parche corrugado; el segmento intermedio es el más grande, con tres zonas corrugadas (Figura 2.22F); segmento distal prensil, terminando en una bifurcación y armado con dos setas en forma de espina y una protuberancia grande en la línea media (Figura 2.22F).

Almohadilla corrugada (Figura 2.22E) posterior a la maxílula (Figura 2.22D).

Maxilípedo; garra terminal armada con un parche de dentículos y una protuberancia con dentículos en la línea media, más una seta en forma de espina (Figuras 2.22G y H).

Pata 5 (Figura 2.22B). Representada por una seta plumosa y una protuberancia pequeña finalizada con tres setas plumosas.

Pata 6 (Figura 2.22B). Representada por una seta plumosa y una protuberancia pequeña finalizada con dos setas plumosas.

## Discusión

Se verificaron todos los aspectos de la descripción dada por Ho *et al.* (2001) para *L. simplex*. De acuerdo con los autores, la característica más distintiva de esta especie es la

posesión de un apéndice en forma de espina (en lugar de una garra robusta y corta), recto y delgado, en el segmento proximal del exópodo de la pata 3. Su especie más cercana es *L. orbitacularis* Shiino, 1965 de la cual difiere por la estructura de la furca esternal, la morfología de las espinas terminales en el exópodo de la pata 1 y la estructura de la garra final en la antena del macho (Ho *et al.*, 2001). Lo más novedoso de *L. simplex* en esta tesis es el registro de una nueva localidad en su distribución geográfica, sugiriéndose así que esta especie de copépodo parásito puede ser encontrada a lo largo de la costa del estado de Sinaloa.

Si se toma en cuenta que *L. simplex* es el copépodo más frecuente y abundante en la población natural de *S. annulatus* (ver capítulo 3) y que una especie del mismo género, *L. salmonis* Krøyer, 1837 es la más patógena en el cultivo de salmónidos (Costello, 2006), entonces cabría la posibilidad de que en el cultivo de *S. annulatus* la presencia de *L. simplex* signifique un problema. De hecho, la mortalidad y daños en la piel de individuos de *S. annulatus* criados en estanques experimentales se han relacionado con el ataque de *L. simplex* (Fajer-Ávila *et al.*, 2008). No obstante, es necesario realizar más estudios para elucidar si la enfermedad y mortalidad de los peces se debe realmente a la infestación de este copépodo.

Familia: Lernaepodidae

Género: *Parabrachiella*

Especie: ***Parabrachiella* sp.**

(Figuras 2.23 y 2.24)

Hospedero: *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae).

Sitio de infección: Branquias.

Localidad: Santa María La Reforma, Sinaloa, México.

**Hembra** (Figuras 2.23A y B). Longitud del cuerpo (desde la punta de las maxílas hasta el borde del complejo genital) variando de 3,700 a 4,050  $\mu\text{m}$  ( $\bar{x} = 3,850 \mu\text{m}$ ,  $n = 3$ ). Cefalosoma cilíndrico doblado hacia el dorso (formando un ángulo aproximadamente de  $90^\circ$ ), con un caparazón sobre su superficie dorsal. Tronco genital en forma de gota, su longitud excede la longitud del cefalosoma. Un par de apéndices posteriores en forma de dedo (Figuras 2.23A, B y C), ubicados ventralmente con respecto a los sacos de huevos. Segmento genital pequeño (Figura 2.23C) ubicado entre los apéndices posteriores.

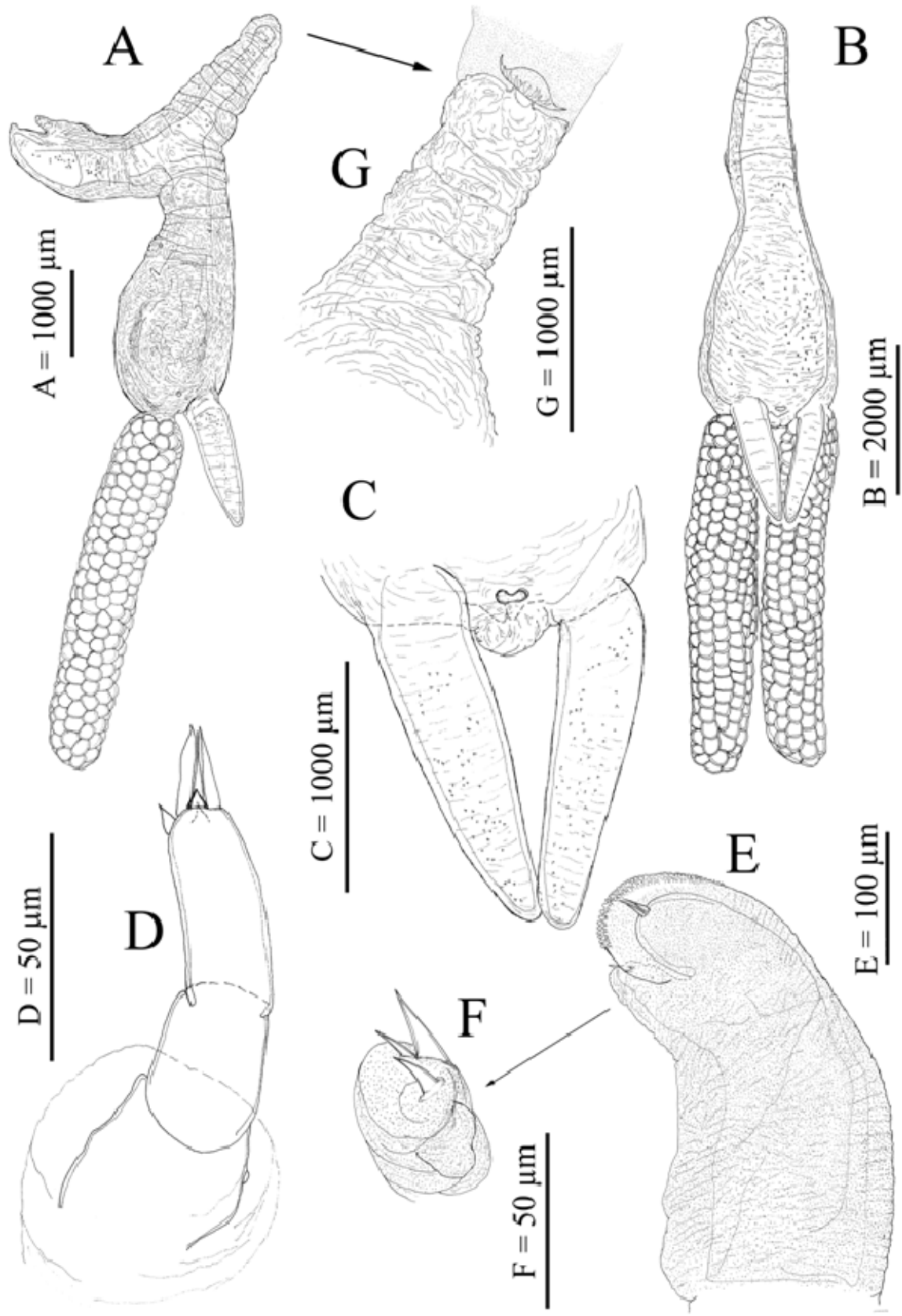


Figura 2.23. *Parabrachiella* sp., hembra. A, cuerpo, lateral; B, cuerpo, ventral; C, extremo posterior del tronco genital, ventral; D, anténula; E, antena; F, parte de la punta

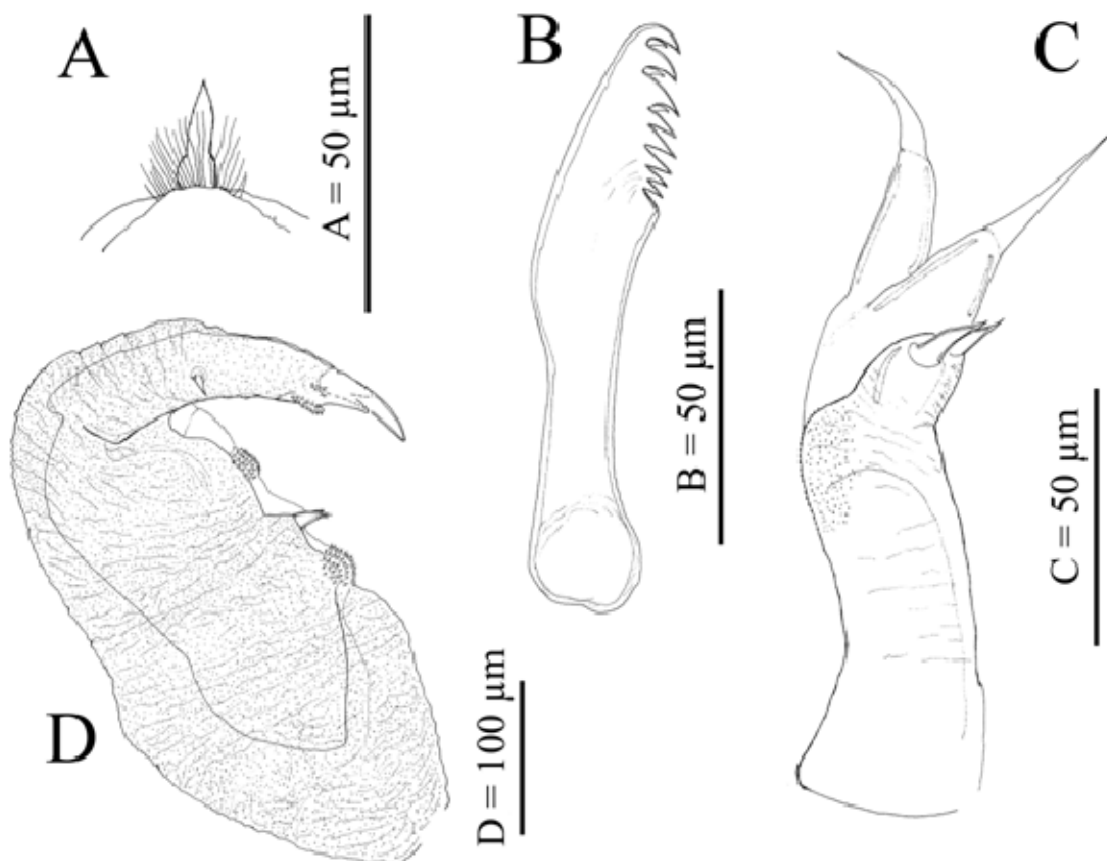


Figura 2.24. *Parabrachiella* sp., hembra. A, punta del labrum; B, mandíbula; C, maxílula; D, maxilípido.

Anténula (Figura 2.23D), sub-cilíndrica, con tres segmentos; el segmento basal es el más grande, con una espina pequeña en su esquina distal interna (dibujada sólo el sitio de inserción); el segmento intermedio es el más pequeño, sin armadura; segmento distal armado con tres setas largas y tres tubérculos en el margen terminal.

Antena consistiendo de dos ramas (Figura 2.23E). Exópodo redondeado más robusto, con la punta cubierta por dentículos. Endópodo con dos segmentos (la división no es muy clara), más pequeño que el exópodo; armado con cinco elementos (al parecer dos setas y tres espinas pequeñas mostradas en la Figura 2.23F).

Labrum (Figura 2.24A) finalizado con un rostrum espinoso.

Mandíbula (Figura 2.24B) típica de la familia, con 11 dientes.

Maxílula consistiendo de dos ramas (Figura 2.24C). Exópodo con dos partes prominentes en forma de dedos que terminan con una seta grande. Endópodo redondeado y pequeño con dos setas en forma de espina.

Maxilas fusionadas (Figuras 2.23A y G), formando el tronco maxilar. Bulla en forma de hongo como se muestra en la Figura 2.23G.

Maxilípodo (Figura 2.24D) prensil, con dos segmentos; segmento basal robusto y suncilíndrico, con una seta intermedia (cuyo ápice parece terminar en tres puntas) y dos protuberancias con dentículos; segmento final largo y delgado, con una seta intermedia, un parche de dentículos y finalizando con una garra corta y dos espinas.

Macho. Desconocido.

## **Discusión**

Recientemente, Boxshall y Halsey (2004) revalidaron el género *Parabrachiella*, el cual fue creado por Wilson en 1915. De acuerdo con esos autores, *Parabrachiella* tiene prioridad sobre *Neobrachiella* Kabata, 1979 y como consecuencia las especies de este último género deben ser transferidas al primero. Vale la pena aclarar que en 1979 Kabata propuso eliminar a *Parabrachiella* y transferir sus especies, junto con las especies de otros géneros, a *Neobrachiella* (ver Boxshall y Halsey, 2004).

Actualmente, hay 67 especies válidas para el género *Parabrachiella* (Piasecki *et al.*, 2010). Hasta ahora, la especie de *Parabrachiella* encontrada en este estudio no ha sido identificada debido a que las descripciones e ilustraciones de varias especies carecen de suficiente detalle. Por lo tanto, se concuerda con Piasecki *et al.* (2010) en que varias especies de este género necesitan ser re-descritas o re-examinadas y elaborar una clave de identificación.

Por otro lado, aunque la familia Lernaepodidae ha sido reconocida por ser un grupo muy exitoso de copépodos parásitos (Kabata, 1992), en el presente estudio *Parabrachiella* sp. fue la especie de copépodo con menor frecuencia y abundancia (ver capítulo 3). Esto podría sugerir que *Parabrachiella* sp. no llegue a impactar el cultivo de *S. annulatus*; sin embargo, hay que tomar en cuenta que, aunque con una proporción baja, Lernaepodidae es una de las principales familias presentes en el cultivo de peces (Johnson *et al.*, 2004).

### **CAPÍTULO 3: VARIACIÓN TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE COPÉPODOS PARÁSITOS DEL BOTETE DIANA (*Spherooides annulatus*) Y SU RELACIÓN CON ALGUNOS FACTORES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS**

#### **3.1. Introducción**

Las comunidades parásitas pueden sufrir cambios temporales en la composición y abundancia de sus especies debido, por un lado, a características intrínsecas de las especies tales como la fecundidad y las tasas de crecimiento y desarrollo (Costello, 2006; Poulin, 2006), así como por competencia dependiente de la densidad dentro y entre las especies y por la respuesta del hospedero a la infestación (Costello, 2006); por otro lado, tales características e interacciones pueden verse afectadas por factores externos como la temperatura, presencia de depredadores, y la abundancia y distribución de los hospederos (Costello, 2006; Poulin, 2006). En este sentido, descubrir el factor causante de los cambios temporales de las comunidades siempre es un aliciente para el desarrollo de una investigación.

Actualmente son muy pocos los estudios referentes a la variación temporal en las comunidades de metazoos parásitos de peces de áreas tropicales y subtropicales (Violante-González *et al.*, 2008). Particularmente en México, Violante-González *et al.* (2008, 2009) y Rodríguez-González y Vidal-Martínez (2008) encontraron que la variación temporal de las comunidades de helmintos de peces de aguas salobres es influenciada por el volumen de descarga de agua de los ríos. Por ejemplo, a mayor volumen, mayor concentración de materia orgánica la cual puede causar la mortalidad de invertebrados bentónicos, como los caracoles, que sirven de hospederos intermedios de algunos helmintos, disminuyendo así el éxito de transmisión de estos parásitos (Violante-González *et al.*, 2008).

En lo que concierne a los crustáceos en general y copépodos en particular, la información es aún más limitada. A la luz del conocimiento actual sobre el daño que los copépodos parásitos causan a sus hospederos, es importante identificar los factores bióticos o abióticos que afectan su abundancia y distribución a corto plazo, especialmente si el hospedero está relacionado con la acuicultura pues una ocurrencia estacional puede sugerir periodos en los cuales las epizootias podrían ser favorecidas (Cavaleiro y Santos, 2009). Este es el caso de *Spherooides annulatus*, un pez marino que está próximo a ser cultivado a gran escala (Chávez-Sánchez *et al.*, 2008) y en el que habitan cinco especies de copépodos parásitos. Dos de esas especies (*Lepeophtheirus simplex* y *Caligus serratus*) pertenecen a los géneros reconocidos internacionalmente por causar tanto enfermedades y pérdidas económicas en la acuicultura como epizootias en peces silvestres (Costello, 2009b).



Además de revelar los factores ambientales que influyen el parasitismo, un estudio ecológico de los copépodos parásitos de *S. annulatus*, especialmente ahora que su cultivo comercial no se ha extendido, permitiría en un futuro determinar si los copépodos parásitos originados en los cultivos afectan las poblaciones de peces silvestres, como ha sido observado en otros sistemas hospedero-parásito (e.g. Tully *et al.*, 1999; Sepúlveda *et al.*, 2004; Krkošek *et al.*, 2005, 2006). Dicho estudio ecológico también apoyaría futuros estudios en los que se emplee a los parásitos como bioindicadores del impacto antropogénico.

Bajo estos argumentos, los objetivos de este estudio fueron: describir la variación temporal de la prevalencia e intensidad promedio de la infestación y de la estructura comunitaria de copépodos parásitos de *S. annulatus*; identificar posibles factores bióticos y abióticos responsables de esa variación; y evaluar la asociación entre la carga de copépodos parásitos y el factor de condición del pez. Para desarrollar este trabajo de investigación se consideran tres hipótesis.

La primera hipótesis establece que en *S. annulatus* los niveles de infestación de sus copépodos parásitos tienen un patrón estacional, con valores altos durante la época más cálida del año. Igualmente, las comunidades son más diversas en los meses más cálidos. El fundamento proviene de experimentos en los que se ha visto una relación positiva entre el desarrollo de copépodos parásitos y la temperatura del agua (González y Carvajal, 2003; Costello, 2006), y de trabajos de campo en los que se ha encontrado una abundancia alta de copépodos parásitos en el verano (Schram *et al.*, 1998; Cavaleiro y Santos, 2009; Hayward *et al.*, 2009). Adicionalmente, se puede esperar un patrón estacional debido a que la temperatura del agua es una de las principales fuerzas encargadas de estructurar las comunidades de ectoparásitos de peces marinos (Rohde *et al.*, 1995; Poulin y Rohde, 1997; Luque *et al.*, 2004; Luque y Poulin, 2008).

La longitud del hospedero también es un factor relacionado altamente con la carga parasitaria. De acuerdo con Sasal *et al.* (1997), esta idea sigue la Teoría Biogeográfica de Islas de MacArthur y Wilson la cual predice más número de especies en islas más grandes. Aunque esto no es recurrente, existe alguna evidencia sobre la asociación positiva entre el tamaño de los peces y la infestación de copépodos parásitos (e.g. Hayward *et al.*, 1998; Timi y Lanfranchi, 2006; Brooker *et al.*, 2007; Barson *et al.*, 2008). Con base en esas observaciones, la segunda hipótesis es que la longitud corporal de *S. annulatus* influye en la ocurrencia y abundancia de sus copépodos parásitos.

En ictiología, el factor de condición es usado para comparar el “buen estado” de los peces y asume que los individuos más pesados de una determinada talla se encuentran en un

mejor estado fisiológico que los de menor peso (Bagenal, 1968). Con base en ello, la tercera hipótesis es que el factor de condición de *S. annulatus* es afectado negativamente por los copépodos parásitos. Aunque muchos estudios han fallado en detectar una asociación positiva entre la intensidad de la infestación y el factor de condición de peces silvestres (e.g. Jones *et al.*, 2006; Barson *et al.*, 2008; Butterworth *et al.*, 2008), este planteamiento es sostenido porque los parásitos, por su propio estilo de vida, siempre causan un perjuicio a sus hospederos en mayor o menor grado, y porque en la literatura se tienen datos confiables que demuestran claramente cómo los efectos del parasitismo comprometen severamente la salud de las poblaciones naturales de peces (e.g. Lemly y Esch, 1984).

### 3.2. Antecedentes

Los estudios que buscan un patrón en la distribución estacional de los parásitos de peces están basados en un considerable esfuerzo de muestreo. Sin embargo, a pesar de ello, algunas veces ese patrón no puede ser detectado. Por ejemplo, Goater y Jepps (2002) estudiaron la prevalencia e intensidad del copépodo parásito *Haemobaphes diceraus* Wilson, 1917, en la perca *Cymatogaster aggregata* Gibbons, 1854, a lo largo de un periodo de 10 meses en la Laguna Pipers, Nanaimo, Columbia Británica. A partir de un total de 421 percas examinadas, los autores encontraron que la prevalencia e intensidad media de *H. diceraus* fue de 10 % y  $1.2 \pm 0.5$ , respectivamente, y no observaron ningún patrón estacional en los niveles de infestación. De manera similar, durante un ciclo anual, Ohtsuka *et al.* (2007) investigaron la prevalencia e intensidad del copépodo *Phrixocephalus umbellatus* Shiino, 1956 en los ojos del lenguado Japonés en la parte oeste del Mar de Japón. Estos autores examinaron un total de 748 peces de los cuales solamente cinco individuos estuvieron infectados con *P. umbellatus*, siendo la prevalencia e intensidad bastante bajas, 0.67 % y 1.75, respectivamente.

Por otro lado, copépodos como *Lepeophtheirus salmonis* y *Caligus elongatus* sí han mostrado un patrón estacional en su distribución. Así lo observaron Schram *et al.* (1998) en su estudio sobre la ocurrencia de estos dos copépodos en el salmón *Salmo trutta* L. en un archipiélago al sur de Noruega que no se encuentra afectado por el cultivo de este pez, durante los años de 1992 a 1995. Los autores encontraron que la prevalencia e intensidad media de infección de ambas especies se incrementó en la primavera y declinó en el invierno. El 100 % de prevalencia fue alcanzado en 1993, 1994 y 1995 para *L. salmonis*, mientras la prevalencia de *C. elongatus* generalmente alcanzó un 90 %.

En la costa norte de Portugal, Cavaleiro y Santos (2009) encontraron que, de la fauna ectoparásita del lenguado *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758), los copépodos *Lepeophtheirus*

*pectoralis* (Müller, 1777) y *Acanthochondria cornuta* (Müller, 1776) presentaron estacionalidad, con ocurrencias durante todo el año de estudio, alcanzando la prevalencia y abundancia máxima en el verano debido probablemente al efecto de la temperatura y de la intensidad de luz.

Para aguas mexicanas poco se sabe sobre la variabilidad estacional de los parásitos de peces, particularmente de los copépodos. Hasta ahora, la evidencia proviene de las comunidades de helmintos. Por ejemplo, en Yucatán, Jiménez-García y Vidal-Martínez (2005) observaron que *Oligogonotylus manteri* Watson, 1976 (Digenea), parásito del cíclido *Cichlasoma urophthalmus* (Günther, 1862), tuvo un patrón estacional en las dinámicas de infección y ciclo de madurez. Aún cuando diferentes estadios (metacercarias, grávidas y no grávidas) de *O. manteri* se observaron durante todo un ciclo anual, sus niveles de infestación más altos ocurrieron alrededor de abril y junio (en peces silvestres y cultivados), tal vez porque en este periodo el hospedero tiene más actividad (alimentación, crecimiento, y reproducción) como una consecuencia del aumento de la temperatura del agua (Jiménez-García y Vidal-Martínez, 2005).

En Campeche Rodríguez-González y Vidal-Martínez (2008) sugieren que los parámetros de infección de los helmintos en el lenguado, *Symphurus plagiusa* (Linnaeus, 1766), son fuertemente estacionales debido a un efecto de “dilución” ocasionado por el incremento en las descargas de agua dulce de los ríos en época de lluvias, lo cual influiría negativamente en el caso de helmintos con un número relativamente bajo de formas infectivas, pero podría tener un efecto dispersivo en el caso de especies con gran cantidad de formas larvales.

En Guerrero, de los helmintos parásitos de *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844), pez conocido comúnmente como el dormilón gordo del Pacífico, al menos dos especies (*Echinochasmus leopoldinae* Scholz, Ditrich y Vargas-Vázquez, 1996 y *Neoechinorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978) exhibieron una variación temporal clara en la abundancia media entre las distintas épocas climáticas (Violante-González *et al.*, 2008). Ambas especies alcanzaron su abundancia media más alta durante la época de secas, debido quizás a que en esta época las condiciones ambientales son más estables, favoreciendo un mayor reclutamiento de etapas infectivas dada la disponibilidad más alta de hospederos intermedios (caracoles) (Violante-González *et al.*, 2008).

### 3.3. Materiales y métodos

#### 3.3.1. Muestra de hospederos

En total, 337 especímenes de *S. annulatus* fueron recolectados durante 11 meses de muestreo realizados entre febrero de 2007 y febrero de 2008 (los materiales y método del muestreo se describen en el primer capítulo): febrero 2007 (n = 51), marzo (n = 25), abril (n = 43), mayo (n = 6), junio (n = 6), agosto (n = 46), octubre (n = 45), noviembre (n = 44), diciembre (n = 43), enero (n = 10) y febrero 2008 (n = 18). Con los datos del primer muestreo, se realizó una curva de acumulación de especies de copépodos parásitos (suavizada con 1,000 repeticiones) para determinar el número de peces a muestrear en cada mes.

La longitud, peso y factor de condición de los peces hospederos fueron comparados entre los meses de muestreo por medio de la prueba de Kruskal-Wallis (con el método de Dunn como prueba *a posteriori*), y entre hospederos hembras y machos por medio de la prueba U de Mann-Whitney. Se determinó la relación entre la longitud y el peso usando las correlaciones por rangos de Spearman. Estas pruebas fueron elegidas porque los datos no siguieron una distribución normal y se ejecutaron en el software SigmaStat 3.0.

El factor de condición ( $K$ ) de Fulton se obtuvo siguiendo la siguiente fórmula:

$$K = \frac{(100)(W)}{L^3}$$

donde  $W$  es el peso corporal (g) y  $L$  es la longitud patrón (cm).

#### 3.3.2. Prevalencia e intensidad promedio de la infestación

De acuerdo con Bush *et al.* (1997), para cada especie de copépodo parásito se determinó la prevalencia (porcentaje de peces infestados dentro de la población muestreada) e intensidad promedio (número promedio de parásitos por pez infestado). Esos dos parámetros fueron usados para describir la variación temporal (entre los meses de muestreo) de las especies. Para detectar diferencias significativas en la prevalencia se usaron la prueba  $\chi^2$  (comparaciones entre todas las muestras) y la prueba exacta de Fisher (comparaciones entre dos muestras). Para detectar diferencias significativas en la intensidad promedio se usaron la prueba Kruskal-Wallis (comparaciones entre todas las muestras) y la prueba bootstrap- $t$  (comparaciones entre dos muestras, con 2000 simulaciones bootstrap). Se obtuvieron los intervalos de confianza al 95 % para cada parámetro parasitario, en el caso de la intensidad promedio los intervalos se calcularon con la técnica bootstrap (2000 simulaciones). La

agregación de cada especie se determinó por medio del índice de discrepancia “*D*” (distribución uniforme:  $D = 0$ , máximo teórico:  $D = 1$ ) (Poulin, 1993), el cual se calculó con la siguiente formula:

$$D = 1 - \frac{2 \sum_{i=1}^N \left( \sum_{j=1}^i x_j \right)}{\bar{x}N(N+1)}$$

donde  $x$  es el número de parásitos en el hospedero  $j$  y  $N$  el número de hospederos en la muestra.

Para determinar la posible relación entre el factor de condición  $K$  y la intensidad de la infestación se usaron gráficas de dispersión XY y un análisis de correlación por rangos de Spearman.

El análisis de regresión logística fue usado para comprobar si algún factor biótico (longitud y peso del hospedero) o abiótico (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua) estuvo asociado con la probabilidad de que un pez estuviera infestado por una especie de copépodo. Este análisis se hizo primero con todos los factores y después sólo con los factores que tuvieron un efecto significativo ( $P < 0.05$ ). Para determinar posibles asociaciones entre la intensidad de la infestación y los factores bióticos y abióticos se usaron gráficas de dispersión XY y análisis de correspondencias canónicas (ACC).

El ACC es una técnica de análisis multivariado desarrollada esencialmente para relacionar la composición de la comunidad con la variación conocida en el ambiente (Ter Braak, 1986). En el ACC se extraen ejes continuos de variación a partir de datos de abundancia de las especies, los cuales son escogidos a la luz de las variables ambientales conocidas al imponer la restricción extra que los ejes sean combinaciones lineales de las variables ambientales (Ter Braak, 1986). En el presente estudio, el ACC se hizo a partir de datos de abundancia de las especies más frecuentes y de datos de las variables ambientales los cuales fueron estandarizados al transformarlos a  $\log_{10}$ . Los resultados del CCA son representados por un diagrama que contiene las variables ambientales marcadas como flechas originadas en el centro de la gráfica y las especies marcadas con puntos. La longitud de la flecha es proporcional a la tasa de cambio de la variable; una flecha larga estaría indicando que la variable se correlaciona con la ordenación de los ejes y, por lo tanto, con la variación de la comunidad mostrada en la gráfica. La posición de los puntos de las especies en relación a las flechas indica la preferencia ambiental de las especies (Ter Braak, 1986).

La prueba  $\chi^2$  se desarrolló siguiendo las indicaciones de Zar (1999). La prueba de Kruskal-Wallis y las correlaciones por rangos de Spearman se ejecutaron en el software SigmaStat 3.0. La prueba exacta de Fisher, la prueba bootstrap-*t*, los intervalos de confianza y el índice *D*, se calcularon con el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa *et al.*, 2000). El ACC se hizo con el software MultiVariate Statistical Package (MVSP 3.13 Kovach, 2005). La significancia de todos los análisis estadísticos se estableció a  $P < 0.05$ .

### 3.3.3. Comunidad componente de copépodos parásitos

La comunidad componente es definida como el ensamble de poblaciones de todas las especies de parásitos en una población de hospederos de un mismo lugar y tiempo (Bush *et al.*, 1997; Poulin, 2007b). Para cada comunidad componente de copépodos parásitos (i.e. la muestra de cada mes) se obtuvo la riqueza de especies, el número de individuos, el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ):

$$H' = -\sum_{i=1}^S (pi)(\ln pi)$$

donde *S* es el número de especies y *pi* la proporción de individuos de la especie *i* respecto al total de individuos,

el índice de equidad de Pielou ( $J'$ ):

$$J' = H' / \log S$$

donde  $H'$  es el valor de la diversidad y *S* el número de especies, y el índice dominancia simple de Berger-Parker (*d*):

$$d = N_{\max} / N$$

donde  $N_{\max}$  es el número de individuos en la especie más abundante y *N* el número total de individuos de todas las especies (Magurran, 1988).  $H'$  y  $J'$  se calcularon con la ayuda del software PRIMER 6.0.

### 3.3.4. Infracomunidades de copépodos parásitos

Una infracomunidad se define como el ensamble de todas las especies de parásitos en un individuo hospedero (Bush *et al.*, 1997; Poulin 2007b). En este estudio, para cada una de las infracomunidades se obtuvieron los siguientes descriptores: riqueza de especies, número de individuos, índice de diversidad de Brillouin (*HB*) -el cual se recomienda para comunidades censadas completamente (Poulin, 1996):

$$HB = 1/N \log_e (N/N_1!N_2!\dots N_S !)$$

donde *N* es el número total de especies parásitas y *N*<sub>1</sub>, *N*<sub>2</sub>, *N*<sub>3</sub>,...*S* es el número de parásitos de cada especie 1, 2, 3,... *S*; y el índice de dominancia simple (*d*) de Berger-Parker. Para detectar posibles diferencias significativas de esos descriptores infracomunitarios entre los meses de muestreo se recurrió a la prueba de Kruskal-Wallis dada la falta de normalidad y homocedasticidad en la distribución de los datos.

Para detectar diferencias significativas en la riqueza de especies y en el número de individuos entre hospederos hembras y machos se usó la prueba *U* de Mann-Whitney. Por medio de gráficas de dispersión *XY* y de análisis de correlación por rangos de Spearman se detectó si alguno de los factores bióticos o abióticos estuvo asociado de manera significativa con la riqueza de especies y el número de individuos. De la misma manera se buscó una posible asociación entre el factor de condición *K* del hospedero y el número de individuos.

Se calculó la frecuencia de dominancia y co-dominancia numérica (con una o más especies) de las especies de copépodos parásitos en cada mes de muestreo. Es decir, se cuantificaron las infracomunidades en las que cada especie resultó con mayor número de individuos (dominancia), así como las infracomunidades en las que el número mayor de individuos de dos o más especies fue el mismo (co-dominancia).

El índice *HB* se calculó con la ayuda del software PRIMER 6.0. Las correlaciones por rangos de Spearman y la prueba de Kruskal-Wallis se hicieron mediante el software SigmaStat 3.0. La significancia de los análisis estadísticos se estableció a  $P < 0.05$ .

### 3.4. Resultados

#### 3.4.1. Descripción de las variables ambientales

De los parámetros del agua registrados, la temperatura y el oxígeno disuelto mostraron las variaciones más notables (Figura 3.1). La temperatura varió entre 19° C (febrero 2007) y 32° C (junio, agosto y octubre). La concentración de oxígeno disuelto varió de 2.2 mg/l (noviembre) a 8.8 mg/l (febrero 2008). La salinidad más baja fue de 32 (agosto) y la más alta de 39 (enero y febrero 2008) (Figura 3.1). En la mayoría de los meses el pH se mantuvo entre 8.2 y 8.6 (Figura 3.1).

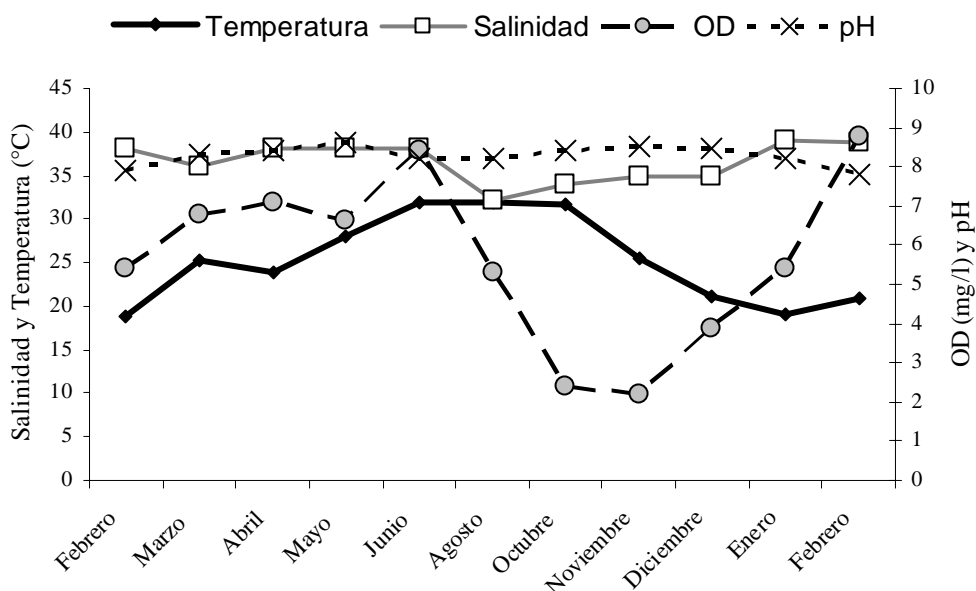


Figura 3.1. Variación temporal (de febrero 2007 a febrero 2008) de la temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto (OD) y pH del agua del sistema lagunar Santa María La Reforma.

#### 3.4.2. Hospederos

De acuerdo a una curva de acumulación de especies (Figura 3.2) realizada con datos obtenidos a partir de los 51 peces capturados en el primer muestreo, se estimó que 40 peces son suficientes para encontrar el número máximo de especies de copépodos parásitos alojados en la población hospedera de *S. annulatus*.

En la muestra total ( $n = 337$ ), los peces variaron en longitud de 7.9 a 33.5 cm ( $\bar{x} = 15.9 \pm 4.04$  D.E.), en peso de 23.5 a 1,653.5 g ( $\bar{x} = 254.2 \pm 204.8$  D.E.) y en el factor de condición  $K$  de 3 a 18.4 ( $\bar{x} = 5.8 \pm 2.1$  D.E.). Las distribuciones de esos datos se representan



en los diagramas de cajas de la Figura 3.3. De acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis, las tres características de los peces variaron significativamente entre los meses de muestreo (para la longitud  $H = 66.14$ ,  $P < 0.001$ ; para el peso  $H = 43.35$ ,  $P < 0.001$ ; y para el factor de condición  $H = 169.59$ ,  $P < 0.001$ ). La prueba *a posteriori* indicó que las siguientes variaciones fueron significativas. La longitud en noviembre fue significativamente menor que en febrero, marzo, abril, mayo y diciembre de 2007 ( $P < 0.05$ ). El peso en noviembre fue significativamente menor que en diciembre ( $P < 0.05$ ). El factor de condición en noviembre fue significativamente mayor que en los meses restantes de 2007, con la excepción de octubre ( $P < 0.05$ ). También el factor de condición en octubre de 2007 y enero y febrero de 2008 fue significativamente mayor que en febrero, marzo, abril y mayo de 2007 ( $P < 0.05$ ).

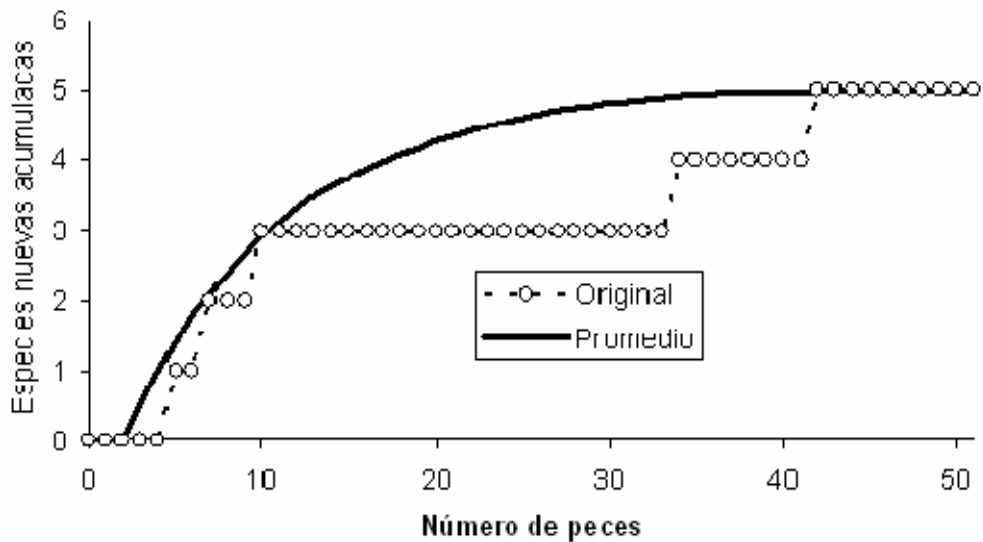


Figura 3.2. Curva de acumulación de especies de copépodos parásitos en el botete diana. Se muestra la curva original y la curva suavizada con el promedio de 1000 ordenaciones al azar.

A partir de la muestra total de *S. annulatus* se vio que la longitud tuvo una correlación positiva significativa con el peso ( $r = 0.896$ ,  $P < 0.0001$ ). Al analizar cada muestra por separado también se vio esa asociación positiva significativa entre la longitud y el peso (Tabla 3.1).

De la muestra total ( $n = 337$ ), a 332 peces se les determinó el sexo, obteniéndose 173 ♀♀ y 159 ♂♂. Las hembras variaron en longitud de 7.9 a 33.5 cm ( $\bar{x} = 16.3 \pm 4.4$  D.E.), en peso de 29.9 a 1,653.5 g ( $\bar{x} = 280.9 \pm 246.4$  D. E.) y en el factor de condición  $K$  de 3 a 13.1 ( $\bar{x} = 5.7 \pm 1.9$  D.E.). Los machos variaron en longitud de 7.9 a 27 cm ( $\bar{x} = 15.4 \pm 3.6$  D.E.),

en peso de 23.5 a 1,026.4 g ( $\bar{X} = 221.9 \pm 143.3$  D.E.) y en el factor de condición  $K$  de 3.2 a 18.4 ( $\bar{X} = 5.8 \pm 2.3$  D.E.). Según la prueba  $U$  de Mann-Whitney, no hubo diferencias significativas en la longitud ( $T = 25038.5$ ,  $P > 0.05$ ) y factor de condición ( $T = 26991$ ,  $P > 0.05$ ) entre hembras y machos de la muestra total, pero el peso sí resultó significativamente mayor en las hembras que en los machos ( $T = 24550.5$ ,  $P < 0.05$ ).

**Tabla 3.1.** Coeficiente de correlación de Spearman entre la longitud y el peso de los peces en cada mes (febrero de 2007 a febrero de 2008).

Muestra	n	Longitud vs Peso
Febrero	51	0.882**
Marzo	25	0.961**
Abril	43	0.990**
Mayo	6	1.000*
Junio	6	0.943*
Agosto	46	0.871**
Octubre	45	0.958**
Noviembre	44	0.889**
Diciembre	43	0.742**
Enero	10	0.915**
Febrero	18	0.798**

\*\*  $P < 0.0001$

\*  $P < 0.05$

En la mayoría de los meses de muestreo no hubo diferencias significativas en la longitud, peso y factor de condición entre ambos sexos, solamente en las muestras de agosto y octubre se encontró que la longitud y el peso de las hembras fue significativamente mayor que en los machos (Tabla 3.2) (comparación de la longitud en agosto y octubre:  $t = 2.06$ ,  $P < 0.05$  y  $T = 567.5$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente; comparación del peso en agosto y octubre:  $T = 496.0$ ,  $P < 0.05$  y  $T = 572.0$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente).

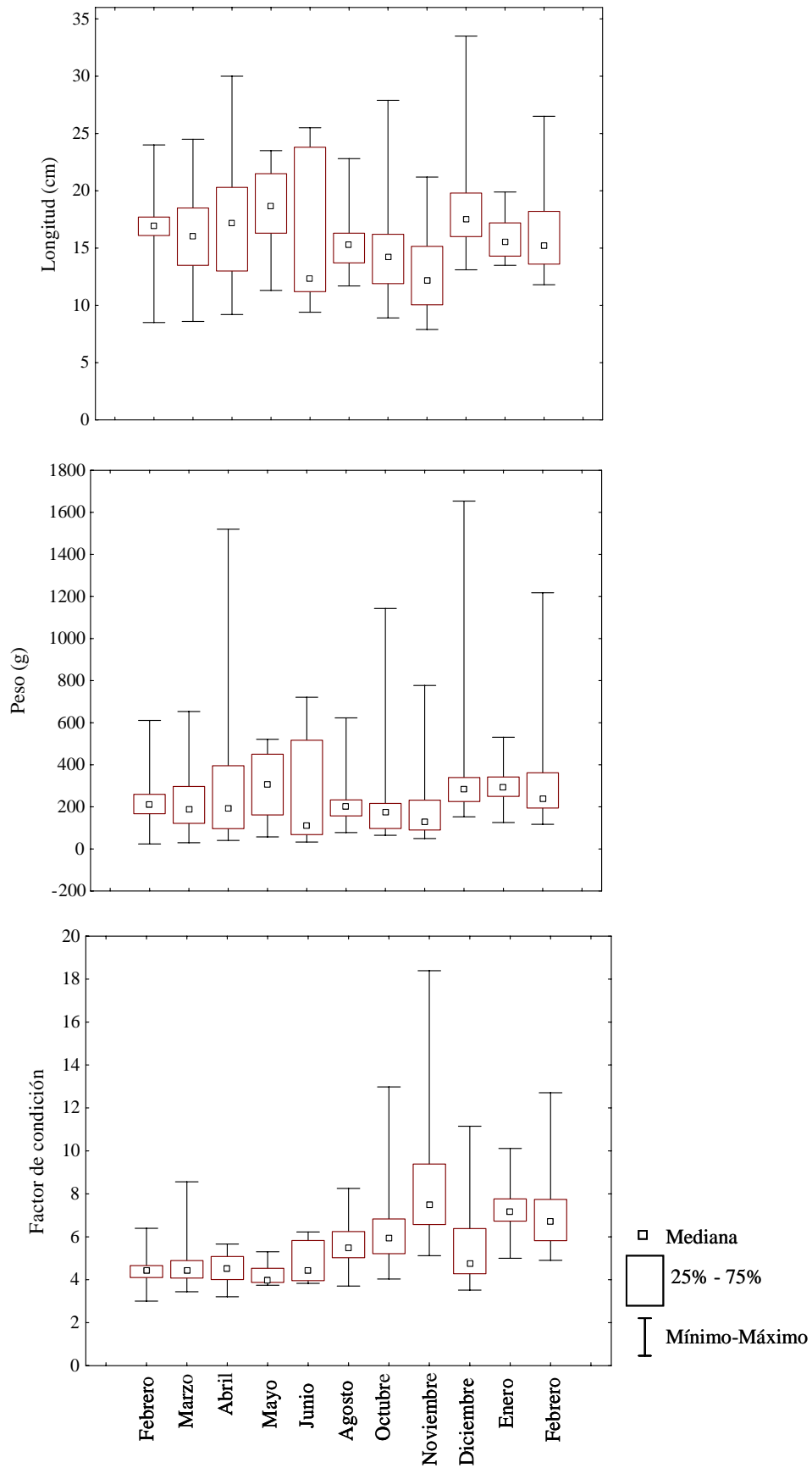


Figura 3.3. Distribución de los datos de longitud, peso y factor de condición  $K$  de *Spherooides annulatus* de febrero de 2007 a febrero de 2008 en el sistema lagunar Santa María La Reforma.

**Tabla 3.2.** Promedio de la longitud, peso y factor de condición de los peces hembras y machos en cada muestra (de febrero 2007 a febrero 2008). Los pares de datos en negritas resultaron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

Muestra	Sexo	n	Longitud (cm)	Peso (g)	Factor de condición
Febrero	♀	23	16.9	229.6	4.6
	♂	28	16.4	213.8	4.4
Marzo	♀	13	15.9	227.8	4.4
	♂	12	16.1	225.4	4.9
Abril	♀	25	16.2	259.9	4.5
	♂	18	18.3	325.8	4.6
Mayo	♀	4	18.1	297.9	4.3
	♂	2	18.9	306.4	4.1
Junio	♀	3	14.8	210.5	4.5
	♂	3	16.7	310.9	5.0
Agosto	♀	18	<b>16.0</b>	<b>248.6</b>	5.7
	♂	26	<b>14.6</b>	<b>182.6</b>	5.7
Octubre	♀	19	<b>16.8</b>	<b>324.9</b>	6.0
	♂	26	<b>13.1</b>	<b>154.3</b>	6.4
Noviembre	♀	25	12.9	192.2	8.2
	♂	19	12.5	180.5	8.9
Diciembre	♀	27	19.2	422.0	5.4
	♂	16	17.4	276.1	5.4
Enero	♀	5	15.1	234.4	6.4
	♂	2	16.5	359.4	7.7
Febrero	♀	11	16.6	364.6	7.3
	♂	7	15.2	264.3	7.3

### 3.4.3. Prevalencia e intensidad de la infestación de copépodos parásitos en *Sphoeroides annulatus*

A partir de los 337 peces se encontró que las especies de copépodos parásitos con mayor prevalencia e intensidad promedio fueron *L. simplex* (58.8 % y 4.2, respectivamente), *P. diceraus* (52.5 % y 3.4, respectivamente) y *C. serratus* (35.0 % y 2.1, respectivamente); por el contrario, esos parámetros fueron más bajos en *A. zairae* (13.9 % y 1.3, respectivamente) y *Parabrachiella* sp. (6.2 % y 1.1, respectivamente). En cada mes de muestreo sucedió lo mismo, *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* registraron la mayor prevalencia e intensidad, y *A. zairae* y sobre todo *Parabrachiella* sp. ocurrieron raramente

(Figura 3.4). Consecuentemente, estas dos últimas especies fueron excluidas de los análisis estadísticos.

A partir de los valores graficados en la Figura 3.4 es posible apreciar que la única especie en seguir un patrón estacional fue *L. simplex*, pues en febrero–marzo de 2007 (meses con temperaturas bajas, Figura 3.1) su prevalencia fue de 16–20 %, después aumentó a 87–93 % en agosto y octubre (meses con temperaturas altas, Figura 3.1) y disminuyó a 40–28 % en enero–febrero de 2008 (meses con temperaturas bajas, Figura 3.1) (Figura 3.5). La intensidad promedio de *L. simplex* también fue mayor en agosto y octubre (variando entre 4.1 y 6) en comparación con febrero-marzo de 2007 y enero-febrero de 2008 (variando entre 1.7 y 2.2) (Figura 3.6). Cabe apuntar que en diciembre también se observó un valor relativamente alto (5.1) en la intensidad promedio de *L. simplex* (Figura 3.6).

Excepto por una disminución notable en noviembre (18 %), la prevalencia de *P. diceraus* fue casi constante durante la mayor parte del ciclo anual, variando entre 50 y 67 % (Figura 3.5). La intensidad promedio de esta especie varió entre 1.4 (febrero 2008) y 6.7 (junio) (Figura 3.6). La prevalencia e intensidad promedio de *C. serratus* tampoco mostraron una estacionalidad clara; su prevalencia varió entre 14 % (febrero 2007) y 70 % (enero) y su intensidad promedio entre 1 (febrero 2007) y 5 (octubre).

La prueba  $\chi^2$  indicó que la prevalencia de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* varió significativamente entre los meses de muestreo (para *L. simplex*:  $\chi^2 = 104.4$ ,  $P < 0.01$ ; para *P. diceraus*  $\chi^2 = 37.3$ ,  $P < 0.01$ ; y para *C. serratus*  $\chi^2 = 52.9$ ,  $P < 0.01$ ). Por lo tanto, se hicieron comparaciones pareadas usando la prueba exacta de Fisher para detectar las muestras que variaron significativamente (Anexos I, II y III). De esta manera, en el caso de *L. simplex* (Figura 3.5) se encontró que su prevalencia en agosto y octubre (meses con temperaturas altas) fue significativamente mayor que en febrero 2007, marzo, abril, noviembre, enero y febrero 2008 (meses con temperaturas relativamente bajas). Respecto a *P. diceraus*, su prevalencia en noviembre fue significativamente más baja que en el resto de los meses, con excepción de mayo y febrero 2008 (Figura 3.5). En el caso de *C. serratus*, su prevalencia en diciembre fue significativamente más alta que en el resto de los meses (excepto por junio, enero y febrero 2008); por el contrario, su prevalencia en febrero 2007 fue significativamente más baja que en el resto de los meses (excepto por marzo, mayo y octubre) (Figura 3.5).

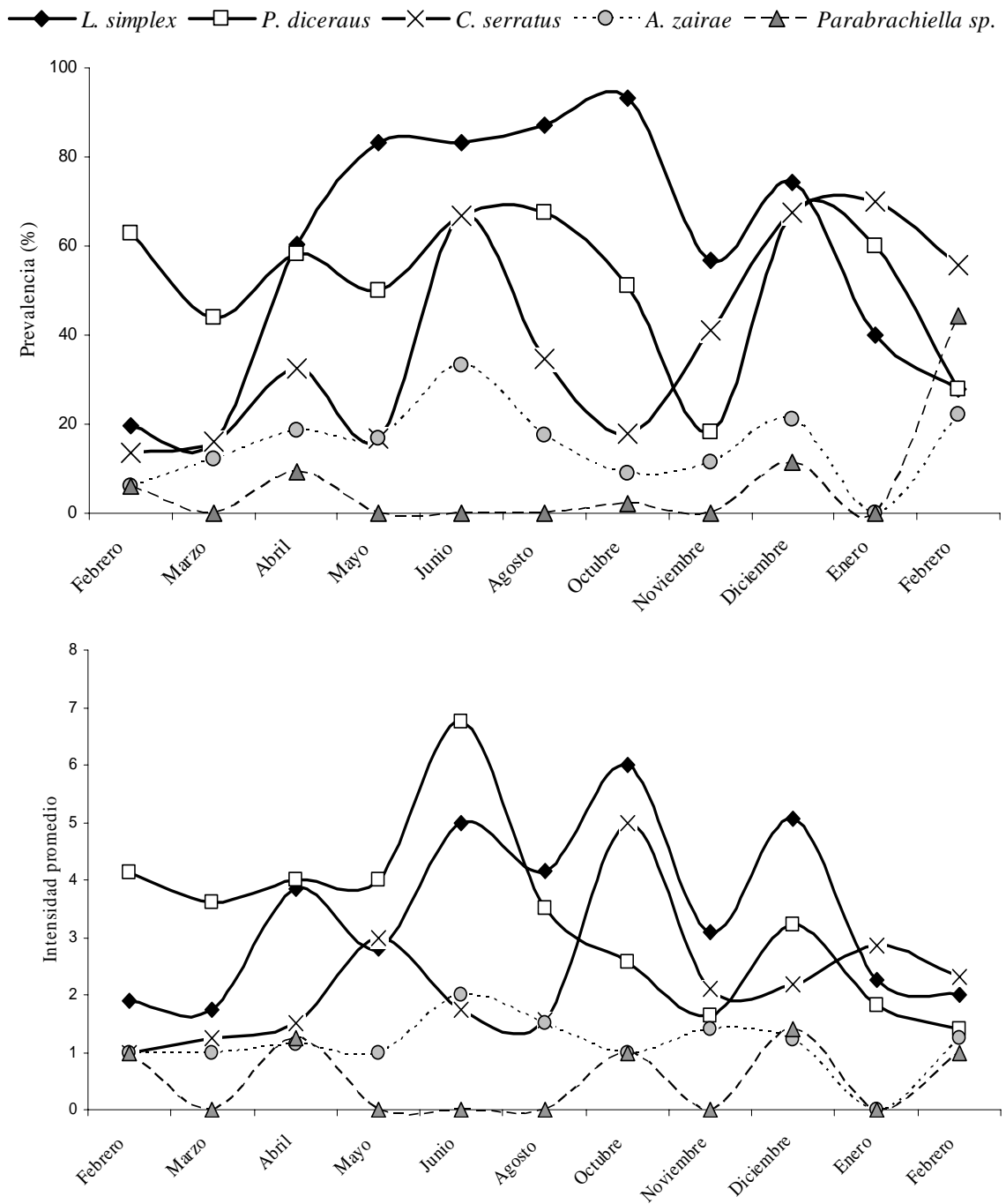


Figura 3.4. Prevalencia e intensidad promedio de la infestación de las especies de copépodos parásitos de *Sphoeroides annulatus* en cada mes de muestreo, de febrero 2007 a febrero 2008 en el sistema lagunar Santa María La Reforma.

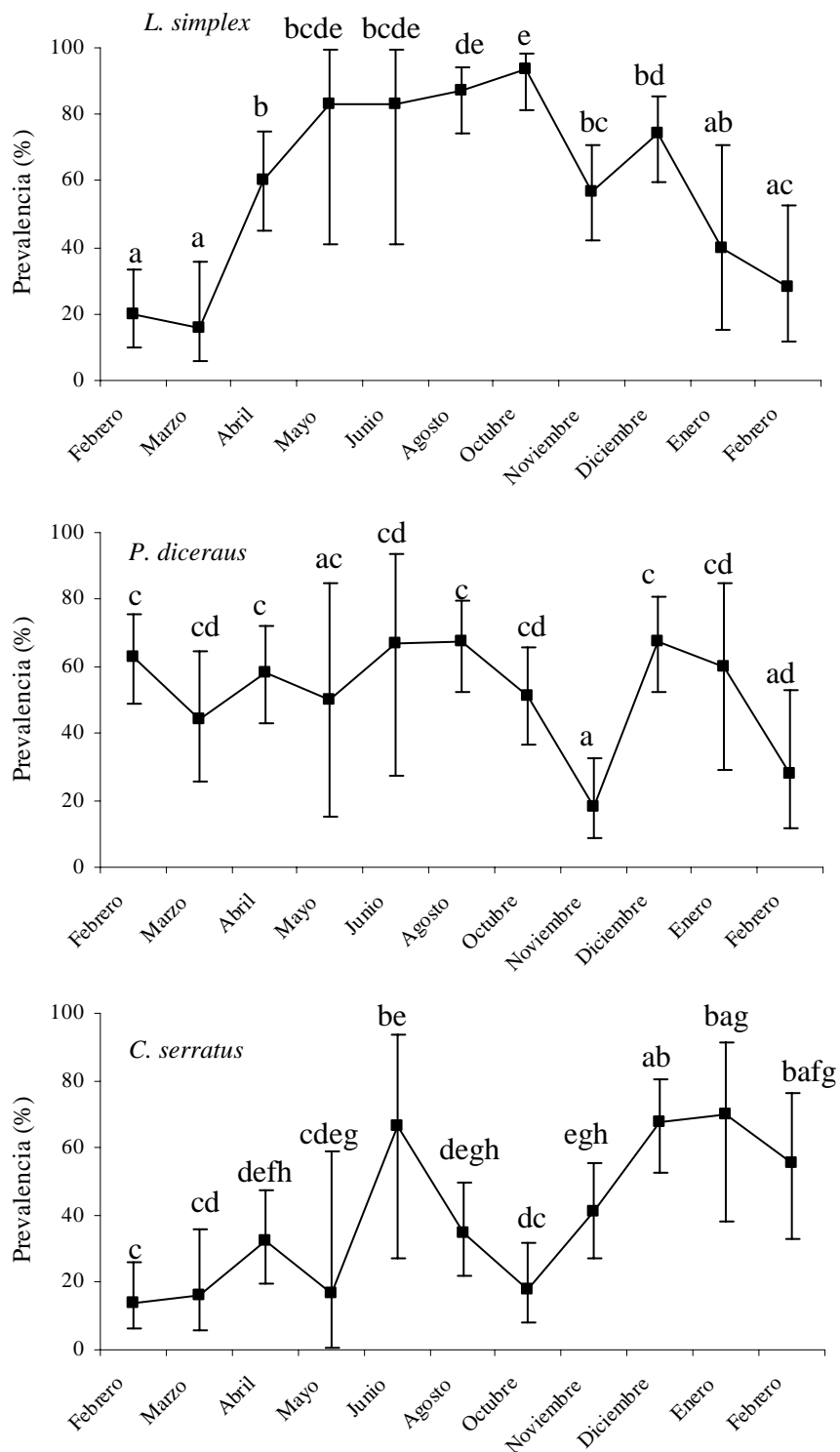


Figura 3.5. Prevalencia de *Lepeophtheirus simplex*, *Pseudochondracanthus diceraus* y *Caligus serratus* en *Sphoeroides annulatus* en cada mes de muestreo, de febrero 2007 a febrero 2008. Los meses que comparten al menos una misma letra no variaron significativamente entre si (prueba exacta de Fisher). Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

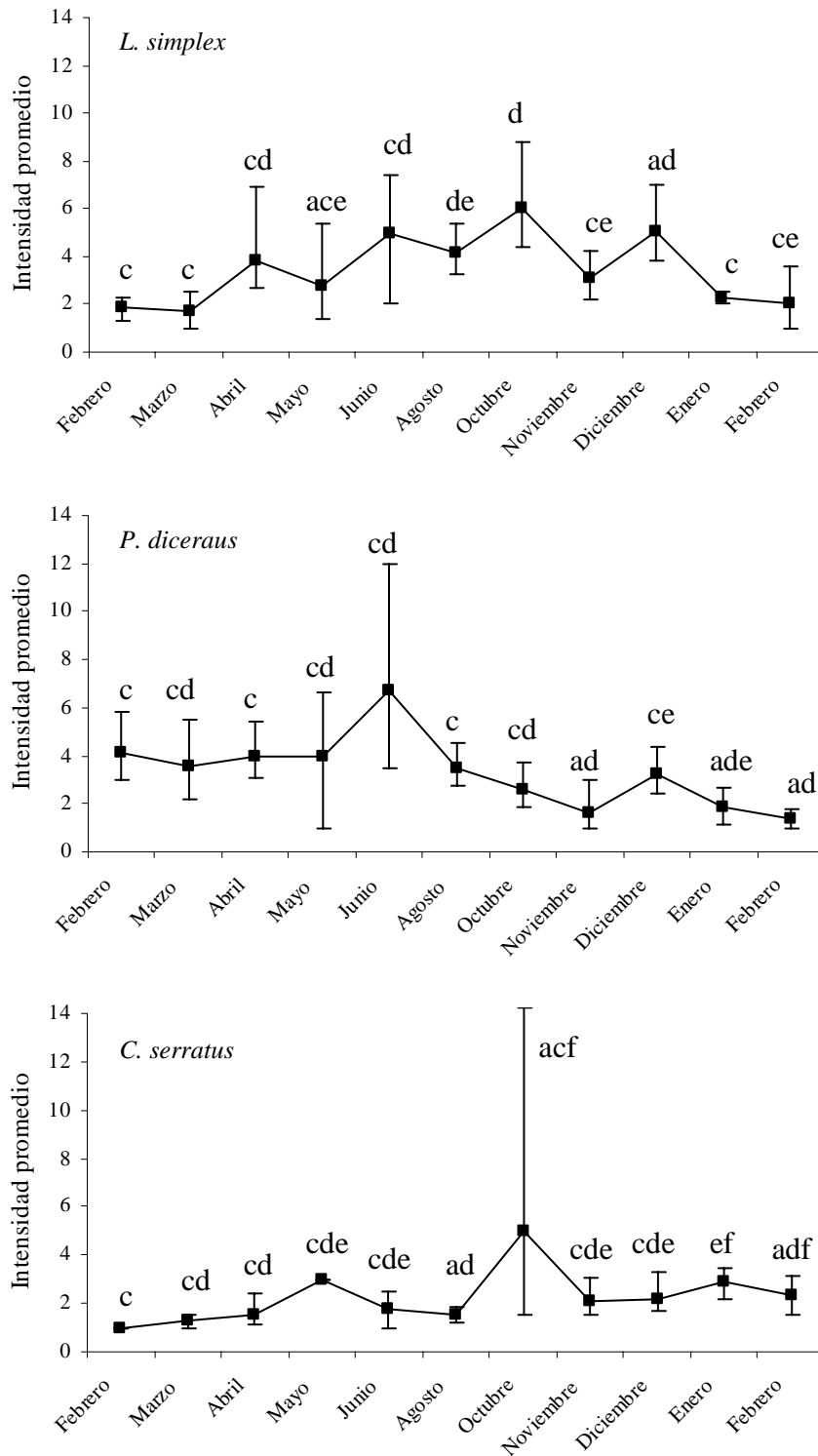


Figura 3.6. Intensidad promedio de *Lepeophtheirus simplex*, *Pseudochondracanthus diceraus* y *Caligus serratus* en *Sphaeroides annulatus* en cada mes de muestreo, de febrero 2007 a febrero 2008. Los meses que comparten al menos una misma letra no variaron significativamente entre si (prueba bootstrap-*t*). Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.



La prueba de Kruskal-Wallis ( $H$ ) indicó que la intensidad de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* varió significativamente entre los meses de muestreo (para *L. simplex*:  $H = 22.4$ ,  $P < 0.05$ ; para *P. diceraus*  $H = 20.5$ ,  $P < 0.05$ ; y para *C. serratus*  $H = 20.8$ ,  $P < 0.05$ ). Con la prueba bootstrap- $t$  se identificaron las muestras entre las cuales ocurrieron esas diferencias significativas (Anexos IV, V y VI). La intensidad promedio de *L. simplex* fue significativamente mayor en agosto y octubre comparado con febrero-marzo 2007 y enero-febrero 2008. Aunque también la intensidad de *L. simplex* en diciembre resultó significativamente mayor que en febrero-marzo 2007 y enero-febrero 2008. La intensidad promedio de *P. diceraus* en noviembre, enero y febrero 2008 fue significativamente menor que en febrero 2007, abril y agosto. Además, la intensidad promedio de *P. diceraus* en diciembre fue significativamente mayor que en noviembre y febrero 2008. La intensidad promedio de *C. serratus* en enero fue significativamente mayor que en febrero 2007, marzo, abril y agosto; asimismo, la intensidad de esta especie en febrero 2007 fue significativamente menor que en agosto, enero y febrero 2008.

Cuando todos los peces se reunieron en un mismo análisis no se encontraron diferencias significativas en la prevalencia e intensidad de *L. simplex* y *C. serratus* entre hospederos hembras y machos (Figura 3.7); tampoco hubo diferencias en la prevalencia de *P. diceraus* pero su intensidad promedio resultó significativamente más alta en los hospederos machos (Figura 3.7) (prueba exacta de Fisher para *L. simplex*:  $P = 0.578$ , para *P. diceraus*:  $P = 0.379$  y para *C. serratus*:  $P = 0.358$ . Prueba bootstrap- $t$  para *L. simplex*:  $t = 0.02$ ,  $P > 0.05$ ; para *P. diceraus*:  $t = -2.051$ ,  $P < 0.05$ ; y para *C. serratus*:  $t = 0.988$ ,  $P > 0.05$ ). Cuando cada mes de muestreo se analizó por separado no se detectaron diferencias significativas en la prevalencia e intensidad de las tres especies de copépodos entre hospederos hembras y machos (Anexo VII), excepto por la muestra de febrero 2007 en la cual la prevalencia de *P. diceraus* fue significativamente mayor en las hembras (78 %) que en los machos (50 %) (prueba exacta de Fisher  $P = 0.047$ ).

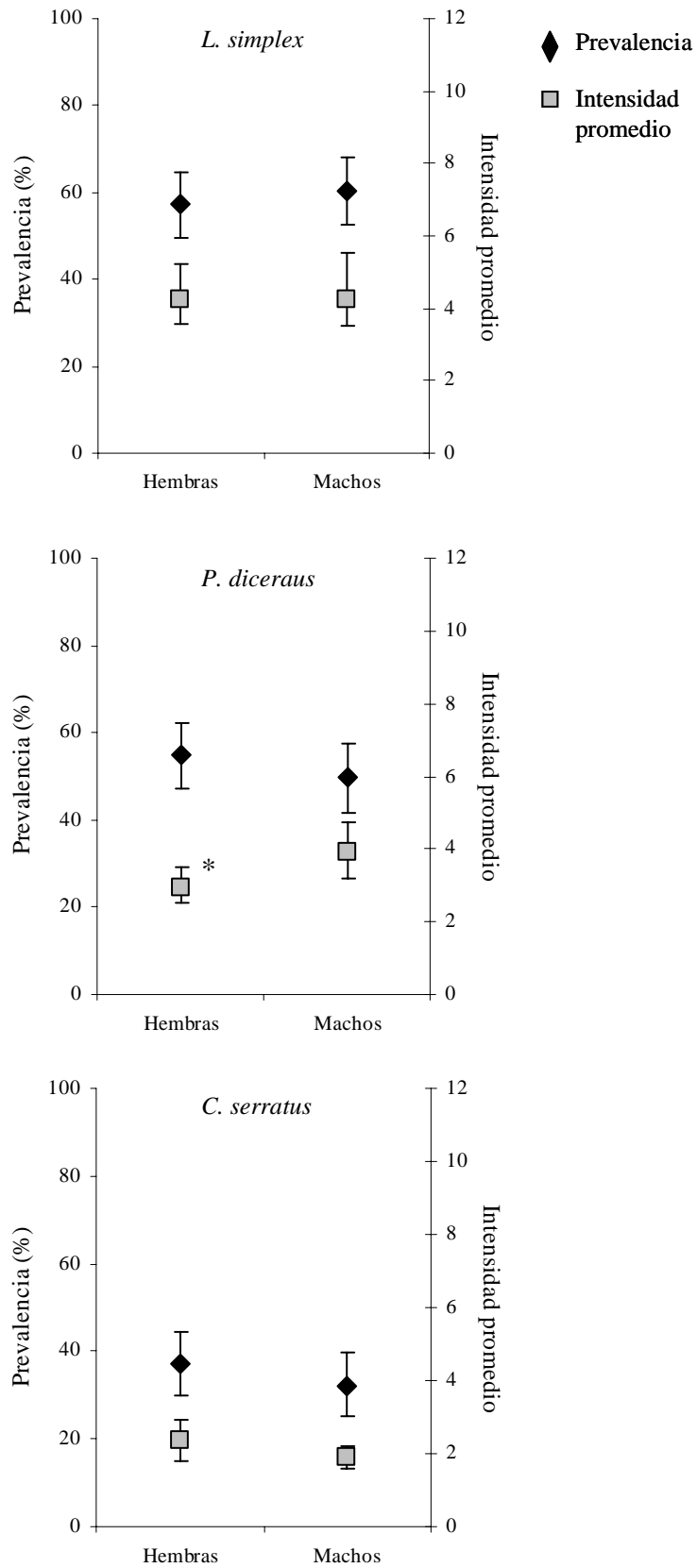


Figura 3.7. Prevalencia e intensidad de la infestación de *Lepeophtheirus simplex*, *Pseudochondracanthus diceraus* y *Caligus serratus* en hospederos hembras y machos de la muestra total (n = 332) de *Sphaeroides annulatus* del sistema lagunar Santa María La reforma. (\* $P < 0.05$ ).

Por medio del análisis de regresión logística múltiple (Tablas 3.3 a 3.5), y juntando los datos de todos los meses de muestreo, se encontró que la longitud del hospedero se asoció positiva y significativamente con la probabilidad de que un pez estuviera infestado por cualquiera de las tres especies (*L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus*) (en este análisis no se incluyó el peso del hospedero dada su correlación alta con la longitud). La temperatura del agua sólo tuvo una asociación positiva significativa con la probabilidad de encontrar a *L. simplex*. Además, se encontraron asociaciones negativas entre la concentración de oxígeno disuelto y la prevalencia de *L. simplex* (Tabla 3.3) y entre la salinidad y la prevalencia de *P. diceraus* (Tabla 3.4).

**Tabla 3.3.** Probabilidad de que un pez *Sphoeroides annulatus* esté infestado con *Lepeophtheirus simplex* a partir de variables bióticas y abióticas (variables independientes) de la muestra total. Se asume que una variable afecta la prevalencia de la infestación cuando  $P < 0.05$  (resultados de la regresión logística).

Variable independiente	Coficiente	Error estándar	Estadístico Wald	P
Constante	-8.906	1.219	53.362	<0.001
Talla del hospedero	0.243	0.0417	33.891	< 0.001
Temperatura del agua	0.258	0.0341	57.290	< 0.001
Oxígeno disuelto	-0.182	0.0614	8.829	0.003

Variable independiente	Odds Ratio	5% conf. inferior	95% conf. superior
Constante	0.000136	0.0000124	0.00148
Talla del hospedero	1.275	1.175	1.384
Temperatura del agua	1.295	1.211	1.385
Oxígeno disuelto	0.833	0.739	0.940

**Tabla 3.4.** Probabilidad de que un pez *Sphoeroides annulatus* esté infestado con *Pseudochondracanthus diceraus* a partir de variables bióticas y abióticas (variables independientes) de la muestra total. Se asume que una variable afecta la prevalencia de la infestación cuando  $P < 0.05$  (resultados de la regresión logística).

Variable independiente	Coficiente	Error estándar	Estadístico Wald	P
Constante	2.063	1.182	1.297	0.225
Talla del hospedero	0.175	0.0332	27.890	<0.001
Salinidad del agua	-0.131	0.0498	6.911	0.009

Variable independiente	Odds Ratio	5% conf. inferior	95% conf. superior
Constante	7.873	0.226	274.428
Talla del hospedero	1.191	1.116	1.271
Salinidad del agua	0.877	0.796	0.967

**Tabla 3.5.** Probabilidad de que un pez *Sphoeroides annulatus* esté infestado con *Caligus serratus* a partir de variables bióticas y abióticas (variables independientes) de la muestra total. Se asume que una variable afecta la prevalencia de la infestación cuando  $P < 0.05$  (resultados de la regresión logística).

Variable independiente	Coficiente	Error estándar	Estadístico Wald	<i>P</i>
Constante	-2.665	0.513	27.021	<0.001
Talla del hospedero	0.127	0.0305	17.215	< 0.001

Variable independiente	Odds Ratio	5% conf. inferior	95% conf. superior
Constante	0.0696	0.0255	0.190
Talla del hospedero	1.135	1.069	1.205

Para eliminar el efecto de la estacionalidad en las asociaciones encontradas entre la longitud del hospedero y la prevalencia, se hicieron análisis nuevos con datos de las muestras entre las cuales no hubo diferencias significativas en la prevalencia. De esta manera se vio que la longitud del hospedero solamente afectó positiva y significativamente la prevalencia de *P. diceraus* y *C. serratus* (Tabla 3.6).

**Tabla 3.6.** Probabilidad de que un pez *Sphoeroides annulatus* esté infestado con *Lepeophtheirus simplex*, *Pseudochondracanthus diceraus* o *Caligus serratus* a partir de la longitud del hospedero (variable independiente) y sin el efecto de la estacionalidad. Se asume que una variable afecta la prevalencia de la infestación cuando  $P < 0.05$  (resultados de la regresión logística).

	Variable independiente	Coficiente	Error estándar	Estadístico Wald	<i>P</i>
<i>L. simplex</i>	Constante	1.507	0.772	3.807	0.051
	Talla del hospedero	0.00122	0.00477	0.065	0.798
<i>P. diceraus</i>	Constante	-0.659	0.485	1.849	0.174
	Talla del hospedero	0.0074	0.00297	6.194	0.013
<i>C. serratus</i>	Constante	-2.329	0.549	17.989	<0.001
	Talla del hospedero	0.0086	0.00339	6.391	0.011

	Variable independiente	Odds Ratio	5% conf. inferior	95% conf. superior
<i>L. simplex</i>	Constante	4.513	0.993	20.505
	Talla del hospedero	1.001	0.992	1.011
<i>P. diceraus</i>	Constante	0.517	0.200	1.338
	Talla del hospedero	1.007	1.002	1.013
<i>C. serratus</i>	Constante	0.098	0.332	0.283
	Talla del hospedero	1.009	1.002	1.015

Al reunir los datos de todos los meses de muestreo, las gráficas de dispersión indicaron que no hubo una relación clara entre la intensidad de la infestación de cada una de las especies de copépodos (*L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus*) y los factores bióticos y abióticos (Figuras 3.8 a 3.10).

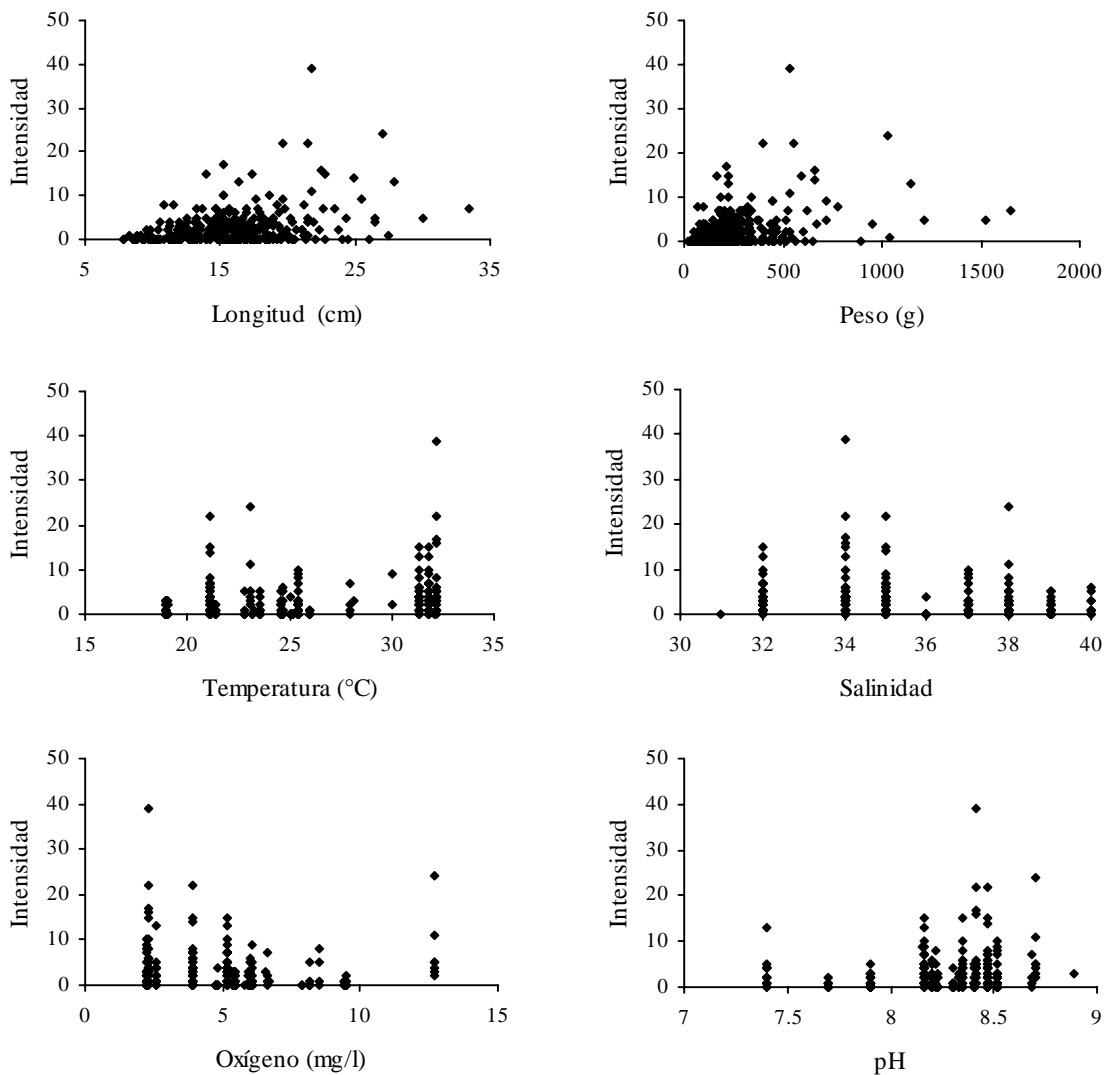


Figura 3.8. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre la intensidad de *Lepeophtheirus simplex* y los factores bióticos (longitud y peso del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua).

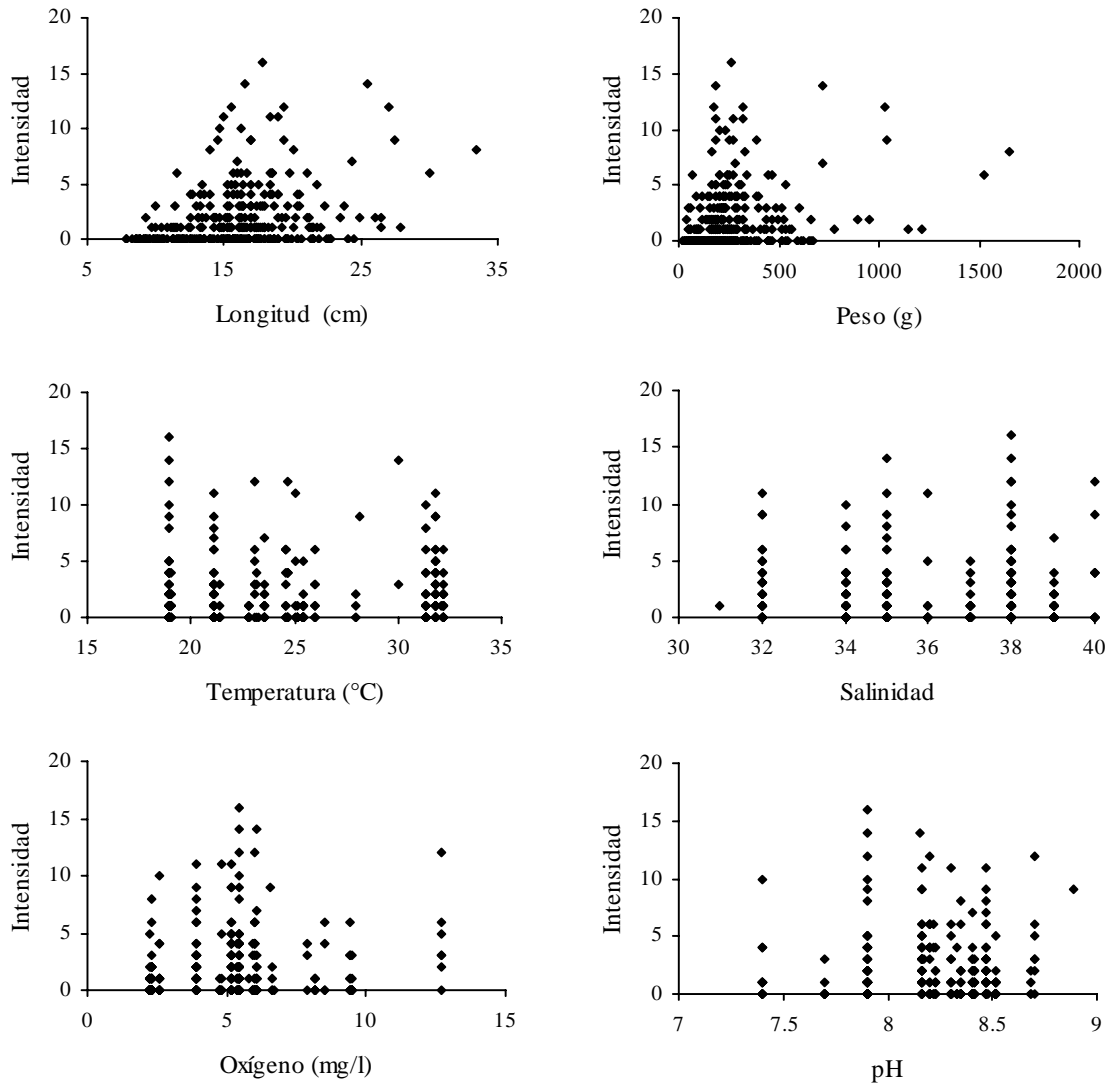


Figura 3.9. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre la intensidad de *Pseudochondracanthus diceraus* y los factores bióticos (longitud y peso del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua).

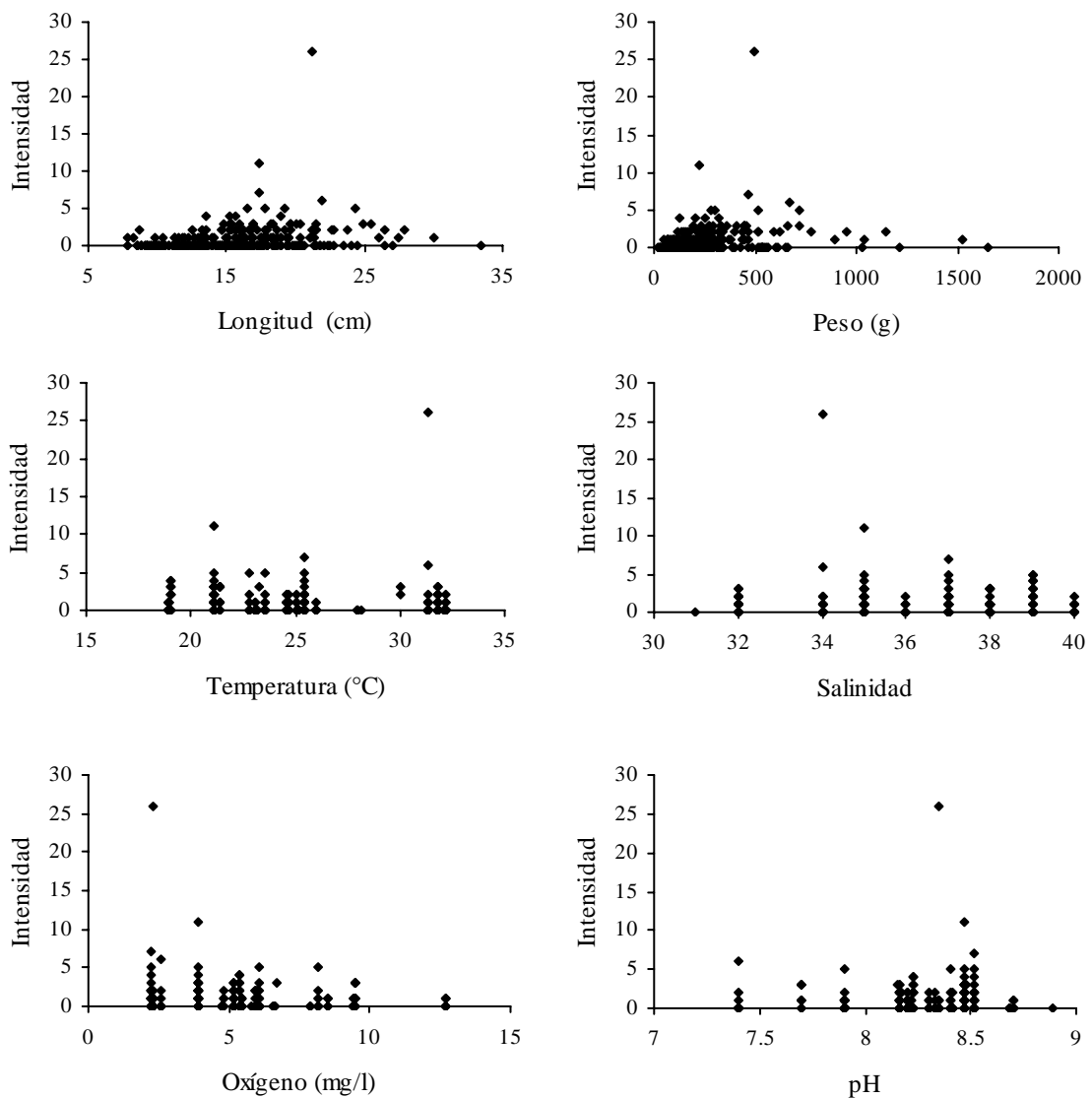
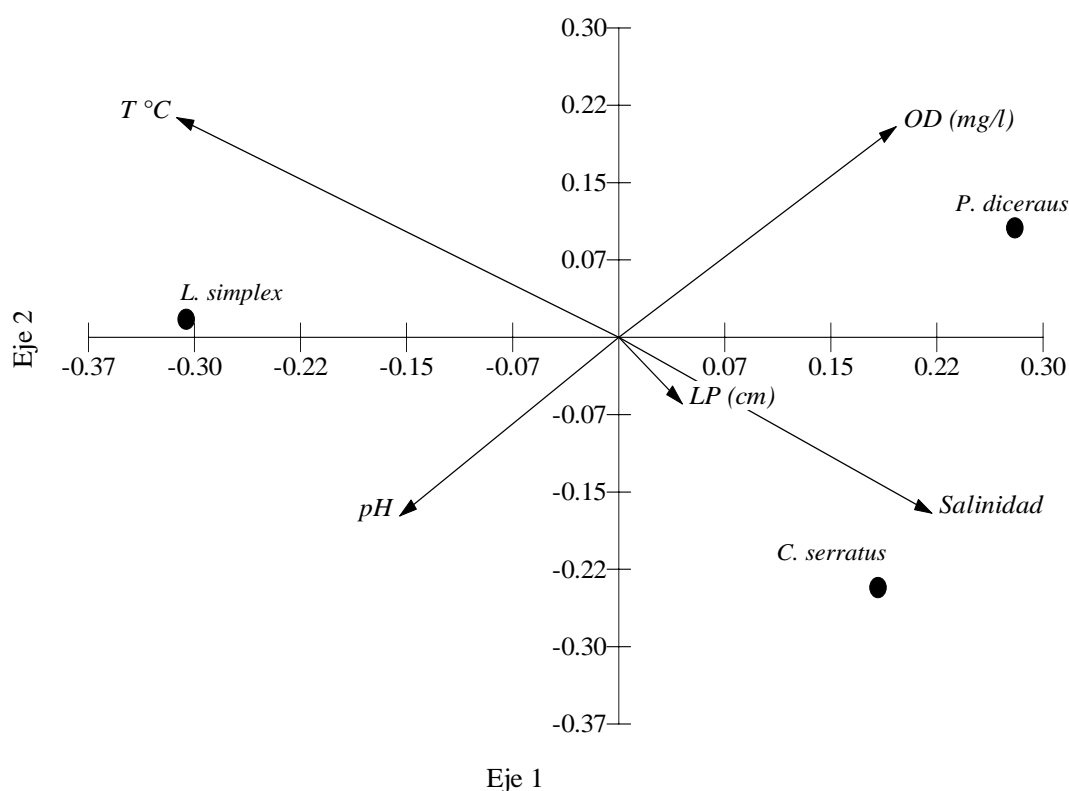


Figura 3.10. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre la intensidad de *Caligus serratus* y los factores bióticos (longitud y peso del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua).

El análisis de correspondencias canónicas explicó el 49.4 % de la relación entre las especies de copépodos y cinco variables ambientales (Tabla 3.7) (el peso del hospedero no se incluyó para evitar multicolinealidad), de las cuales la temperatura del agua fue el factor más influyente en la intensidad de *L. simplex*; mientras que la intensidad de *P. diceraus* y *C. serratus* resultaron más influenciadas por el oxígeno y la salinidad del agua, respectivamente (Figura 3.11). Contrario a lo esperado, el análisis de correspondencias canónicas indicó que la longitud del hospedero fue poco influyente en la intensidad de los parásitos (Figura 3.11).

**Tabla 3.7.** Autovalores del análisis de correspondencias canónicas

	Eje 1	Eje 2
Valor propio	0.075	0.015
Porcentaje	11.361	2.276
Porcentaje acumulado	11.361	13.637
Porcentaje limitado acumulado	83.310	100.000
Correlación especies-ambiente	0.494	0.206



Vector scaling: 0.39

Figura 3.11. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas de la intensidad de infestación de *Lepeophtheirus simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* en relación a la longitud del hospedero (LP) y temperatura ( $T\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), salinidad, concentración de oxígeno disuelto (OD) y  $pH$  del agua.

Por otro lado, al analizar los datos de todos los meses de muestreo juntos, la dispersión de los datos no mostró ninguna relación entre el factor de condición  $K$  del hospedero y la intensidad de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* (Figura 3.12). Con esos mismos datos, el análisis de correlación por rangos de Spearman detectó una asociación positiva significativa entre el factor de condición  $K$  y la intensidad de *L. simplex* ( $r = 0.156$ ,  $P < 0.05$ ) y *C. serratus* ( $r = 0.125$ ,  $P < 0.05$ ); en el caso de *P. diceraus* no se observó ninguna asociación significativa ( $r = -0.102$ ,  $P > 0.05$ ). Sin embargo, cuando se eliminó el efecto de la estacionalidad no se



encontró una correlación significativa entre el factor de condición  $K$  del hospedero y la intensidad de las tres especies (*L. simplex*:  $r = 0.039$ ,  $P > 0.05$ ; *P. diceraus*:  $r = 0.057$ ,  $P > 0.05$ ; y *C. serratus*:  $r = 0.103$ ,  $P > 0.05$ ).

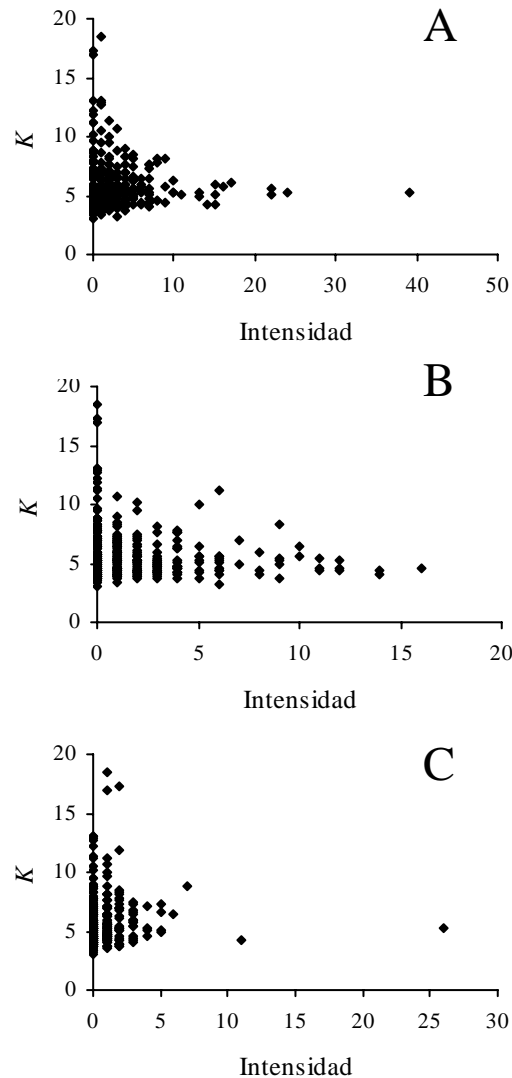


Figura 3.12. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre el factor de condición  $K$  del hospedero y la la intensidad de *Lepeophtheirus simplex* (A), *Pseudochondracanthus diceraus* (B) y *Caligus serratus* (C).

Las tres especies (*L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus*) se distribuyeron de forma agregada en su población hospedera (Tabla 3.8). En el caso de *L. simplex* su agregación fue mayor en los meses menos cálidos del ciclo anual. La agregación de *P. diceraus* fue mayor en noviembre y la de *C. serratus* lo fue en octubre (Tabla 3.8).

**Tabla 3.8.** Índice de discrepancia de las especies de copépodos parásitos que registraron los niveles más altos de infestación en *Sphoeroides annulatus* en cada periodo de muestreo.

Mes	Índice de discrepancia ( <i>D</i> )		
	<i>L. simplex</i>	<i>P. diceraus</i>	<i>C. serratus</i>
Febrero	0.834	0.655	0.846
Marzo	0.857	0.712	0.831
Abril	0.673	0.630	0.745
Mayo	0.429	0.619	0.714
Junio	0.394	0.471	0.429
Agosto	0.471	0.570	0.716
Octubre	0.510	0.688	0.915
Noviembre	0.647	0.856	0.723
Diciembre	0.559	0.592	0.557
Enero	0.576	0.521	0.373
Febrero	0.779	0.744	0.574

#### 3.4.4. Comunidad componente de copépodos parásitos de *Sphoeroides annulatus*

El 82 % de los especímenes de *S. annulatus* examinados resultaron infestados por copépodos, de la siguiente manera: el 29 % con una especie, el 29 % con dos especies, el 17 % con tres especies y el 7 % con cuatro especies. No se encontró algún pez infestado por las 5 especies de copépodos.

En la Tabla 3.9 se muestran los descriptores de la comunidad componente de copépodos parásitos de *S. annulatus*. A lo largo del periodo de estudio se recolectaron entre 3 y 5 especies de copépodos parásitos. El número promedio de individuos parásitos varió mensualmente de 2.2 (marzo) a 10.5 (junio). De acuerdo con el índice de Shannon, la diversidad más alta ocurrió durante febrero 2008 ( $H' = 1.45$ ), mes caracterizado también por una equitatividad alta en la distribución de las especies ( $J' = 0.9$ ). El índice de dominancia de Berger-Parker (B-P) varió de 0.4 (abril, junio y febrero 2008) a 0.8 (febrero 2007). En la mayoría de los meses de muestreo la especie dominante fue *L. simplex*.

**Tabla 3.9.** Descriptores de la comunidad componente de copépodos parásitos de *Sphoeroides annulatus* en cada mes de muestreo, de febrero 2007 a febrero 2008.  $J'$  = equitatividad,  $H'$  = índice de diversidad de Shannon, B-P = índice de dominancia de Berger-Parker. Pse = *Pseudochondracanthus diceraus*, Leo = *Lepeophtheirus simplex* y Cse = *Caligus serratus*.

Mes de muestreo	No. de hospederos	No. de especies	No. promedio de parásitos	$J'$	$H'$	B-P	Especie dominante
Febrero	51	5	3.2	0.44	0.71	0.80	Pse
Marzo	25	4	2.2	0.64	0.88	0.72	Pse
Abril	43	5	5.5	0.71	1.15	0.43	Pse y Leo
Mayo	6	4	5.0	0.77	1.07	0.47	Leo
Junio	6	4	10.5	0.83	1.15	0.43	Pse
Agosto	46	4	6.8	0.74	1.03	0.53	Leo
Octubre	45	5	7.9	0.53	0.86	0.71	Leo
Noviembre	44	4	3.1	0.76	1.06	0.57	Leo
Diciembre	43	5	7.8	0.75	1.21	0.48	Leo
Enero	10	3	4.0	0.94	1.04	0.50	Cse
Febrero	18	5	2.9	0.90	1.45	0.43	Cse

#### 3.4.5. Infracomunidades de copépodos parásitos de *Sphoeroides annulatus*

Para describir la estructura de las infracomunidades se tomaron en cuenta sólo aquellos peces infectados (febrero  $n = 41$ , marzo  $n = 12$ , abril  $n = 33$ , mayo  $n = 5$ , junio  $n = 5$ , agosto  $n = 43$ , octubre  $n = 44$ , noviembre  $n = 30$ , diciembre  $n = 40$ , enero  $n = 9$  y febrero  $n = 16$ ). La riqueza de especies, el número de individuos, el índice de diversidad de Brillouin y el índice de dominancia de Berger-Parker de las infracomunidades variaron significativamente entre los meses de muestreo (prueba de Kruskal-Wallis: para la riqueza de especies  $H = 51.53$ ,  $P < 0.001$ ; para el número de individuos  $H = 33.83$ ,  $P < 0.001$ ; para el índice de Brillouin  $H = 58.68$ ,  $P < 0.001$ ; y para el índice de Berger-Parker  $H = 47.06$ ,  $P < 0.001$ ). Las muestras de junio y diciembre tuvieron los valores promedio más altos de la riqueza de especies, número de individuos y del índice de Brillouin, así como el valor promedio más bajo de dominancia, contrario a lo observado en la muestra de febrero 2007 (Figura 3.13).

*Lepeophtheirus simplex* tuvo mayor frecuencia de dominancia y co-dominancia en las infracomunidades de copépodos parásitos de *S. annulatus* de seis meses de muestreo (Tabla 3.10). En los meses restantes fueron *P. diceraus* y *C. serratus* las especies que registraron la mayor frecuencia de dominancia y co-dominancia (Tabla 3.10).

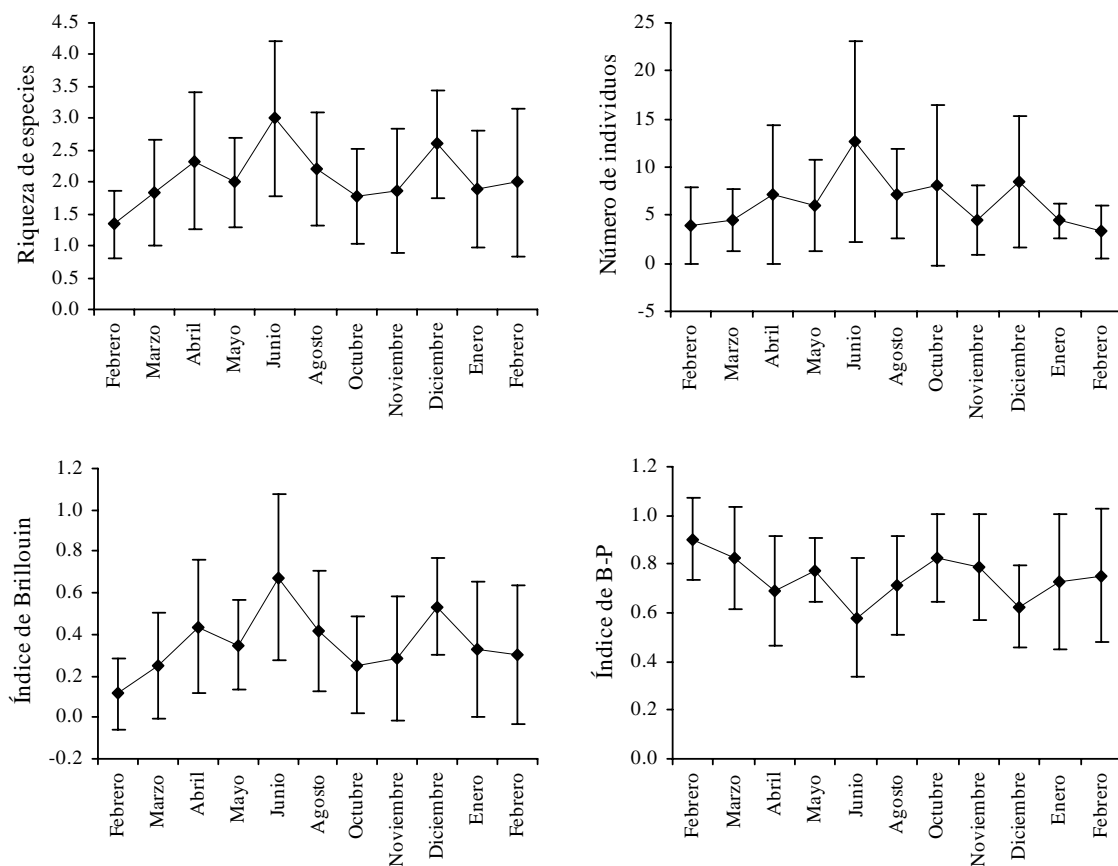


Figura 3.13. Variación temporal de los promedios de la riqueza de especies, número de individuos, índice de diversidad de Brillouin e índice de dominancia de Berger-Parker (B-P) de las infracomunidades de copépodos parásitos de *Spherooides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma, de febrero 2007 a febrero 2008. Las barras denotan D. E.

**Tabla 3.10.** Frecuencia de dominancia y co-dominancia de especies en las infracomunidades de copépodos parásitos de *Spherooides annulatus* capturados en Santa María La Reforma, de febrero de 2007 a febrero de 2008.

	Frecuencias (%)				
	<i>L. simplex</i>	<i>P. diceraus</i>	<i>C. serratus</i>	<i>A. zairae</i>	<i>Parabrachiella</i> sp.
Febrero	15 y 7	66 y 7	10 y 0	2 y 0	0 y 0
Marzo	17 y 8	75 y 8	0 y 0	0 y 8	0 y 0
Abril	36 y 12	45 y 9	6 y 3	0 y 0	0 y 3
Mayo	60 y 0	20 y 0	20 y 0	0 y 0	0 y 0
Junio	60 y 0	40 y 0	0 y 0	0 y 0	0 y 0
Agosto	51 y 7	37 y 5	2 y 7	0 y 0	0 y 0
Octubre	77 y 7	9 y 7	5 y 0	0 y 0	2 y 0
Noviembre	53 y 13	10 y 0	20 y 10	3 y 3	0 y 0
Diciembre	48 y 15	17.5 y 15	8 y 10	5 y 3	3 y 3
Enero	11 y 33	22 y 0	33 y 33	0 y 0	0 y 0
Febrero	19 y 0	6 y 6	38 y 25	0 y 13	13 y 19

Para hallar una posible relación entre los factores bióticos y abióticos y la riqueza de especies y número de individuos de las infracomunidades, se analizaron datos tanto de peces infestados (infracomunidades  $\geq 1$ ) como de peces no infestados (infracomunidades = 0). De esta manera se observó que ambos descriptores infracomunitarios no variaron significativamente entre hospederos hembras y machos, ni cuando todos los peces se reunieron en un mismo análisis (para la riqueza de especies:  $T = 25726.0$ ,  $P > 0.05$ ; para el número de individuos:  $T = 26657.0$ ,  $P > 0.05$ ), ni cuando los meses de muestreo se analizaron por separado (Anexo VIII).

Al analizar los datos de todos los meses de muestreo juntos, las gráficas de dispersión no mostraron una relación clara entre los factores bióticos y abióticos y la riqueza de especies y número de individuos de las infracomunidades (Figuras 3.14 y 3.15). De acuerdo con el análisis de correlaciones por rangos de Spearman tanto la longitud como el peso del hospedero se correlacionaron positiva y significativamente con la riqueza de especies y el número de individuos de las infracomunidades (Tabla 3.11). De los factores abióticos, la salinidad del agua tuvo una correlación negativa significativa con ambos descriptores infracomunitarios, mientras la temperatura del agua se correlacionó significativamente sólo con el número de individuos, esa relación fue positiva aunque con un coeficiente bajo (Tabla 3.11). Al eliminar el efecto de la estacionalidad también se encontró que la longitud del hospedero se asoció positiva y significativamente con la riqueza de especies ( $r = 0.311$ ,  $P < 0.0001$ ) y con el número de individuos ( $r = 0.438$ ,  $P < 0.0001$ ), aunque con un coeficiente bajo.

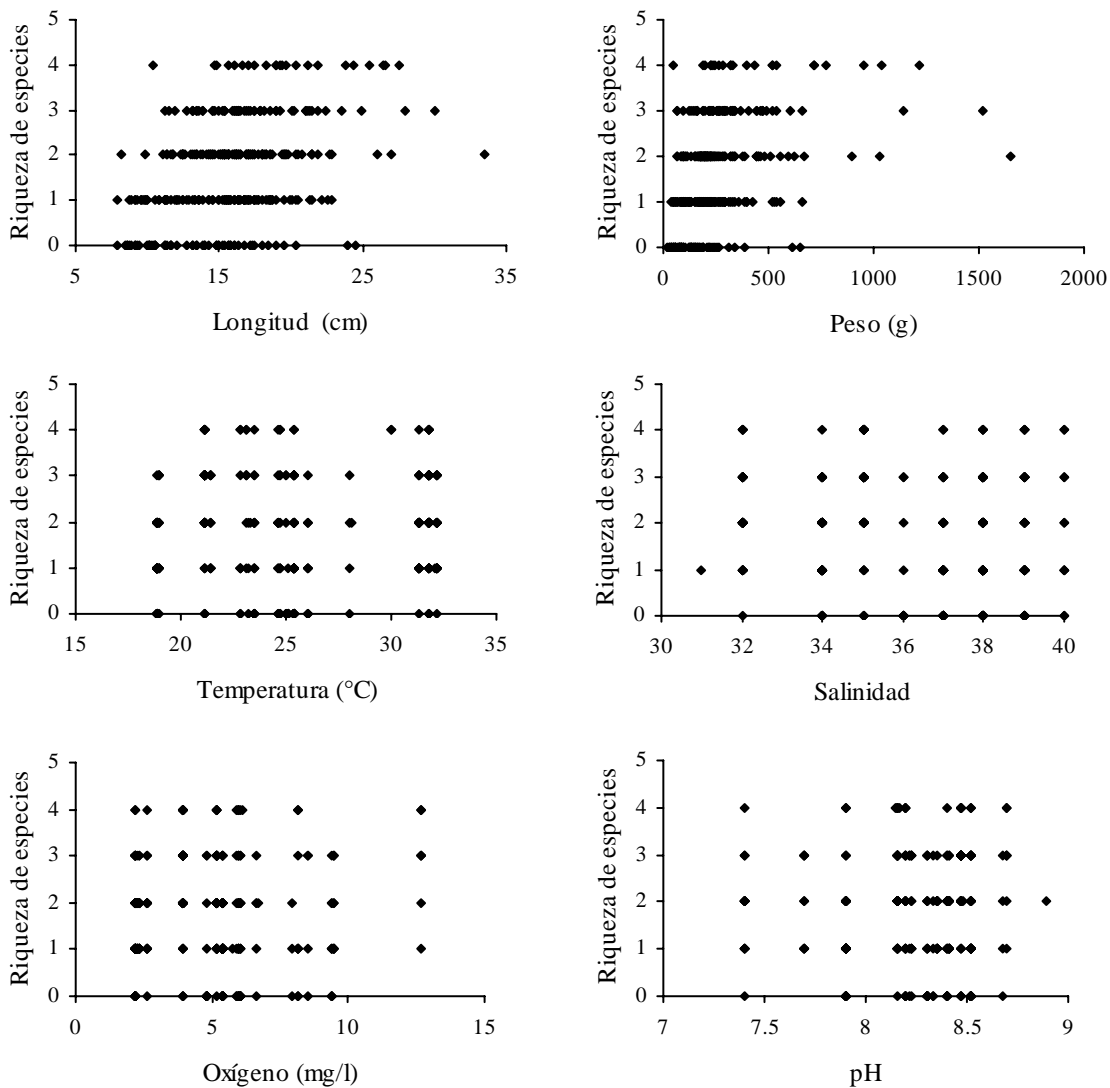


Figura 3.14. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre la riqueza de especies en las infracomunidades de copépodos y los factores bióticos (longitud y peso del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua).

**Tabla 3.11.** Coeficiente de correlación de Spearman entre las variables ambientales y la riqueza de especies y número de individuos de las infracomunidades de copépodos parásitos de *Spherooides annulatus* de la muestra total.

Variable ambiental	Riqueza de especies	Número de individuos
Longitud del hospedero	0.373**	0.430**
Peso del hospedero	0.469**	0.510**
Temperatura del agua	0.091	0.153*
Salinidad del agua	-0.183**	-0.255**
Oxígeno del agua	-0.017	-0.082
pH del agua	0.069	0.052

\* $P < 0.01$ ; \*\* $P < 0.0001$

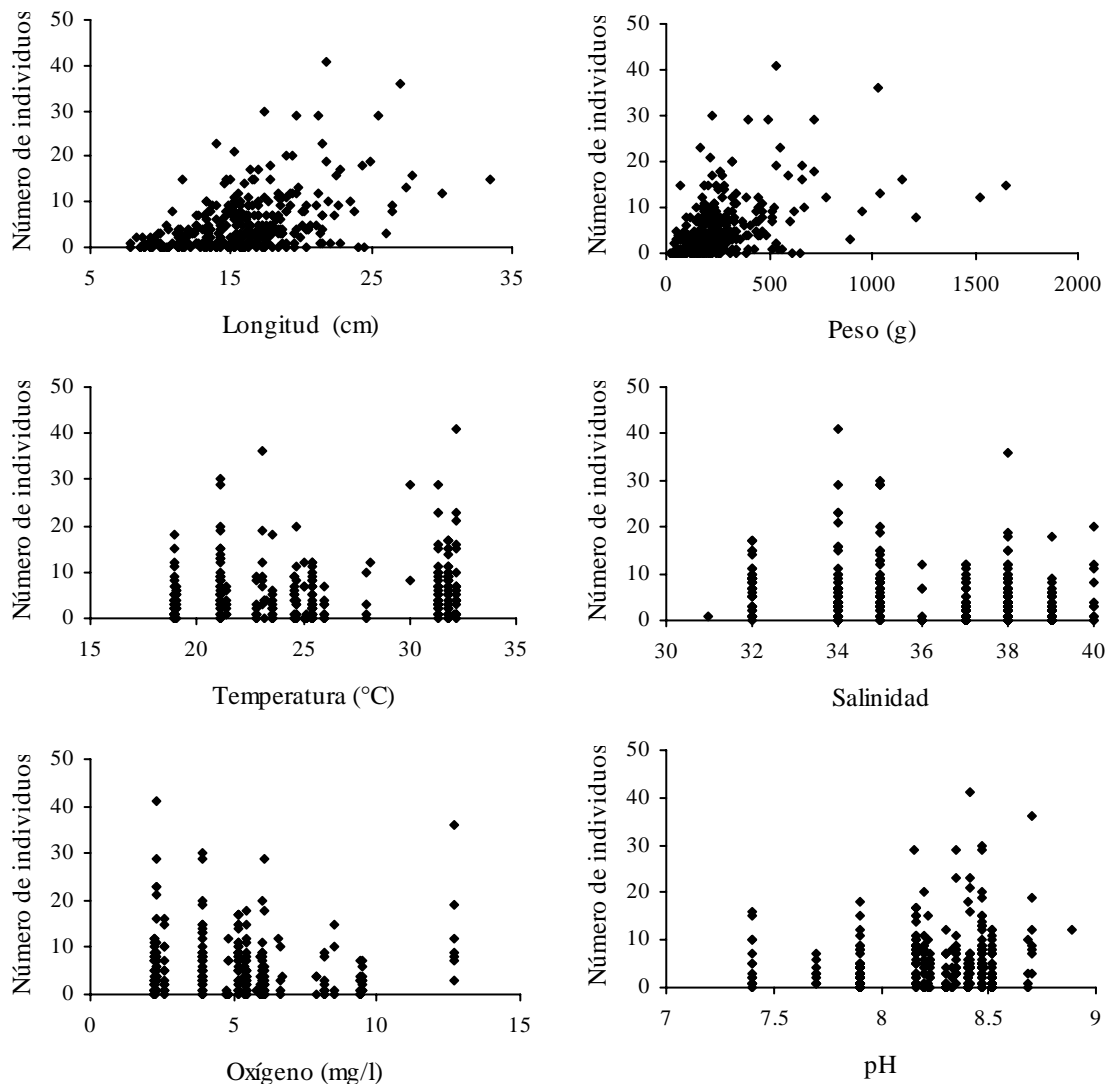


Figura 3.15. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre el número de individuos en las infracomunidades de copépodos y los factores bióticos (longitud y peso del hospedero) y abióticos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua).

Al reunir los datos de todos los meses de muestreo en un mismo análisis no se encontró una correlación significativa entre el factor de condición  $K$  del hospedero y el número de individuos de las infracomunidades de copépodos parásitos ( $r = 0.083$ ,  $P > 0.05$ ) (Figura 3.16). Al eliminar el efecto de la estacionalidad tampoco se observó una correlación significativa entre esas dos variables ( $r = 0.035$ ,  $P > 0.05$ ).

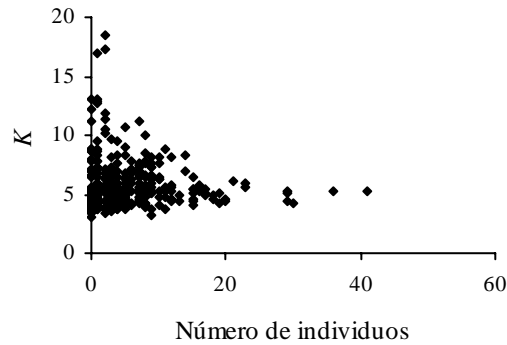


Figura 3.16. Diagrama de dispersión mostrando la relación entre el factor de condición  $K$  del hospedero y el número de individuos en las infracomunidades de copéodos parásitos.

### 3.5. Discusión

De las cinco especies de copéodos parásitos encontradas en este estudio, *A. zairae* y *Parabrachiella* sp. fueron las más raras. Se puede pensar que tal vez *Sphoeroides annulatus* no es el hospedero principal de estas especies de parásitos, o bien que las condiciones ambientales del sistema lagunar estudiado no les son favorables. La familia Bomolochidae, a la cual pertenece *A. zairae*, se ha distinguido por retener muchas de sus características ancestrales y por sus apéndices poco adaptados para el parasitismo (Kabata, 1992). La sujeción y movilidad de los bomolóquidos en el hospedero se deben a la succión ejercida por la superficie ventral de su cefalotórax como en los calígidos (e.g. *Lepeophtheirus* y *Caligus*), pero menos eficiente (Kabata, 1992), lo cual podría estar ocasionando que sus especies (e.g. *A. zairae*) sean poco prevalentes y abundantes.

Por otro lado, *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* fueron las especies con mayor prevalencia e intensidad de la infestación. *Lepeophtheirus simplex* y *C. elongatus* pertenecen a la familia Caligidae, la cual ha llegado a tener gran éxito gracias al desarrollo de un filamento frontal, que permite a los juveniles en su etapa infectiva fijarse firmemente al hospedero, y a la adaptación de la superficie ventral del cefalotórax para que actúe como una ventosa que permite a los adultos adherirse y moverse sobre su hospedero (Kabata, 1992; Boxshall y Halsey, 2004). Por su parte, *P. diceraus* asegura su permanencia en el hospedero usando su par de antenas que juntas actúan como una grapa, pero su éxito también puede ser debido a su dimorfismo sexual fuerte con respecto al tamaño y a su metamorfosis. En *P. diceraus*, como en otros Chondracanthidae, el cuerpo de las hembras es mucho más grande que el de los machos, este dimorfismo sexual hace que las hembras alcancen una fecundidad alta a través de sus cuerpos grandes y que los machos inviertan su energía en localizar a las hembras en lugar de desarrollar cuerpos grandes (Østergaard *et al.*, 2005). Copéodos



altamente metamórficos como *P. diceraus* al llegar a su hospedero pasan de juveniles nadadores libres a adultos sésiles, asegurando así su supervivencia (Kabata, 1992). Además, como se sugirió en el capítulo 2, en vista de que *P. diceraus* aparentemente se restringe a vivir en peces del género *Sphoeroides*, es probable que esta alta especificidad del hospedero también influya en que *P. diceraus* alcance niveles considerables de infestación en *S. annulatus*.

Los dos calígidos encontrados en este estudio tuvieron niveles de infestación diferentes entre sí. En la mayoría de los meses de muestreo *L. simplex* tuvo prevalencias e intensidades más altas que *C. serratus* (Figuras 3.4 a 3.6). El género *Lepeophtheirus* tiene una especificidad de hospedero más alta que *Caligus*; es decir, las especies de *Lepeophtheirus* se restringen a infestar una o pocas especies relacionadas de hospederos, mientras que las especies de *Caligus* son más generalistas y pueden establecerse en una variedad más amplia de especies hospederas (Schram *et al.*, 1998; Tully y Nolan, 2002; Costello, 2006, 2009b; Ho *et al.*, 2006; Heuch *et al.*, 2007). Así, es probable que la población de *L. simplex* forzosamente tenga que distribuirse en la población de *S. annulatus* y por lo tanto sus niveles de infestación llegan a ser altos; por el contrario, la población de *C. serratus* tal vez se distribuye en más especies hospederas y por eso sus niveles de infestación observados en *S. annulatus* son más bajos. En otros estudios, en latitudes más altas, se encontró que la infestación de *L. salmonis* fue mayor que la de *C. elongatus* (Schram *et al.*, 1998; Urquhart *et al.*, 2008) y la de *C. clemensi* Parker y Margolis, 1964 (Jones *et al.*, 2006), y que la infestación de *L. pectoralis* fue mayor que la de *Caligus* sp. (Cavaleiro y Santos, 2009), pero los autores no hicieron comentarios sobre las probables causas de esas diferencias. Solamente Schram *et al.* (1998) sugirieron que en un ciclo anual la trucha de mar (*S. trutta*) puede infestarse primero con *L. salmonis* y después con *C. elongatus* debido a que este último parásito, dada su baja especificidad de hospedero, llega más tarde al sur de Noruega a través de otra especie hospedera y entonces se transmite a la trucha de mar. También se ha sugerido que en condiciones de cultivo existe competencia dependiente de la densidad entre *L. salmonis* y *C. elongatus*, llegando a dominar la primera especie (Costello, 2006); sin embargo, en peces silvestres no se ha observado esa competencia (Schram *et al.*, 1998; Todd *et al.*, 2006).

Con respecto a la variación temporal, tanto la prevalencia como la intensidad promedio de la infestación de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* variaron significativamente entre los meses de muestreo (Figuras 3.5 y 3.6). De los factores bióticos y abióticos considerados en este estudio ninguno se relacionó claramente con los niveles de infestación observados. Estos resultados podrían estar apoyando el punto de vista de Poulin

(2006), quien sugiere que la intensidad y abundancia de la infestación son propiedades intrínsecas de las especies (e.g. tamaño del cuerpo, tiempo de vida, fertilidad), y apoya la hipótesis que las características biológicas de las especies de parásitos pueden ser más importantes que las condiciones ambientales locales en la dinámica poblacional. No obstante, se obtuvo cierta evidencia de cómo la prevalencia e intensidad de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus* pueden llegar a ser afectadas por factores externos.

Aparentemente, *Lepeophtheirus simplex* fue la única especie que siguió un patrón temporal o estacional; a lo largo del ciclo anual tanto su prevalencia como su intensidad promedio fueron significativamente más altas en agosto y octubre (meses con las temperaturas más altas) en comparación con febrero-marzo de 2007 y enero-febrero de 2008 (meses con temperaturas relativamente más bajas). Este patrón estacional es respaldado por los análisis estadísticos los cuales revelaron que el efecto positivo de la temperatura del agua es el factor más influyente en la prevalencia e intensidad de *L. simplex*.

Al parecer la tasa de desarrollo de *L. simplex* se vuelve más lenta cuando la temperatura del agua disminuye, tal y como se ha observado en una especie de aguas templadas, *L. salmonis* (Tully y Nolan, 2002). En temperaturas invernales (4 a 7° C) las hembras adultas de *L. salmonis* son más grandes y producen más huevos que en temperaturas de verano (12 a 14° C), pero en esas temperaturas frías la fertilidad es baja debido a que los huevos son más pequeños y un porcentaje alto son no-viables (Ritchie *et al.*, 1993; Heuch *et al.*, 2000). Por el contrario, en primavera y verano, aunque los individuos de *L. salmonis* son pequeños y producen menos huevos, sus tiempos generacionales son más cortos, hay una mayor producción de larvas y, por lo tanto, la transmisión y el nivel de infestación se incrementan (Tully y Nolan, 2002). Además, se ha demostrado que la colonización y la supervivencia de los copepoditos de *L. salmonis* llegan a ser mayores en temperaturas altas (12° C) en comparación con temperaturas bajas (7° C) con la salinidad constante (Tucker *et al.*, 2000). Es probable que la temperatura esté operando del mismo modo con el desarrollo de *L. simplex*, por eso en la época más cálida (agosto y octubre) su prevalencia e intensidad fueron más altas. Después de octubre la prevalencia de *L. simplex* disminuyó debido quizás al descenso de la temperatura (Figura 3.5), pero llama la atención la caída un tanto abrupta de octubre a noviembre y, contrario a lo esperado, el incremento de noviembre a diciembre. Este suceso podría ser atribuido al efecto de la talla del hospedero, ya que en la muestra de noviembre se tuvieron los peces más chicos y en la muestra de diciembre se tuvieron los peces más grandes (más adelante se abordan las causas por las cuáles los peces más grandes tienen mayor probabilidad de ser parasitados). Sin embargo, el análisis estadístico no reveló

una asociación significativa entre la prevalencia de *L. simplex* y la longitud del hospedero; por lo tanto se puede decir que la prevalencia e intensidad de *L. simplex* fueron afectadas principalmente por la temperatura del agua.

En cuanto al copépodo branquial *P. diceraus*, su nivel de infestación no varió entre la mayoría de los meses de muestreo (Figuras 3.5 y 3.6). Estos resultados sugieren que *P. diceraus* es una especie tolerante a los cambios de los factores físico-químicos de su ambiente, lo cual le confiere más posibilidades de estar extensamente distribuida (Ley de Tolerancia de Shelford). El cambio más notable ocurrió en noviembre con una prevalencia significativamente menor que en la mayoría de los meses, debida posiblemente al efecto del tamaño de los peces pues en noviembre se capturaron los más chicos. Esta suposición es apoyada por el análisis de regresión logística aplicado a los datos de todos los meses de muestreo juntos, y que mostró una asociación positiva significativa entre la probabilidad de que un pez esté infestado por *P. diceraus* y la longitud del hospedero. Dicha asociación siguió existiendo al eliminar el efecto de la estacionalidad. Timi y Lanfranchi (2006) también observaron que la prevalencia del copépodo branquial *Lernanthropus cynoscicola* Timi y Etchegoin, 1996 se incrementó con la talla de su pez hospedero; sin embargo, ellos notaron que después de una longitud intermedia la prevalencia de *L. cynoscicola* disminuyó, probablemente porque los cambios en el tamaño de los filamentos branquiales afectaron su capacidad de sujeción aumentando la posibilidad de ser desprendidos por las corrientes respiratorias. En el caso de *P. diceraus* no hubo señales que su prevalencia disminuyera en peces más grandes. Quizás el mecanismo de sujeción de *P. diceraus* es más efectivo que el de *L. cynoscicola* y de esta forma puede resistir más los cambios ontogénicos de su hospedero.

La intensidad promedio de *P. diceraus* también fue más baja en noviembre pero significativamente diferente sólo de cuatro meses (febrero 2007, abril, agosto y diciembre). El análisis de correspondencias canónicas reveló que el oxígeno disuelto del agua fue el factor que más influyó en la intensidad de *P. diceraus*; de hecho, los valores más bajos de oxígeno disuelto se registraron en octubre y noviembre (Figura 3.1). Hasta ahora se tiene un conocimiento limitado sobre el efecto de esta variable ambiental en el parasitismo por copépodos. Otros parásitos branquiales, como los monogéneos, se correlacionan negativamente con el oxígeno disuelto alcanzando niveles altos de infestación en sus peces hospederos en aguas hipóxicas (Raymond *et al.*, 2006). En contraste, los copépodos parásitos tal vez son más sensibles a las reducciones de oxígeno como lo son sus relativos de vida libre. En efecto, Raymond *et al.* (2006) observaron que la ocurrencia de un copépodo parásito fue mayor en aguas con concentraciones más altas de oxígeno disuelto. Por su parte, Saarinen y

Taskinen (2003) demostraron que la infestación del copépodo *Paraergasilus rylovi* Markevich, 1937 en la almeja *Anodonta piscinalis* Nilsson, 1823 disminuyó en tratamientos con oxígeno bajo.

Quizás la variación temporal en la prevalencia de *C. serratus* fue la más irregular (Figura 3.5) y la que aparentemente tuvo menos relación con los factores ambientales registrados. De acuerdo con el análisis de regresión logística la longitud del hospedero fue el único factor en asociarse positiva y significativamente con la prevalencia de *C. serratus*. La intensidad promedio de *C. serratus* fue casi constante durante el ciclo anual, excepto por un valor significativamente más bajo en febrero 2007. En octubre la intensidad promedio de *C. serratus* fue más alta pero no varió significativamente de los otros meses por su amplio intervalo de confianza, a causa de un pez infestado por 26 individuos de esta especie. El análisis de correspondencias canónicas señaló que la intensidad de *C. serratus* estuvo influenciada principalmente por la salinidad del agua y en menor medida por la longitud del hospedero. Para un copépodo parásito una reducción en la salinidad durante su etapa infectiva podría traer como consecuencia que los copepoditos disminuyan su habilidad de sujeción en el hospedero, reduzcan su habilidad para detectar un hospedero, reduzcan su supervivencia y se hundan más rápido (Bricknell *et al.*, 2006).

En otras especies de *Caligus* (i.e. *C. elongatus* y *C. rogercresseyi*) el desarrollo de los individuos está asociado positivamente con la temperatura del agua (Pike *et al.*, 1993; González y Carvajal, 2003; Costello, 2006); por lo tanto, es curioso que en este estudio el nivel de infestación de *C. serratus* en *S. annulatus* no se haya visto incrementado en los meses de muestreo con la temperatura más alta (agosto y octubre). Probablemente la población de *C. serratus* sí se desarrolló más rápido y produjo más larvas en esos meses, pero el reclutamiento se dio en otra u otras especies hospederas, dada la supuesta baja especificidad de hospedero del género *Caligus* (Costello, 2009b).

Los resultados de este estudio demuestran que la longitud de *S. annulatus* tiene cierta influencia en la prevalencia de *P. diceraus* y *C. serratus*. A mayor longitud mayor ocurrencia de la infestación (Tabla 3.6). Esto sucede porque los peces de mayor talla han vivido más, tienen mayor poder de desplazamiento y mayor superficie de contacto para etapas infectivas, lo cual favorece la probabilidad de ser colonizados por parásitos (Sasal *et al.*, 1997; Poulin y Morand, 2004; Poulin, 2007b). La dieta más abundante y quizás más variada de los peces más grandes también puede ser importante, pero sólo en el caso de los parásitos gastrointestinales (e.g. Lo *et al.*, 1998).

Ahora bien, en lo que respecta al sexo del hospedero, en este trabajo solamente la intensidad media de *P. diceraus* resultó significativamente mayor en los machos cuando todos los peces se incluyeron en el mismo análisis (Figura 3.7), pero la diferencia fue mínima con una significancia marginal, y no se observó cuando los meses de muestreo fueron analizados separadamente. En la muestra de febrero 2007 se encontró que la prevalencia de *P. diceraus* fue mayor en las hembras que en los machos, pero la significancia de esa diferencia fue marginal y no se repitió en el resto de los meses. Algunos autores han observado que la época reproductiva del pez hospedero se asocia con la infección de parásitos. Por ejemplo, Skarstein *et al.* (2001) observaron que en la trucha ártica (*Salvelinus alpinus* Linnaeus, 1758) los peces en reproducción tuvieron intensidades más altas de macroparásitos que los peces reproductivamente inactivos, pero los autores sólo observaron esa diferencia en los peces machos y sugirieron que fue debida a una supresión inmune relacionada al desarrollo ornamental y a la espermatogénesis. Contrariamente, Šimková *et al.* (2005) notaron que en la locha de roca (*Barbatula barbatula* Linnaeus, 1758) el costo de la reproducción fue mayor en las hembras ya que éstas se mostraron más susceptibles a la infección de microparásitos. En el presente estudio no hubo pruebas contundentes para respaldar la influencia del sexo de *S. annulatus* en el parasitismo de copépodos, por lo tanto se puede decir que este factor biótico no está detrás de los cambios temporales observados.

Las tres especies (*L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus*) tuvieron una distribución agregada en la población de *S. annulatus*. En la ecología de los metazoos parásitos de vertebrados la agregación es un patrón de distribución recurrente y por lo tanto se le considera como una ley (Rohde *et al.*, 1995; Poulin, 2007c). Este patrón agregado puede ser generado por varios mecanismos, la mayoría de los cuales se clasifican como una consecuencia de la variabilidad en la exposición a la infección, asociada posiblemente con la variación espacio-temporal de las etapas infectivas y la heterogeneidad entre hospederos en su susceptibilidad a la infección (Bandilla *et al.*, 2005; Poulin, 2007b).

La variación temporal observada en los parámetros de la infestación de las especies de copépodos parásitos se hizo menos expresiva a nivel comunitario. A lo largo del ciclo anual el número de especies de copépodos parásitos varió entre 4 y 5 en casi todas las comunidades componentes (Tabla 3.9), mientras que en las infracomunidades el número promedio de especies varió entre 1.3 y 3 (Figura 3.9). Es probable que esta poca variabilidad suceda porque las especies de copépodos se reproducen continuamente y son relativamente longevas (por ejemplo, el tiempo de vida estimado para *L. salmonis* es de aproximadamente siete meses, Costello, 2006). Por otro lado, el número de especies de copépodos que aquí se

encontró fue mayor que el encontrado por Fajer-Ávila *et al.* (2006) en la lisa blanca (*Mugil curema* Cuvier y Valenciennes, 1836) en otras lagunas de la región; en total, encontraron cuatro especies de copépodos parásitos pero a nivel comunidad componente el número de especies fue de 1 a 3. En la laguna de Tres Palos, localizada en el estado de Guerrero, al sur México, Violante-González *et al.* (2008) sólo encontraron una especie de copépodo en la comunidad componente de parásitos metazoos de la charra *Cichlasoma trimaculatum* (Günther, 1867). Este resultado no es extraño, puesto que las comunidades ectoparásitas generalmente son pobres en número de especies (Rohde *et al.*, 1995).

Las comunidades componentes y las infracomunidades de copépodos parásitos no mostraron un patrón temporal en su diversidad (Tabla 3.9 y Figura 3.9). Se esperaba que en la época más cálida del ciclo anual (agosto y octubre) las especies de copépodos encontraran condiciones favorables para su desarrollo y esto se viera reflejado en una diversidad alta; sin embargo, como se explicó anteriormente, la temperatura del agua sólo favoreció a *L. simplex* y provocó que ésta dominara ampliamente sobre el resto de las especies (Tablas 3.9 y 3.10). Poulin y Rohde (1997) concluyeron que en un gradiente latitudinal la temperatura del agua es el principal determinante de la diversidad (medida como riqueza de especies). No obstante, según los resultados del presente estudio, tal vez en una escala local la diversidad de los copépodos parásitos dependa más de otro factor que no sea la temperatura del agua. Es probable que este factor sea el tamaño del hospedero.

Diferentes autores han visto que el tamaño de los peces influye en la riqueza de sus especies ectoparásitas (e.g. Lo *et al.*, 1998; Šimková *et al.*, 2001). De hecho, en este estudio uno de los valores promedio más altos en la riqueza de especies, en el número de individuos y en el índice de Brillouin se registró en las infracomunidades de diciembre (Figura 3.9), mes en el que se capturaron los peces de mayor tamaño. Gráficamente no se observó una relación fuerte entre la longitud y peso de los hospederos y la riqueza de especies y número de individuos de las infracomunidades (Figuras 3.14 y 3.15). Sin embargo, aunque con un coeficiente bajo, el análisis de Spearman reveló que los dos descriptores infracomunitarios tuvieron una correlación positiva significativa con la longitud y peso de los peces (Tabla 3.11). El otro valor más alto de los descriptores infracomunitarios se registró en junio, pero estos resultados carecen de certidumbre dado que el tamaño de muestra fue muy pequeño ( $n = 6$  peces). En otros trabajos se ha propuesto que la diversidad de parásitos se ve favorecida por el aumento en la abundancia de su población hospedera, y aún más por la diversidad de otras especies que no son sus hospederas (Hechinger *et al.*, 2007; Anderson y Sukhdeo, en prensa) pero que favorecen la estabilidad del ecosistema. En este sentido, es necesario tener un mejor

conocimiento de la biología y ecología de *S. annulatus* para mejorar la interpretación de los resultados parasitológicos descritos en este estudio.

El aumento de la abundancia de *L. simplex* en la época más cálida del ciclo anual (agosto y octubre), generó que el número promedio de individuos en las infracomunidades de copépodos mostrara una ligera estacionalidad. Este resultado es respaldado por la correlación positiva y significativa encontrada entre el número de individuos en las infracomunidades y la temperatura del agua (Tabla 3.11); además se apoya el resultado de Šimková *et al.* (2001), quienes encontraron que la abundancia total de ectoparásitos se incrementa con el aumento de la temperatura del agua, provocando una variación estacional, a pesar de que este factor abiótico tiene un efecto diferente sobre cada especie.

Finalmente, otro objetivo de este estudio fue analizar la posible asociación entre la carga parasitaria de copépodos y el factor de condición de *S. annulatus*. El parasitismo por copépodos deja daños en el hospedero como fusión de las lamelas secundarias cuando el ataque es en las branquias, hiperplasia cuando el ataque es en la piel, o bien ceguera cuando el daño es en los ojos (Boxshall, 2005). Estos daños pueden reducir la salud del hospedero en menor o mayor grado. Por ejemplo, en un sistema de cultivo, Hayward *et al.* (2009) encontraron que el número de copépodos del género *Caligus* estuvo asociado fuertemente con el daño ocular y condición del atún *Thunnus maccoyi* (Castelnau, 1872). El análisis que aquí se realizó no observó ninguna asociación entre el factor de condición de *S. annulatus* y la carga de copépodos parásitos, ni cuando se analizó el número de individuos de cada especie por separado ni cuando se analizó el número de individuos de las cinco especies juntas. Estos resultados se suman a los de otros estudios que no han encontrado al parasitismo como causante de problemas patológicos en los peces de sistemas naturales (e.g. Mo y Heuch, 1998; Olivero-Verbel *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2006; Todd *et al.*, 2006; Vagianou *et al.*, 2006). Entonces, ¿podría pensarse que en su ambiente natural los parásitos no causan daños a sus hospederos? Lemly y Esch (1984) demostraron que la condición corporal baja de los juveniles del pez branquiazul, *Lepomis macrochirus* (Rafinesque, 1819), estuvo ligada al parasitismo del trematodo *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927) en su habitat natural. Ranzani-Paiva y Silva-Souza (2004) concluyeron que el parasitismo natural por monogéneos daña el desarrollo normal de la lisa *Mugil platanus* Günther, 1880, especialmente cuando hay co-infestación con copépodos y *Trichodina* sp. Estas observaciones indican que el daño sí existe pero quizás, en otros estudios como en el presente, los métodos utilizados para detectarlo no han sido los adecuados. También, es posible que los peces infestados fuertemente hayan quedado fuera de los muestreos debido a problemas serios en su salud (Todd *et al.*, 2006).

### 3.6. Conclusiones

- La prevalencia e intensidad de *L. simplex*, *P. diceraus* y *C. serratus*. variaron significativamente entre los meses de muestreo y no mostraron una relación clara con los factores ambientales registrados. Esto conduce a pensar que las propiedades intrínsecas de las especies de parásitos son más importantes que los factores externos en la dinámica poblacional. Sin embargo, una ligera evidencia indica que *L. simplex* sigue un patrón estacional en su prevalencia e intensidad promedio, incrementándose con el aumento de la temperatura del agua. También se encontró una ligera evidencia que señala que la prevalencia *P. diceraus* y *C. serratus* se asocia positivamente con la longitud del hospedero. Así, este estudio demuestra que, aunque las características intrínsecas de las especies juegan un papel principal, la temperatura del agua y la longitud del hospedero son factores externos que pueden llegar a afectar significativamente la dinámica de las especies de copépodos parásitos.
- Aunque la evidencia no es muy clara, los resultados de este estudio indican que a lo largo de un ciclo anual, el número de individuos en las infracomunidades de copépodos parásitos de *S. annulatus* es favorecido por el aumento de la temperatura del agua y de la talla del hospedero, mientras que la riqueza de especies y la diversidad en las mismas son afectadas sólo por la talla del hospedero.
- Para formar conclusiones más concretas sobre los factores que determinan la abundancia y distribución de las especies de copépodos aquí esbozadas, es necesario conducir más estudios que permitan conocer su biología reproductiva y el grado de especificidad de hospedero. Por ejemplo, es recomendable realizar experimentos que muestren el efecto de diferentes factores abióticos sobre el crecimiento, reproducción y supervivencia de los copépodos. También es recomendable verificar si estas especies de copépodos habitan en otras especies de peces, con ello se estarían identificando las principales fuentes de copépodos parásitos, lo cual es de gran importancia en cuestiones de acuicultura.



## **CAPÍTULO 4: DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Pseudochondracanthus diceraus* Y *Acantholochus zairae* EN LAS BRANQUIAS DE *Sphoeroides annulatus*.**

### **4.1. Introducción**

La restricción de hospedero y microhábitat es universal entre los parásitos aunque su grado varía entre las especies y grupos (Rohde, 1979). Generalmente, los parásitos que habitan en las branquias (principalmente monogéneos y en menor grado copépodos) muestran ciertas preferencias por un sitio de adhesión o anclaje (Ramamamy *et al.*, 1985; Ramamamy y Ramalingam, 1989; Anderson *et al.*, 1993; Lo y Morand, 2000), las cuales pueden mantenerse aún en ausencia de especies parásitas potencialmente competidoras y de individuos de la misma especie (Rohde y Rohde, 2005).

Como se vio en los capítulos anteriores, *P. diceraus* y *A. zairae* son dos copépodos parásitos que habitan en los filamentos branquiales de *S. annulatus* pero sus niveles de infestación son bastante diferentes entre sí: *P. diceraus* es más frecuente y abundante que *A. zairae*. *Acantholochus zairae* pertenece a una familia (Bomolochidae) distinguida por retener muchas de sus características ancestrales y por sus apéndices poco adaptados para el parasitismo (Kabata, 1992). En contraste, *P. diceraus* es una especie altamente metamórfica y aparentemente bien adaptada para el parasitismo. Otra diferencia entre las dos especies es la capacidad de movimiento, *P. diceraus* es sésil mientras que *A. zairae* es móvil. En este estudio se supone que esas características podrían verse reflejadas en la distribución espacial de las dos especies: *P. diceraus* estaría en un microhábitat particular mientras que *A. zairae* ocuparía diferentes microhábitat. Para resolver estas dudas, en el presente estudio se analizó la distribución espacial de *P. diceraus* y *A. zairae* en las branquias de *S. annulatus*, lo cual potencialmente contribuye al entendimiento de las causas de cómo y por qué los parásitos eligen sus microhábitat. Cabe mencionar que *Parabrachiella* sp., otro copépodo branquial aquí encontrado, no se incluyó en este análisis debido a su ocurrencia rara.

### **4.2. Antecedentes**

De acuerdo con Baker *et al.* (2005) la coexistencia de los monogéneos branquiales es la que se ha estudiado más comúnmente en comparación con las especies de copépodos, que se han estudiado mucho menos. Lo y Morand (2001) observaron que la movilidad del copépodo *Hatschekia* sp. le permitió tener una distribución espacial homogénea sin selección de sitio particular; por el contrario, las larvas de Caligidae, las cuales son sésiles, mostraron restricción de nicho.

En el copéodo branquial *Lernanthropus cynoscicola* Timi y Etchegoin, 1996 las hembras son sésiles y los machos son móviles (Timi, 2003). Esto llevaría a pensar que los machos tienen una menor especificidad de nicho que las hembras. Sin embargo Timi (2003) encontró que ambos sexos mostraron selección de sitio y que la agregación entre individuos del mismo sexo fue más fuerte que entre hembras y machos. Baker *et al.* (2005) también observaron que el copéodo branquial *Naobranchia lizae* (Krøyer, 1863) exhibió una distribución heterogénea, con una preferencia por habitar el arco más cercano al opérculo. En contraste, Dippenaar *et al.* (2009) no encontraron evidencia de restricción de nicho en los copéodos branquiales *Kroyeria dispar* Wilson, 1935, *K. papillipes* Wilson, 1932 y *Eudactylina pusilla* Cressey, 1967.

### 4.3. Materiales y método

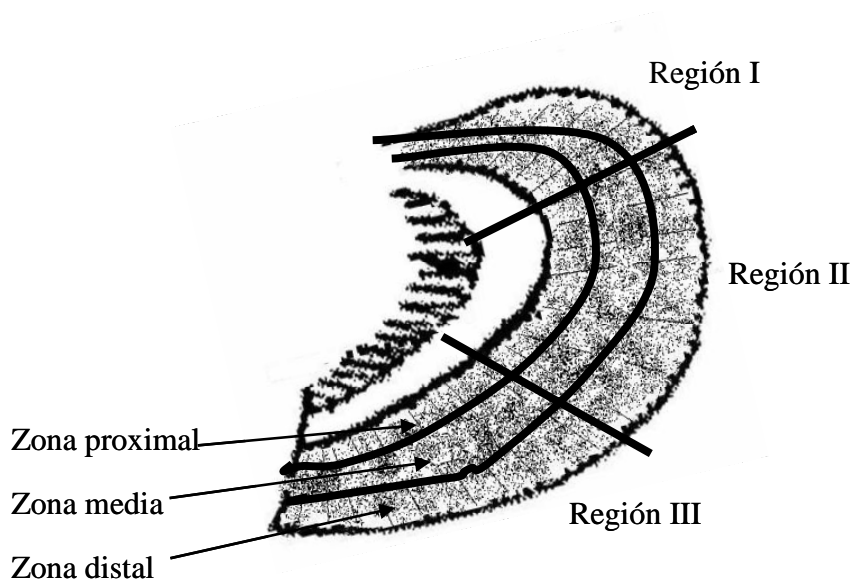


Figura 4.1. Representación de un arco branquial donde se delimitan las regiones (I, II y III) y las zonas (proximal, media y distal) de los filamentos.

Detalles sobre la obtención de las muestras pueden verse en el capítulo 1. Durante la revisión de los peces ( $n = 337$ ) para la búsqueda de los copéodos parásitos, tanto los arcos branquiales del lado derecho como los del lado izquierdo fueron enumerados del 1 al 3, siendo el arco branquial 1 el más externo y el arco branquial 3 el más interno (división transversa). Cada arco branquial fue dividido dorsoventralmente en tres regiones aproximadamente iguales (división longitudinal) y los filamentos branquiales fueron divididos

en tres zonas: proximal, media y distal (división vertical) (Figura 4.1). De esta manera, se obtuvieron nueve secciones por cada arco branquial, las cuales se definieron como unidades territoriales identificables que pueden contener copépodos parásitos branquiales.

Para determinar la posible competencia entre *P. diceraus* y *A. zairae*, se calcularon el índice de agregación intraespecífica ( $J$ ), el índice de agregación interespecífica ( $C$ ) y la fuerza relativa de la agregación intraespecífica contra la interespecífica ( $A$ ) siguiendo a Morand *et al.* (1999). Estos índices se calcularon con las siguientes fórmulas:

$$J_1 = \frac{\sum_{p_i=1} n_{1i}(n_{1i-1})/m_1 - m_1}{m_1} = \frac{V_1/m_1 - 1}{m_1}$$

donde  $n_{1i}$ ,  $m_1$  y  $V_1$  son la intensidad en el parche (pez)  $i$  (y  $p$  el número de parches), el promedio y la varianza de la especie 1, respectivamente. Un valor de  $J = 0$  indica que los individuos se distribuyen aleatoriamente, mientras un valor de  $J = 0.5$  indica un incremento del 50 % en el número de conoespecíficos esperados en un parche comparado con la distribución aleatoria (Morand *et al.*, 1999).

$$C_{12} = \frac{\sum_{p_{i=1}} n_{1i}n_{2i}/m_1P - m_2}{m_2} = \frac{Cov_{12}}{m_1m_2}$$

donde  $Cov$  es la covarianza entre un par de especies. Cuando  $C > 0$  las dos especies están asociadas positivamente, cuando  $C < 0$  ellas están asociadas negativamente. De las dos fórmulas anteriores se calcula  $A$  como:

$$A_{12} = \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 1)}{(C_{12} + 1)^2}$$

Si  $A_{ij} > 1$ , la agregación intraespecífica es más fuerte que la agregación interespecífica (Morand *et al.*, 1999).

Tomando en cuenta sólo los peces infestados se calculó la prevalencia e intensidad promedio de la infestación (*sensu* Bush *et al.*, 1997) para cada especie de copépodo a nivel de las cavidades branquiales izquierdas y derechas, a nivel de los arcos branquiales, a nivel de las

regiones de los arcos branquiales y a nivel de las zonas de los filamentos branquiales. En todos los casos las comparaciones de la prevalencia se hicieron con la prueba exacta de Fisher. Las posibles diferencias significativas en la intensidad de la infestación fueron determinadas con la prueba para datos pareados de Wilcoxon cuando se compararon las cavidades branquiales derechas e izquierdas, y con el análisis de varianza de Friedman cuando se hicieron comparaciones entre los arcos, entre las regiones y entre las zonas de los filamentos. Se calcularon los intervalos de confianza al 95 % tanto para la prevalencia como para la intensidad promedio (con 2000 réplicas bootstrap para la intensidad). Los análisis estadísticos estuvieron basados en pruebas no-paramétricas, ya que los datos siguieron una distribución no-normal y no-homocedástica, aún transformándolos.

La prueba exacta de Fisher y los intervalos de confianza se obtuvieron mediante el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa *et al.*, 2000). Las pruebas de Wilcoxon y Friedman se hicieron en el software SigmaStat 3.0.

Para las dos especies de copéodos parásitos (i.e. *P. diceraus* y *A. zairae*) se calcularon tres mediciones del nicho al nivel de la población componente (considerando el número total de copéodos en cada arco branquial, en cada región y en cada zona de los filamentos branquiales a través de la muestra total). Estas mediciones fueron: la amplitud del nicho usando el índice de Levin ( $B$ ) (Rohde, 1994) calculado como

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

donde  $p_j$  es la proporción de individuos encontrados en el recurso  $j$ ; el solapamiento de nicho usando el índice de porcentaje de similitud ( $PS$ ) (Rohde y Hobbs, 1986) calculado como

$$PS_{A,B} = 100 \sum_{i=1}^n \min(P_{iA}, P_{iB})$$

donde  $PS_{A,B}$  es el porcentaje de similitud de  $A$  y  $B$ ,  $P_{iA}$  es la proporción de la especie  $A$  en el  $i$ -ésimo microhábitat,  $P_{iB}$  es la proporción de la especie  $B$  en el  $i$ -ésimo microhábitat y  $n$  es el número total de microhábitats; y el índice de preferencia de microhábitat basado en la intensidad (Rohde, 1994) siguiendo la formula

$$S_i = \frac{\sum x_{ij} / n_j h_{ij}}{\sum x_{ij} / n_j}$$

donde  $x_{ij}$  es el número de individuos parásitos de la  $i$ -ésima especie en el  $j$ -ésimo microhábitat,  $n_j$  es el número de microhábitats del tipo  $j$  examinados y  $h_{ij}$  es la clase o rango del microhábitat  $j$  (al microhábitat con la intensidad más alta le corresponde el rango 1).

#### 4.4. Resultados

La longitud patrón promedio de los peces fue de 15.9 cm (variando de 7.9 a 33.5 cm). El índice de agregación intraespecífica reveló que tanto *P. diceraus* ( $J = 1.82$ ) como *A. zairae* ( $J = 1.61$ ) se distribuyeron agregadamente entre los peces hospederos. También se encontró que la asociación entre las dos especies de copépodos fue positiva ( $C = 0.73$ ). Sin embargo, la agregación intraespecífica resultó más fuerte que la agregación interespecífica ( $A = 8.48$ ), lo cual sugiere que entre *P. diceraus* y *A. zairae* no hay competencia.

La prevalencia e intensidad de *P. diceraus* no variaron significativamente entre ambas cavidades branquiales (prueba exacta de Fisher  $P = 0.258$ ; prueba de Wilcoxon  $W = 1652.0$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente) (Figura 4.2). Esto significa que *P. diceraus* no tiene preferencia por habitar una u otra cavidad branquial (derecha o izquierda). Por lo tanto, cada una de estas fue considerada como unidad de estudio, obteniéndose así 258 cavidades branquiales infestadas.

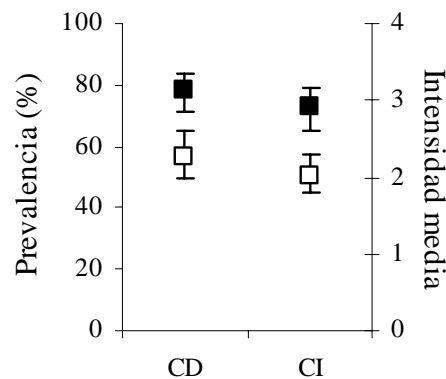


Figura 4.2. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Pseudochondracanthus diceraus* en las cavidades branquiales derecha (CD) e izquierda (CI) de *Sphaeroides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

La prevalencia e intensidad de *P. diceraus* variaron significativamente entre los arcos branquiales (prueba exacta de Fisher  $P = 0.004$ ; Friedman  $\chi^2 = 12.4$ ,  $P < 0.01$ , respectivamente) (Figura 4.3). Pruebas *a posteriori* indicaron que la única diferencia significativa ocurrió entre los arcos 1 y 3. Con base en ello puede decirse que los individuos de *P. diceraus* no tienden a situarse en el arco 1 (el más cercano al opérculo), y prefieren habitar en los extremos de los arcos branquiales, especialmente la parte más dorsal de las branquias (región I) dado que la mayor prevalencia e intensidad ocurrió ahí (Figura 4.4) y las variaciones resultaron significativas (prueba exacta de Fisher  $P = 0.000$ ; Friedman  $\chi^2 = 198.3$ ,  $P < 0.001$ , respectivamente). También se encontraron diferencias significativas en la prevalencia e intensidad de *P. diceraus* entre las tres zonas del filamento branquial (prueba exacta de Fisher  $P = 0.000$ ; Friedman  $\chi^2 = 345.5$ ,  $P < 0.001$ , respectivamente), siendo la zona media el sitio más infestado (Figura 4.5).

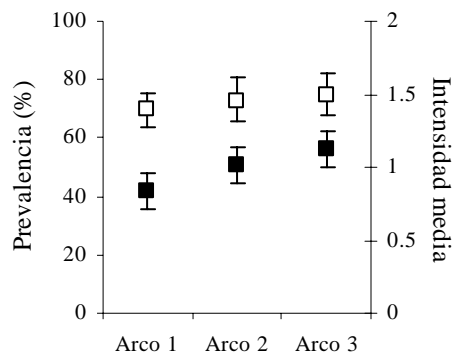


Figura 4.3. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Pseudochondracanthus diceraus* en cada arco branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

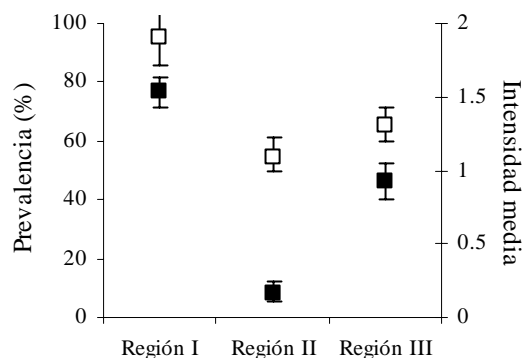


Figura 4.4. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Pseudochondracanthus diceraus* en cada región del arco branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

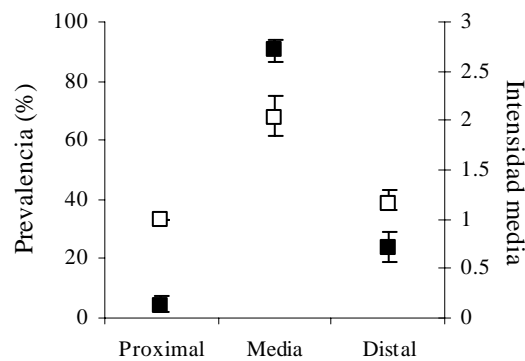


Figura 4.5. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Pseudochondracanthus diceraus* en cada una de las zonas del filamento branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

La prevalencia e intensidad de *A. zairae* no variaron significativamente entre ambas cavidades branquiales (prueba exacta de Fisher  $P = 0.596$ , prueba de Wilcoxon  $W = 13.0$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente) (Figura 4.6). Por lo tanto, cada cavidad infestada (35 en total) fue considerada como unidad de estudio.

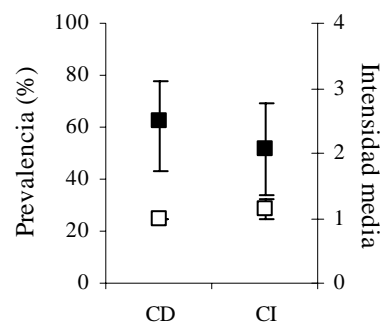


Figura 4.6. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Acantholochus zairae* en las cavidades branquiales derecha (CD) e izquierda (CI) de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

La distribución de *A. zairae* entre los arcos branquiales fue aleatoria, su prevalencia e intensidad entre esos micro-hábitats no varió significativamente (prueba exacta de Fisher  $P = 0.066$ ; Friedman  $\chi^2 = 3.9$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente) (Figura 4.7). Al comparar el número de *A. zairae* entre las regiones branquiales se encontró que la prevalencia en la región III fue significativamente mayor que en las regiones I y II (prueba exacta de Fisher  $P = 0.027$ ) pero la intensidad fue la misma en las tres regiones (Friedman  $\chi^2 = 5.2$ ,  $P > 0.05$ ) (Figura 4.8). Respecto a su posición en el filamento branquial se observó que *A. zairae* prefiere la zona

media seguida de la zona distal, sin habitar la zona proximal (para la prevalencia: prueba exacta de Fisher  $P = 0.000$ ; para la intensidad Friedman  $\chi^2 = 27.1$ ,  $P < 0.001$ ) (Figura 4.9).

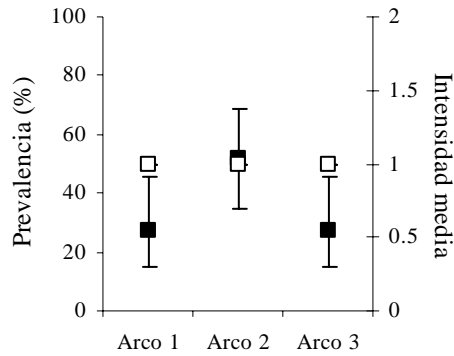


Figura 4.7. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Acantholochus zairae* en cada arco branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

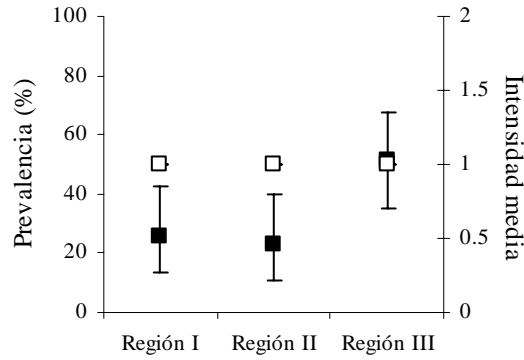


Figura 4.8. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Acantholochus zairae* en cada región del arco branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.

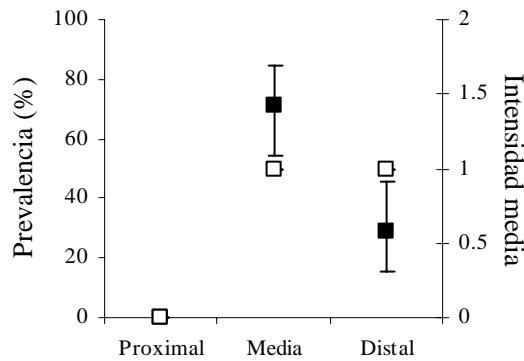


Figura 4.9. Prevalencia (■) e intensidad promedio (□) de la infestación de *Acantholochus zairae* en cada una de las zonas del filamento branquial de *Spherooides annulatus*. Las barras denotan el intervalo de confianza al 95 %.



De acuerdo con el índice de Levin ( $B$ ), entre *P. diceraus* y *A. zairae* la principal diferencia en amplitud de nicho ocurrió a nivel de las regiones de los arcos branquiales, siendo la segunda especie la de mayor amplitud (Tabla 4.1). Precisamente, el porcentaje de similitud ( $PS$ ) o solapamiento de nichos de las dos especies fue menor a nivel de las regiones branquiales, mientras que a nivel de los arcos y zonas de los filamentos branquiales el porcentaje de solapamiento fue notablemente mayor (Tabla 4.1). La preferencia del nicho basado en la intensidad fue mayor para *A. zairae* a nivel de los arcos branquiales, y mayor para *P. diceraus* a nivel de las regiones y zonas de los filamentos branquiales (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1.** Medidas de nicho de *Pseudochondracanthus diceraus* y *Acantholochus zairae* en las branquias de *Sphoeroides annulatus*.

	Arcos		Regiones		Zonas	
	<i>P. diceraus</i>	<i>A. zairae</i>	<i>P. diceraus</i>	<i>A. zairae</i>	<i>P. diceraus</i>	<i>A. zairae</i>
$B$	2.93	2.72	1.86	2.61	1.34	1.69
$PS$	85.66		57.97		84.04	
$Si$	0.65	0.74	0.83	0.72	0.92	0.86

$B$  = índice de Levin de amplitud de nicho,  $PS$  = porcentaje de similitud (solapamiento de nicho) y  $Si$  = índice de preferencia de microhábitat.

#### 4.5. Discusión

En este estudio no se encontró evidencia que indicara la existencia de competencia entre *P. diceraus* y *A. zairae*; su asociación fue positiva y la agregación intraespecífica fue mayor que la interespecífica, facilitándose así la co-existencia (Morand *et al.*, 1999). Probablemente, la asociación positiva de las dos especies se da como un resultado del espacio amplio y de la cantidad de alimento suficiente encontrada en el hospedero (Baker *et al.*, 2005; Dippenaar *et al.*, 2009). Esta idea surge porque ninguna de las especies de copépodos alcanzó prevalencias del 100 % en los diferentes microhábitat (i.e. cavidades branquiales, arcos branquiales, regiones y zonas de los filamentos branquiales) establecidos en el presente estudio, lo cual concuerda con la percepción de que todas o casi todas las especies de peces son capaces de albergar más parásitos de lo que hasta ahora se conoce (Rohde, 1994).

Los resultados de este estudio revelaron que la selección de una cavidad branquial, derecha o izquierda, por las dos especies de copépodos parásitos, fue aleatoria. Pero dentro de la cavidad branquial si hubo señales de selección de sitio. *Pseudochondracanthus diceraus* mostró preferencia por el tercer arco branquial, así como por la región I y la zona media del filamento branquial. Por su parte, *A. zairae* no tuvo preferencia por algún arco branquial pero si por la región III y la zona media de los filamentos branquiales. Varios autores han

encontrado que las especies de ectoparásitos de las branquias (monogéneos y copéodos) se restringen a habitar un área particular dentro de la cavidad branquial del hospedero (e.g. Geets *et al.*, 1997; Lo y Morand, 2000, 2001; Timi, 2003; Baker *et al.*, 2005; Raymond *et al.*, 2006; Scott-Holland *et al.*, 2006). Una de las explicaciones más aceptadas para este hecho es la hipótesis del apareamiento (Rohde, 1979), la cual establece que los parásitos de una especie se restringen a un microhábitat específico para incrementar las oportunidades de apareamiento. Sin embargo, Timi (2003) sugirió que la adaptación a la complejidad del hábitat parece ser la causa más probable para la restricción del nicho. Por ejemplo, el flujo de agua que pasa por la cavidad branquial puede no ser igual entre los arcos branquiales de un pez (Paling, 1968), lo cual puede propiciar que los ectoparásitos busquen habitar en los arcos branquiales donde el flujo de agua es menor y reducir así la probabilidad de desprendimiento.

De acuerdo con el índice de Levin, el solapamiento de nicho de ambas especies fue menor a nivel de las regiones, pues cada especie prefirió un extremo diferente del arco branquial; el sitio menos preferido por las dos especies fue la región II (la parte central del arco branquial). No se tiene información sobre la dinámica del flujo de agua que pasa por las branquias de *S. annulatus* pero podría ser que el flujo sea mayor en la región II, afectando negativamente la fijación de los copepodos parásitos. Por el contrario, el solapamiento fue mayor a nivel de las zonas de los filamentos branquiales, esto es porque las dos especies prefieren la zona media; sin embargo, tal solapamiento puede no ser tan grande dadas las preferencias de regiones distintas. Indudablemente, es necesario hacer un análisis más profundo de este tema puesto que los nichos no son estáticos (Rohde, 1994); es decir, las preferencias de microhábitat pueden cambiar con la edad del hospedero (e.g. Timi, 2003) o con las épocas climáticas (e. g. Blažek *et al.*, 2008), por ejemplo.

#### **4.6. Conclusiones**

- Tanto *P. diceraus* como *A. zairae* mostraron selección de sitio, sin competencia interespecífica y con bajo grado de solapamiento: *P. diceraus* se restringe mayormente a la región I (parte dorsal) y *A. zaire* a la region III (parte ventral).

## LITERATURA CITADA

- Aguirre, W. E., Shervette, V. R., Cevallos, R., González, M. y Pozo, F. 2006. Occurrence of *Sphoeroides rosenblatti* Bussing, 1996 (Teleostei: Tetraodontidae) along the coast of Guayas Province, Ecuador, and a comparison with sympatric *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 41 (2): 231-238.
- Aguirre-Macedo, M. L., Vidal-Martínez, V. M., González-Solís, D. y Caballero, P. I. 2007. Helminth communities of four commercially important fish species from Chetumal Bay, Mexico. *Journal of Helminthology*, 81: 19-31.
- Álvarez-Lajonchère, L., Reina-Cañez, M. A., Camacho-Hernández, M.A. y Kraul, S. 2007. Design of a pilot-scale tropical marine finfish hatchery for a research center at Mazatlán, Mexico. *Aquacultural Engineering*, 36: 81-96.
- Álvarez-Lajonchère, L., Abdo de la Parra, M. I., García-Ortega, A., Chávez-Sánchez, M. C., García-Aguilar, N., Puello-Cruz, A., Fajer-Ávila, E., Ibarra-Castro, L., Hernández-González, C., Rodríguez-Ibarra, L. E., Velasco-Blanco, G., González-Rodríguez, B., Martínez-Rodríguez, I. e Ibarra-Zatarain, Z. 2005. Hacia la producción piloto de juveniles de botete diana y pargo flamenco en el CIAD Mazatlán. *Industria Acuícola*, 2: 4-7.
- Amezcuca-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 184 p.
- Anderson, J. A., Blazer, K. J., Percival, T. J. y Janovy, J. Jr. 1993. The niche of the gill parasite *Dactylogyrus banghami* (Monogenea: Dactylogyridae) on *Notropis stramineus* (Pisces: Cyprinidae). *Journal of Parasitology*, 79 (3): 435-437.
- Anderson, T. K. y Sukhdeo, M. V. K. en prensa. Abiotic versus biotic hierarchies in the assembly of parasite populations. *Parasitology*, xxx: xx-xx.
- Bagenal, T. 1968. Growth and mortality. pp. 415-432. *In*: Bagenal, T. (ed.). *Methods for assessment of fish production in fresh water*. Blackwell Scientific Publications.
- Baker, T. G., Pante, E. y de Buron, I. 2005. Co-occurrence of *Naobranchia lizae* (Copepoda) and *Metamicrocotyla macracantha* (Monogenea), gill parasites of the striped mullet *Mugil cephalus*. *Parasitology Research*, 97 (6): 515-520.
- Bandilla, M., Hakalahti, T., Hudson, P. J. y Valtonen, E. T.. 2005. Aggregation of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a consequence of host susceptibility or exposure? *Parasitology*, 130: 169-176.
- Barson, M., Mulonga, A. y Nhwatiwa, T. 2008. Investigation of a parasitic outbreak of *Lernaea cyprinacea* Linnaeus (Crustacea: Copepoda) in fish from Zimbabwe. *African Zoology*, 43 (2): 175-183.
- Bere, R. 1936. Parasitic copepods from Gulf of Mexico fish. *The American Midland Naturalist*, 17 (3): 577-625.

- Blažek, R., Jarkovský, J., Koubková, B. y Gelnar, M. 2008. Seasonal variation in parasite occurrence and microhabitat distribution of monogenean parasites of gudgeon *Gobio gobio* (L.). *Helminthologia*, 45 (4): 185-191.
- Boxshall, G. A. 2005. Copepoda (copepods). pp. 123-138. *In*: Rohde, K. (ed.). *Marine Parasitology*. CSIRO Publishing. Melbourne, Australia. 565 p.
- Boxshall, G. A. y Defaye, D. 1993. Pathogens of wild and farmed fish: sea lice. Ellis Horwood. Gran Bretaña. 378 p.
- Bricknell, I. R., Dalesman, S. J., O'Shea, B., Pert, C. C. y Luntz, A. J. M. 2006. Effect of environmental salinity on sea lice *Lepeophtheirus salmonis* settlement success. *Disease of Aquatic Organisms*, 71 (3): 213-223.
- Brooker, A. J., Shinn, A. P. y Bron, J. E. 2007. A review of the biology of the parasitic copepod *Lernaecera branchialis* (L., 1767) (Copepoda: Pennellidae). *Advances in Parasitology*, 65: 297-341.
- Boxshall, G. A. y Halsey, S. H. 2004. An introduction to copepod diversity. Part I. The Ray Society. Londres. 421 p.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. y Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, 83 (4): 575-583.
- Butterworth, K. G., Cubitt, K. F. y McKinley, R. S. 2008. The prevalence, density and impact of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infestation on juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from the central coast of British Columbia, Canada. *Fisheries Research*, 91: 35-41.
- Byrnes, T. 1986. Bomolochids (Copepoda: Bomolochidae) found on the Australian bream, *Acanthopagrus* spp. *Australian Journal of Zoology*, 34: 225-240.
- Castillo-Vargasmachuca, S., Ponce-Palafox, J. T., Chávez-Ortíz, E. y Arredondo-Figueroa, J. L. 2007. Effect of the initial stocking body weight on growth of spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) in marine floating cages. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42 (3): 261-267.
- Causey, D. 1953. Parasitic Copepoda of Texas coastal fishes. *Publication of the Institute of Marine Science*, 3 (1): 7-16.
- Cavaleiro, F. I. y Santos, M. J. (2009). Seasonality of metazoan ectoparasites in marine European flounder *Platichthys flesus* (Teleostei: Pleuronectidae). *Parasitology*, 136: 855-865.
- Chávez-Sánchez, M. C., Álvarez-Lajonchère, L., Abdo de la Parra, M. I. y García-Aguilar, N. 2008. Advances in the culture of Mexican bullseye buffer fish *Sphoeroides annulatus*, Jenyns (1842). *Aquaculture Research*, 39: 718-730.

- Costello, M. J. 2006. Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology*, 22 (10): 475-483.
- Costello, M. J. 2009a. The global economic cost of sea lice to the salmonid farming industry. *Journal of Fish Diseases*, 32: 115-118.
- Costello, M. J. 2009b. How sea lice from salmon farms may cause wild salmonid declines in Europe and North America and be a threat to fishes elsewhere. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3385-3394.
- Cressey, R. 1981. Parasitic copepods from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, I: *Holobomolochus* and *Neobomolochus*. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 339: 1-24.
- Cressey, R. 1984. A new genus of bomolochid copepod from eastern Pacific haemulid fishes. *Bulletin of Marine Science*, 35 (2): 182-186.
- Cressey, R. y Cressey, H. B. 1980. Parasitic copepods of mackerel- and tuna-like fishes (Scombridae) of the world. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 331: 1-186.
- Dippenaar, S. M., van Tonder, R. C. y Wintner, S. P. 2009. Is there evidence of niche restriction in the spatial distribution of *Kroyeria dispar* Wilson, 1935, *K. papillipes* Wilson, 1932 and *Eudactylina pusilla* Cressey, 1967 (Copepoda: Siphonostomatoida) on the gill filaments of tiger sharks *Galeocerdo cuvier* off KwaZulu-Natal, South Africa? *Hydrobiologia*, 619: 89-101.
- Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F. y Jetz, W. 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 11482-11489.
- Doupé, R. G., Lymbery, A. J., Wong, S. y Hobbs, R. P. 2003. Larval anisakid infections of some tropical fish species from north-west Australia. *Journal of Helminthology*, 77: 363-365.
- Fajer-Ávila, E. J., García-Vásquez, A., Plascencia-González, H., Ríos-Sicarios, J., García de la Parra, L. M. y Betancourt-Lozano, M. 2006. Copepods and larvae of nematodes parasiting the white mullet *Mugil curema* (Valenciennes, 1836): indicators of anthropogenic impacts in tropical coastal lagoons? *Environmental Monitoring and Assessment*, 122: 221-237.
- Fajer-Ávila, E. J., Martínez-Rodríguez, I., Abdo de la Parra, M. I., Álvarez-Lajonchere, L. y Betancourt-Lozano, M. 2008. Effectiveness of freshwater treatment against *Lepeophtheirus simplex* (Copepoda: Caligidae) and *Neobenedenia* sp. (Monogenea: Capsalidae), skin parasites of bullseye puffer fish, *Sphoeroides annulatus* reared in tanks. *Aquaculture*, 284: 277-280.
- Fajer-Ávila, E. J., Roque, A., Aguilar, G. y Duncan, N. 2004. Patterns of occurrence of the platyhelminth parasites of the wild bullseye puffer (*Sphoeroides annulatus*) off Sinaloa, Mexico. *The Journal of Parasitology*, 90 (2): 415-418.

- Fávaro, L. F., de Oliveira, E. C., Ventura, A. O. B. y Verani, N. F. 2009. Environmental influences on the spatial and temporal distribution of the buffer fish *Sphoeroides greeleyi* and *Sphoeroides testudineus* in a Brazilian subtropical estuary. *Neotropical Ichthyology*, 7 (2): 275-282.
- García-Gasca, A., Galaviz, M. A., Gutiérrez, J. N. y García-Ortega, A. 2006. Development of the digestive tract, trypsin activity and gene expression in eggs and larvae of the bullseye puffer fish *Sphoeroides annulatus*. *Aquaculture*, 251: 366-376.
- García-Ortega, A. 2009. Nutrition and feeding research in the spotted rose snapper (*Lutjanus guttatus*) and bullseye puffer (*Sphoeroides annulatus*), new species for marine aquaculture. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35 (1): 69-80.
- Geets, A., Coene, H. y Ollevier, F. 1997. Ectoparasites of the whitespotted rabbitfish, *Siganus sutur* (Valenciennes, 1835) off the Kenyan coast: distribution within the host population and site site selection on the gills. *Parasitology*, 115: 69-79.
- Goater, T. M. y Jepps, S. F. 2002. Prevalence and intensity of *Haemobaphes diceraus* (Copepoda: Pennellidae) from shiner perch, *Cymatogaster aggregata* (Embiotocidae). *Journal of Parasitology*, 88 (1): 194-197.
- Gómez, S. 2000. Redescription of *Pseudostenhelia wellsi* Coull y Fleeger, 1977 (Copepoda, Harpacticoida) from a tropical coastal lagoon in SouthEastern Gulf of California (Mexico). *Crustaceana*, 73 (1): 69-82.
- Gómez, S. 2003. Three new species of *Enhydrosoma* and new record of *Enhydrosoma lacunae* (Copepoda, Harpacticoida) from the Eastern Tropical Pacific. *Journal of Crustacean Biology*, 23: 94-118.
- González, L. y Carvajal, J. 2003. Life cycle of *Caligus rogercreseeyi*, (Copepoda: Caligidae) parasite of Chilean reared salmonids. *Aquaculture*, 220: 101-117.
- Guzmán, L. y Zárate, C. 2008. Efectos patológicos de las infestaciones branquiales por el copépodo (*Pseudochondracanthus* sp.), parásito del pez botete diana *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842). Tesis de Licenciatura. Universidad de La Salle, Facultad de Medicina Veterinaria. Bogotá, Colombia. 48 p.
- Hayward, C., Aiken, H. y Nowak, B. 2007. Metazoan parasites on gills of Southern Bluefin Tuna (*Thunnus maccoyii*) do not rapidly proliferate after transfer to sea cages. *Aquaculture*, 262: 10-16.
- Hayward, C., Aiken, H. y Nowak, B. 2008. An epizootic of *Caligus chiastos* on farmed southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* off South Australia. *Diseases of Aquatic Organisms*, 79 (1): 57-63.
- Hayward, C. J., Bott, N. J. y Nowak, B. F. 2009. Seasonal epizootics of sea lice, *Caligus* spp., on southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii* (Castelnau), in a long-term farming trial. *Journal of Fish Diseases*, 32: 101-106.

- Hayward, C., Perera, K. M. L. y Rohde, K. 1998. Assemblages of ectoparasites of a pelagic fish, slimy mackerel (*Scomber australasicus*), from south-eastern Australia. *International Journal for Parasitology*, 28: 263-273.
- Hechinger, R. F., Lafferty, K. D., Huspeni, T. C., Brooks, A. J. y Kuris, A. M. 2007. Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia*, 151: 82-92.
- Heuch, P. A., Nordhagen, J. R. y Schram, T. A. 2000. Egg production in the salmon louse [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] in relation to origin and water temperature. *Aquaculture Research*, 31: 805-814.
- Heuch, P.A., Øines, Ø., Knutsen, A. y Schram, T. A. 2007. Infection of wild fishes by the parasitic copepod *Caligus elongatus* on the south east coast of Norway. *Diseases of Aquatic Organisms*, 77: 149-158.
- Ho, J.-S. 1970. Revision of the genera of the Chondracanthidae, a copepod family parasitic on marine fishes. *Beaufortia*, 229 (17): 105-218.
- Ho, J.-S. 1971. Parasitic copepods of the family Chondracanthidae from fishes of Eastern North America. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 87: 139.
- Ho, J.-S. 1975. Cyclopoid copepods of the family Chondracanthidae parasitic on New Zealand marine fishes. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 22 (5): 303-319.
- Ho, J.-S. 2001. Why do symbiotic copepods matter? *Hydrobiologia*, 453/454: 1-7.
- Ho, J.-S., Collette, B. B. y Madinabeitia, I. 2006. Host specificity of *Lepeophtheirus crassus* (Wilson and Bere) (Copepoda: Caligidae) parasitic on the marlin sucker *Remora osteochir* (Cuvier) in the Atlantic ocean. *Journal of Parasitology*, 92 (5): 1113-1115.
- Ho, J.-S., Gómez, S. y Fajer-Ávila, E. 2001. *Lepeophtheirus simplex* sp. n., a caligid copepod (Siphonostomatoida) parasitic on “botete” (bullseye puffer, *Sphoeroides annulatus*) in Sinaloa, Mexico. *Folia Parasitologica*, 48: 240-248.
- Ho, J.-S. y Lin, C.-L. 2006. A new bomolochid copepod parasitic on marine fishes of Taiwan, with reassignment of species of *Holobomolochus* Vervoort, 1969. *Crustaceana*, 78 (11): 1369-1381.
- Huys, R. y Boxshall, G. A. 1991. Copepod evolution. The Royal Society. Londres. 468 p.
- Huys, R., Gee, J. M., More, C. G. y Hamond, R. 1996. Marine and brackish water harpacticoid copepods. Part 1. Field Studies Council. Londres. 352 p.
- Jiménez-García, M. I. y Vidal-Martínez, V. M. 2005. Temporal variation in the infection dynamics and maturation cycle of *Oligogonotylus manteri* (Digenea) in the cichlid fish, '*Cichlasoma*' *urophthalmus*, from Yucatán, México. *Journal of Parasitology*, 91 (5): 1008-1014.

- Johnson, S. C., Treasurer, J. W., Bravo, S., Nagasawa, K. y Kabata, Z. 2004. A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zoological Studies*, 43 (2): 229-243.
- Jones, S. R. M., Prospero-Porta, G., Kim, E., Callow, P. y Hargreaves, N. B. 2006. The occurrence of *Lepophtheirus salmonis* and *Caligus clemensi* (Copepoda: Caligidae) on three-spine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in coastal British Columbia. *Journal of Parasitology*, 92 (3): 473-480.
- Kabata, Z. 1971. Four Bomolochidae (Copepoda) from fishes of British Columbia. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 28: 1563-1572.
- Kabata, Z. 1988. Copepoda and Branchiura. pp. 3-127. *In*: Margolis, L. y Kabata, Z. (eds.). *Guide to parasites of fishes of Canada, Part II. Crustacea*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 101. 184 p.
- Kabata, Z. 1992. Copepods parasitic on fishes. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association. Londres. 264 p.
- Kabata, Z. 2003. Copepods parasitic on fishes. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association. Londres. 274 p.
- Kovach, W. L. 2005. MVSP-A multivariate statistical Package for Windows, ver 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, Reino Unido.
- Krkošek, M., Lewis, M. A., Morton, A., Frazer, L. N. y Volpe, J. P. 2006. Epizootics of wild fish induced by farm fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (42): 15506-15510.
- Krkošek, M., Lewis, M. A. y Volpe, J. P. 2005. Transmission dynamics of parasitic sea lice from farm to wild salmon. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 689-696.
- Krumme, U., Keuthen, H., Saint-Paul, U. y Villwock, W. 2007. Contributions to the feeding ecology of the banded puffer fish *Colomesus psittacus* (Tetraodontidae) in north Brazilian mangrove creeks. *Brazilian Journal of Biology*, 67 (3): 383-392.
- Kuris, A. M., Hechinger, R. F., Shaw, J. C., Whitney, K. L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C. A., Dobson, A. P., Dunham, E. J., Fredensborg, B. L., Huspeni, T. C., Lorda, J., Mababa, L., Mancini, F. T., Mora, A. B., Pickering, M., Talhouk, N. L., Torchin, M. E. y Lafferty, K. D. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454: 515-518.
- Lafferty, K. D. 2008. Ecosystem consequences of fish parasites. *Journal of Fish Biology*, 73: 2083-2093.
- Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., Dunne, J. A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D. J., Martinez, N. D., Memmott, J., Marquet, P. A., McLaughlin, J. P., Mordecai, E. A., Pascual, M., Poulin, R., Thielges,



- D. W. 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*, 11: 533-546.
- Lees, F., Baillie, M., Genthinby, G. y Revie, W. 2008. The efficacy of Emamectin Benzoate against infestations of *Lepeophtheirus salmonis* on farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L) in Scotland, 2002-2006. *PLoS ONE*, 3 (2): e1549.
- Lemly, A. D. y Esch, G. W. 1984. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications. *Journal of Parasitology*, 70 (4): 475-492.
- Lo, C. M. y Morand, S. 2000. Spatial distribution and coexistence of monogenean gill parasites inhabiting two damselfishes from Moorea Island in French Polynesia. *Journal of Helminthology*, 74: 329-336.
- Lo, C. M. y Morand, S. 2001. Gill parasites of *Cephalopholis argus* (Teleostei: Serranidae) from Moorea (French Polynesia): site selection and coexistence. *Folia Parasitologica*, 48: 30-36.
- Lo, C. M., Morand, S. y Galzin, R. 1998. Parasite diversity/host age and size relationship in three coral-reef fishes from French Polynesia. *International Journal for Parasitology*, 28:1695-1708.
- Luque, J. L., Mouillot, D. y Poulin, R. 2004. Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology*, 128: 671-682.
- Luque, J. L. y Poulin, R. 2008. Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *Journal of Fish Biology*, 72: 189-204.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Nueva Jersey. 179 p.
- Marcogliese, D. J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1331-1352.
- Marcogliese, D. J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124: 83-99.
- Marcogliese, D. J. 2003. Food webs and biodiversity: are parasites the missing link? *Journal of Parasitology*, 89: 106-113.
- Marcogliese, D. J. 2007. Evolution of parasitic life in the ocean: paratenic hosts enhance lateral incorporation. *Trends in Parasitology*, 23 (11): 519-521.
- Marín, S. L., Carvajal, J., Manríquez, A. y Mancilla, M. 2009. Effects of experimental infection by *Caligus rogercresseyi* (Copepoda: Caligidae) on the common jollytail, *Galaxias maculatus* (Osmeriforme: Galaxiidae) (Jenyns, 1842) in Chile. *Aquaculture*, 295: 138-141.

- Mo, T. A. y Heuch, P. A. 1998. Occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) sea trout (*Salmo trutta*) in the inner Oslo Fjord, southeastern Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 176-180.
- Morales-Serna, F. N. y Gómez, S. 2010. A new bomolochid copepod parasitic on bullseye puffer *Sphoeroides annulatus* (Jenyns) from Mexico, with reassignment of some species of *Acantholochus* Cressey and *Hamaticolax* Ho & Lin. *Zootaxa*, 2336: 36-50.
- Morand, S., Poulin, R., Rohde, K., Hayward, C. 1999. Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *International Journal for Parasitology*, 29: 663-672.
- Morton, A., Routledge, R. y Krkošek, M. 2008. Sea louse infestation in wild juvenile salmon and Pacific herring associated with fish farms off the East-Central coast of Vancouver Island, British Columbia. *North American Journal of Fishes Management*, 28 (2): 523-532.
- Nagasawa, K. 2004. Sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus orientalis* (Copepoda: Caligidae), of wild and farmed fish in sea and brackish waters of Japan and adjacent regions: a review. *Zoological Studies*, 43 (2): 173-178.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. Tercera edición. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 600 p.
- Núñez-Vázquez, E. J., Yotsu-Yamashita, M., Sierra-Beltrán, A., Yasumoto, T. y Ochoa, J. 2000. Toxicities of puffer fish found in the coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Toxicon*, 38: 729-734.
- Nylund, A., Wallace, C. y Hovland, T. 1993. The possible role of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in the transmission of infectious salmon anemia. pp. 367-373. *In*: Boxshall, G. A. y Defaye, D. (eds.). *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice*. Ellis Horwood. Chichester, Gran Bretaña. 378 p.
- Ogawa, K. 2005. Effects in finfish culture. pp. 378-391. *In*: Rohde, K. (ed.). *Marine Parasitology*. CSIRO Publishing. Melbourne, Australia. 565 p.
- Ohtsuka, S., Harada, K., Miyahara, K., Nagahama, K., Ogawa, K. y Ohta, T. 2007. Prevalence and intensity of *Phrixecephalus umbellatus* (Copepoda: Siphonostomatoida: Pennellidae) parasitic on *Paralichthys olivaceus* in the western part of Sea of Japan. *Fisheries Science*, 73: 214-216.
- Olivero-Verbel, J., Baldiris-Ávila, R. y Arroyo-Salgado, B. 2005. Nematode infections in *Mugil incilis* (Lisa) from Cartagena Bay and Totumo Marsh, north of Colombia. *Journal of Parasitology*, 91: 1109-1112.
- Oros, M. y Hanzelová, V. 2009. Re-establishment of the fish parasite fauna in the Tisa River system (Slovakia) after a catastrophic pollution event. *Parasitology Research*, 104: 1497-1506.

- Østergaard, P., Boxshall, G. A. y Quicke, D. L. J. 2005. Dwarfs or giants? Sexual size dimorphism in Chondracanthidae (Copepoda: Poecilostomatoida). *Crustaceana*, 78 (4): 397-408.
- Paling, J. E. 1986. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *Journal of Experimental Biology*, 48 (3): 533-544.
- Palm, H. W. y Klimpel, S. 2007. Evolution of parasitic life in the ocean. *Trends in Parasitology*, 23 (1): 10-12.
- Pascual, S., González, A. F. y Guerra, A. 2005. The recruitment of gill-infesting copepods as a categorical predictor of size-at-age data in squid populations. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 629-633.
- Pearse, A. S. 1947. Parasitic copepods from Beaufort, North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 63 (1): 1-16.
- Piasecki, W., Młynarczyk, M. y Hayward, C. J. 2010. *Parabrachiella jarai* sp. nov. (Crustacea: Copepoda: Siphonostomatoida) parasitic on *Sillago sihama* (Actinopterygii: Perciformes: Sillaginidae). *Experimental Parasitology*, 125 (1): 55-62.
- Pike, A. W., Mordue (Luntz), A. J. y Ritchie, G. 1993. The development of *Caligus elongatus* Nordmann from hatching to copepodid in relation to temperature. pp. 51-60. *In*: Boxshall, G. A. y Defaye, D. (eds.). *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice*. Ellis Horwood. Chichester, Gran Bretaña. 378 p.
- Poulin, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, 23: 937-944.
- Poulin, R. 1996. Patterns in the evenness of gastrointestinal helminth communities. *International Journal for Parasitology*, 26(2): 181 – 186.
- Poulin, R. 2004a. Parasite species richness in New Zealand fishes: a grossly underestimated component of biodiversity? *Diversity and Distributions*, 10: 31-37.
- Poulin, R. 2004b. Macroecological patterns of species richness in parasite assemblage. *Basic and Applied Ecology*, 5: 423-434.
- Poulin, R. 2006. Variation in infection parameters among populations within parasite species: Intrinsic properties versus local factors. *International Journal for Parasitology*, 36: 877-885.
- Poulin, R. 2007a. The structure of parasite communities in fish host: ecology meets geography and climate. *Parassitologia*, 49: 169-172.
- Poulin, R. 2007b. *Evolutionary ecology of parasites*. Second edition. Princeton University Press. Nueva Jersey. 332 p.
- Poulin, R. 2007c. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134: 763-776.

- Poulin, R. y Morand, S. 2004. Parasite biodiversity. Smithsonian Books. Washington, DC. 216 p.
- Poulin, R. y Rohde, K. 1997. Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia*, 110: 278-283.
- Ramasamy, P. y Ramalingam, K. 1989. The occurrence, site specificity and frequency distribution of *Bicotyle vellavoli* on *Pampus chinensis* and *Pampus argenteus*. *International Journal for Parasitology*, 19 (7): 761-767.
- Ramasamy, P., Ramalingam, K., Hanna, R. E. B. y Halton, D. W. 1985. Microhabitats of gill parasites (Monogenea and Copepoda) of teleosts (*Scomberoides* spp.). *International Journal for Parasitology*, 15 (4): 385-397.
- Ranzani-Paiva, M. J. T. y Silva-Souza, A. T. 2004. Co-infestation of gills by different parasite groups in the mullet, *Mugil platanus* Günther, 1880 (Osteichthyes, Mugilidae): effects on relative condition factor. *Brazilian Journal of Biology*, 64 (3B): 677-682.
- Raymond, K. M. N., Chapman, L. L. y Lanciani, C. A. 2006. Host, macrohabitat, and microhabitat specificity in the gill parasite *Afrodiplozoon polycotyleus* (Monogenea). *Journal of Parasitology*, 92 (6): 1211-1217.
- Ritchie, G., Mordue (Luntz), A. J., Pike, A. W. y Rae, G. H. 1993. The reproductive output of *Lepeophtheirus salmonis* adult females in relation to seasonal variability of temperature and photoperiod. pp. 153-165. *In*: Boxshall, G. A. y Defaye, D. (eds.). Pathogens of wild and farmed fish: sea lice. Ellis Horwood. Chichester, Gran Bretaña. 378 p.
- Rodríguez-González, A. y Vidal-Martínez, V. M. 2008. Las comunidades de helmintos del lenguado (*Symphurus plagiusa*) en la costa de Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 159-173.
- Rohde, K. 1979. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *The American Naturalist*, 114 (5): 648-671.
- Rohde, K. 1994. Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *Parasitology*, 109: 69-84.
- Rohde, K., Hayward, C. y Heap, M. 1995. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of fishes. *International Journal for Parasitology*, 28: 263-273.
- Rohde, K. y Hobbs, R. P. 1986. Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers? pp. 189-199. *In*: Cremin, M., Dobson, C. y Moorhouse, D. E. (eds.). Parasite lives. Papers on parasites, their hosts and their associations to honour J. F. A. Sprent. University of Queensland Press, St. Lucia, Londres, Nueva York.
- Rohde, K. y Rohde, P. P. 2005. The ecological niches of parasites. pp. 286-293. *In*: Rohde, K. (ed.). Marine Parasitology. CSIRO Publishing. Melbourne, Australia. 565 p.

- Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 86: 228-232.
- Saarinen, M. y Taskinen, J. 2003. Reduction in the level of infection of the bivalve *Anodonta piscinalis* by the copepod *Paraergasilus rylovi* using high and low oxygen. *Journal of Parasitology*, 89 (6): 1167-1171.
- Sampey, A., McKinnon, A. D., Meekan, M. G. y McCormick, M. I. 2007. Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 243-257.
- Sánchez-Cárdenas, R., Ceballos-Vázquez, B. P., Arellano-Martínez, M., Valdez-Pineda, M. C. y Morán-Angulo, R. E. 2007. Reproductive aspects of *Spherooides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontiformes, Tetraodontidae) inhabiting the Mazatlan coast, Sinaloa, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 42 (3): 385-392.
- Sánchez-Ramírez, C. y Vidal-Martínez, V. M. 2002. Metazoan parasite infracommunities of Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) from the coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology*, 88 (6): 1087-1094.
- Sasal, P., Morand, S. y Guégan, J.-F. 1997. Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 149: 61-71.
- Shiino, S. M. 1965. Parasitic copepods of the eastern Pacific fishes. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie, 5 (2): 391-420.
- Schram, T. A., Knutsen, J. A., Heuch, P. A. y Mo, T. A. 1998. Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongates* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 163-175.
- Scott-Holland, T. B., Bennett, S. M. y Bennett M. B. 2006. Distribution of an asymmetrical copepod, *Hatschekia plectropomi*, on the gills of *Plectropomus leopardus*. *Journal of Fish Biology*, 68: 222-235.
- Sepúlveda, F., Marín, S. L. y Carvajal, J. 2004. Metazoan parasites in wild fish and farmed salmon from aquaculture sites in southern Chile. *Aquaculture*, 235: 89-100.
- Serrano, D. y Ramírez-Félix, E. 2003. Implementación de un modelo hidrodinámico en el sistema lagunar de Santa María La Reforma, Sinaloa. *Journal INPesca*, 1: 33-39.
- Šimková, A., Jarkovský, J., Koubková, B., Baruš, V. y Prokeš, M. 2005. Associations between fish reproductive cycle and the dynamics of metazoan parasite infection. *Parasitology Research*, 95: 65-72.
- Šimková, A., Morand, S., Matejusová, I., Jurajda, P. y Gelnar, M. 2001. Local and regional influences on patterns of parasite species richness of central European fishes. *Biodiversity and Conservation*, 10: 511-525.

- Šimková, A., Sasal, P., Kadlec, D. y Gelnar, M. 2001. Water temperature influencing dactylogyris species communities in roach, *Rutilus rutilus*, in the Czech Republic. *Journal of Helminthology*, 75: 373-383.
- Sindermann, C. J. 1987. Effects of parasites on fish populations: practical considerations. *International Journal for Parasitology*, 17 (2): 371-382.
- Skarstein, F., Folstand, I. y Liljedal, S. 2001. Whether to reproduce or not: immune suppression and costs of parasites during reproduction in the Arctic charr. *Canadian Journal of Zoology*, 79 (2): 271-278.
- Tang, D., Andrews, M. y Cobcroft, J. M. 2007. The first chondracanthid (Copepoda: Cyclopoida) reported from cultured finfish, with a revised key to the species of *Chondracanthus*. *Journal of Parasitology*, 93 (4): 788-795.
- Tavares, L. ER., y Luque, J. L. 2008. Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish species from Brazil. *Journal of Parasitology*, 94 (4): 985-989.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 (5): 1167-1179.
- Timi, J. T. 2003. Habitat selection by *Lernanthropus cynoscicola* (Copepoda: Lernanthropidae): host as physical environmental, a major determinant of niche restriction. *Parasitology*, 127: 155-163.
- Timi, J. T. y Lanfranchi, A. L. 2006. Size relationship between the parasitic copepod, *Lernanthropus cynoscicola*, and its fish host, *Cynoscion guatucupa*. *Parasitology*, 132: 207-213.
- Todd, C. D., Whyte, B. D. M., MacLean, J. C., Walker, A. M. 2006. Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* returning to Scotland. *Marine Ecology Progress Series*, 328: 183-193.
- Tucker, C. S., Sommerville, C. y Wootten, R. 2000. The effect of temperature and salinity on the settlement and survival of copepodids of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) on Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 23: 309-320.
- Tully, O., Gargan, P., Poole, W. R. y Whelan, K. F. 1999. Spatial and temporal variation in the infestation of sea trout (*Salmo trutta* L.) by the caligid copepod *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in relation to sources of infection in Ireland. *Parasitology*, 119: 41-51.
- Tully, O. y Nolan, D. T. 2002. A review of the population biology and host-parasite interaction of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Parasitology*, 124: 165-182.
- Urquhart, K., Pert, C. C., Kilburn, R., Fryer, R. J. y Bricknell, I. R. 2008. Prevalence, abundance, and distribution of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) and *Caligus*

- elongatus* (Nordmann, 1832) on wild sea trout *Salmo trutta* L. ICES Journal of Marine Science, 65: 171-173.
- Vagianou, S., Athanassopoulou, F., Ragias, V., Di Cave, D., Leontides, L. y Golomazou, E. 2006. Prevalence and pathology of ectoparasites of mediterranean sea bream and sea bass reared under different environmental and aquaculture conditions. Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh, 58 (2): 78-88.
- Vidal-Martínez, V. M. y Poulin, R. 2003. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish host. Parasitology, 127: 387-398.
- Violante-González, J., Aguirre-Macedo, M. L. y Rojas-Herrera, A. 2008. Comunidad de parásitos metazoarios de la charra *Cichlasoma trimaculatum* en la laguna de Tres Palos, Guerrero, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 79: 405-412.
- Violante-González, J., Aguirre-Macedo, M. L., Rojas-Herrera, A. y Gil, S. 2009. Metazoan parasite community of blue sea catfish, *Sciades guatemalensis* (Ariidae), from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. Parasitology Research, 105: 997-1005.
- Violante-González, J., Aguirre-Macedo, M. L. y Vidal-Martínez, V. M. 2008. Temporal variation in the helminth parasite communities of the Pacific fat sleeper, *Dormitator latifrons*, from Tres Palos lagoon, Guerrero, Mexico. Journal of Parasitology, 94 (2): 326-334.
- Wainwright, P. C. y Turingan, R. 1997. Evolution on pufferfish inflation behaviour. Evolution, 51 (2): 506-518.
- Wells, J. B. J. 1988. Copepoda. pp. 380-388. In: Higgins, R. P. y Thiel, H. (eds.) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 488 p.
- Wilson, C. B. 1908. North American parasitic copepods: a list of those found upon these fishes of the pacific coast, with descriptions of new genera and species. Proceedings of the United States National Museum, 35: 431-481.
- Yamaguti, S. 1939. Parasitic copepods from fishes of Japan; part 6, Lernaepodoida, I. Volumen Jubilare Pro Prof. Sadao Yoshida, 2: 529-578.
- Yuniar, A. T., Palm, H. W. y Walter, T. 2007. Crustacean fish parasites from Segara Anakan, Java, Indonesia. Parasitology Research, 100: 1193-1204.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Cuarta edición. Prentice Hall. Nueva Jersey. 663 p.

**Anexo I.** Comparaciones pareadas de la prevalencia de *Lepeophtheirus simplex* (resultados de la prueba exacta de Fisher) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Sphoeroides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$P = 1.000$	$P = 0.000^*$	$P = 0.004^*$	$P = 0.004^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.217$	$P = 0.514$
Marzo 2007		$P = 0.000^*$	$P = 0.004^*$	$P = 0.004^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.001^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.186$	$P = 0.455$
Abril 2007			$P = 0.393$	$P = 0.393$	$P = 0.007^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.829$	$P = 0.250$	$P = 0.300$	$P = 0.026^*$
Mayo 2007				$P = 1.000$	$P = 1.000$	$P = 0.404$	$P = 0.381$	$P = 1.000$	$P = 0.145$	$P = 0.050$
Junio 2007					$P = 1.000$	$P = 0.404$	$P = 0.381$	$P = 1.000$	$P = 0.145$	$P = 0.050$
Agosto 2007						$P = 0.485$	$P = 0.002^*$	$P = 0.179$	$P = 0.004^*$	$P = 0.000^*$
Octubre 2007							$P = 0.000^*$	$P = 0.020^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.000^*$
Noviembre 2007								$P = 0.115$	$P = 0.485$	$P = 0.051$
Diciembre 2007									$P = 0.058$	$P = 0.001^*$
Enero 2008										$P = 0.677$



**Anexo II.** Comparaciones pareadas de la prevalencia de *Pseudochondracanthus diceraus* (resultados de la prueba exacta de Fisher) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Sphoeroides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$P = 0.145$	$P = 0.677$	$P = 0.677$	$P = 1.000$	$P = 0.674$	$P = 0.303$	$P = 0.000^*$	$P = 0.670$	$P = 1.000$	$P = 0.014^*$
Marzo 2007		$P = 0.318$	$P = 1.000$	$P = 0.394$	$P = 0.077$	$P = 0.624$	$P = 0.027^*$	$P = 0.076$	$P = 0.471$	$P = 0.348$
Abril 2007			$P = 1.000$	$P = 1.000$	$P = 0.389$	$P = 0.529$	$P = 0.000^*$	$P = 0.504$	$P = 1.000$	$P = 0.049^*$
Mayo 2007				$P = 1.000$	$P = 0.405$	$P = 1.000$	$P = 0.111$	$P = 0.405$	$P = 1.000$	$P = 0.362$
Junio 2007					$P = 1.000$	$P = 0.671$	$P = 0.024^*$	$P = 1.000$	$P = 1.000$	$P = 0.150$
Agosto 2007						$P = 0.138$	$P = 0.000^*$	$P = 1.000$	$P = 0.720$	$P = 0.005^*$
Octubre 2007							$P = 0.002^*$	$P = 0.135$	$P = 0.733$	$P = 0.160$
Noviembre 2007								$P = 0.000^*$	$P = 0.013^*$	$P = 0.495$
Diciembre 2007									$P = 0.719$	$P = 0.010^*$
Enero 2008										$P = 0.125$

**Anexo III.** Comparaciones pareadas de la prevalencia de *Caligus serratus* (resultados de la prueba exacta de Fisher) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Sphoeroides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$P = 1.000$	$P = 0.046^*$	$P = 1.000$	$P = 0.010^*$	$P = 0.018^*$	$P = 0.779$	$P = 0.005^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.001^*$	$P = 0.001^*$
Marzo 2007		$P = 0.164$	$P = 1.000$	$P = 0.026^*$	$P = 0.107$	$P = 1.000$	$P = 0.058$	$P = 0.000^*$	$P = 0.004^*$	$P = 0.009^*$
Abril 2007			$P = 0.652$	$P = 0.175$	$P = 1.000$	$P = 0.142$	$P = 0.507$	$P = 0.002^*$	$P = 0.039^*$	$P = 0.150$
Mayo 2007				$P = 0.242$	$P = 0.650$	$P = 1.000$	$P = 0.387$	$P = 0.027^*$	$P = 0.119$	$P = 0.166$
Junio 2007					$P = 0.189$	$P = 0.022^*$	$P = 0.385$	$P = 1.000$	$P = 1.000$	$P = 1.000$
Agosto 2007						$P = 0.095$	$P = 0.664$	$P = 0.003^*$	$P = 0.073$	$P = 0.162$
Octubre 2007							$P = 0.021^*$	$P = 0.000^*$	$P = 0.002^*$	$P = 0.005^*$
Noviembre 2007								$P = 0.018^*$	$P = 0.159$	$P = 0.400$
Diciembre 2007									$P = 1.000$	$P = 0.397$
Enero 2008										$P = 0.689$

**Anexo IV.** Comparaciones pareadas de la intensidad de *Lepeophtheirus simplex* (resultados de la prueba *t*-bootstrap) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Sphoeroides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$t = 0.188$ $P > 0.05$	$t = 2.014$ $P > 0.05$	$t = -0.784$ $P > 0.05$	$t = -1.931$ $P > 0.05$	$t = 3.815$ $P < 0.05^*$	$t = -3.646$ $P < 0.05^*$	$t = -1.986$ $P > 0.05$	$t = 3.702$ $P < 0.05^*$	$t = 0.938$ $P > 0.05$	$t = -0.122$ $P > 0.05$
Marzo 2007		$t = 1.759$ $P > 0.05$	$t = -0.782$ $P > 0.05$	$t = 1.857$ $P > 0.05$	$t = 2.628$ $P < 0.05^*$	$t = -3.212$ $P < 0.05^*$	$t = -1.452$ $P > 0.05$	$t = 3.004$ $P < 0.05^*$	$t = 0.632$ $P > 0.05$	$t = 0.232$ $P > 0.05$
Abril 2007			$t = 0.722$ $P > 0.05$	$t = -0.630$ $P > 0.05$	$t = -0.286$ $P > 0.05$	$t = -1.506$ $P > 0.05$	$t = 0.719$ $P > 0.05$	$t = -0.990$ $P > 0.05$	$t = 1.664$ $P > 0.05$	$t = 1.529$ $P > 0.05$
Mayo 2007				$t = 1.138$ $P > 0.05$	$t = 1.098$ $P > 0.05$	$t = -2.054$ $P < 0.05^*$	$t = -0.227$ $P > 0.05$	$t = 1.644$ $P > 0.05$	$t = -0.482$ $P > 0.05$	$t = -0.590$ $P > 0.05$
Junio 2007					$t = -0.511$ $P > 0.05$	$t = -0.521$ $P > 0.05$	$t = 1.152$ $P > 0.05$	$t = 0.035$ $P > 0.05$	$t = -1.718$ $P > 0.05$	$t = -1.704$ $P > 0.05$
Agosto 2007						$t = -1.531$ $P > 0.05$	$t = 1.446$ $P > 0.05$	$t = -0.949$ $P > 0.05$	$t = 3.289$ $P < 0.05^*$	$t = 2.303$ $P > 0.05$
Octubre 2007							$t = -2.413$ $P < 0.05^*$	$t = -0.691$ $P > 0.05$	$t = -3.353$ $P < 0.05^*$	$t = -2.991$ $P < 0.05^*$
Noviembre 2007								$t = 2.056$ $P < 0.05^*$	$t = -1.426$ $P > 0.05$	$t = -1.154$ $P > 0.05$
Diciembre 2007									$t = 3.325$ $P < 0.05^*$	$t = 2.732$ $P < 0.05^*$
Enero 2008										$t = 0.307$ $P > 0.05$

**Anexo V.** Comparaciones pareadas de la intensidad de *Pseudochondracanthus diceraus* (resultados de la prueba *t*-bootstrap) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Spherooides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$t = 0.503$ $P > 0.05$	$t = -0.133$ $P > 0.05$	$t = 0.048$ $P > 0.05$	$t = -1.012$ $P > 0.05$	$t = -0.756$ $P > 0.05$	$t = 1.794$ $P > 0.05$	$t = 2.884$ $P < 0.01^*$	$t = -1.058$ $P > 0.05$	$t = 2.680$ $P < 0.05^*$	$t = 3.345$ $P < 0.01^*$
Marzo 2007		$t = 0.415$ $P > 0.05$	$t = -0.170$ $P > 0.05$	$t = -1.207$ $P > 0.05$	$t = -0.060$ $P > 0.05$	$t = 0.945$ $P > 0.05$	$t = 1.854$ $P > 0.05$	$t = -0.327$ $P > 0.05$	$t = 1.169$ $P > 0.05$	$t = 2.162$ $P > 0.05$
Abril 2007			$t = 0.000$ $P > 0.05$	$t = -1.070$ $P > 0.05$	$t = 0.673$ $P > 0.05$	$t = 1.814$ $P > 0.05$	$t = 3.014$ $P < 0.01^*$	$t = 1.005$ $P > 0.05$	$t = 2.795$ $P < 0.01^*$	$t = 3.560$ $P < 0.01^*$
Mayo 2007				$t = 0.776$ $P > 0.05$	$t = -0.202$ $P > 0.05$	$t = -0.559$ $P > 0.05$	$t = -0.926$ $P > 0.05$	$t = -0.309$ $P > 0.05$	$t = -0.846$ $P > 0.05$	$t = -1.020$ $P > 0.05$
Junio 2007					$t = -1.287$ $P > 0.05$	$t = -1.644$ $P > 0.05$	$t = -2.014$ $P > 0.05$	$t = -1.392$ $P > 0.05$	$t = -1.935$ $P > 0.05$	$t = -2.117$ $P > 0.05$
Agosto 2007						$t = 1.344$ $P > 0.05$	$t = 2.733$ $P < 0.05^*$	$t = 0.406$ $P > 0.05$	$t = 2.481$ $P < 0.05^*$	$t = 3.404$ $P < 0.001^*$
Octubre 2007							$t = -1.330$ $P > 0.05$	$t = 0.906$ $P > 0.05$	$t = 1.056$ $P > 0.05$	$t = 1.815$ $P > 0.05$
Noviembre 2007								$t = 2.243$ $P < 0.05^*$	$t = -0.302$ $P > 0.05$	$t = 0.352$ $P > 0.05$
Diciembre 2007									$t = 1.988$ $P > 0.05$	$t = 2.823$ $P < 0.01^*$
Enero 2008										$t = 0.696$ $P > 0.05$

**Anexo VI.** Comparaciones pareadas de la intensidad de *Caligus serratus* (resultados de la prueba *t*-bootstrap) concernientes a los 11 meses de muestreo (febrero 2007 a febrero 2008) de *Spherooides annulatus* en el sistema lagunar Santa María La Reforma. (\* Indica resultados significativos).

	Marzo 2007	Abril 2007	Mayo 2007	Junio 2007	Agosto 2007	Octubre 2007	Noviembre 2007	Diciembre 2007	Enero 2008	Febrero 2008
Febrero 2007	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = 1.713$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.567$ $P > 0.05$	$t = 3.093$ $P < 0.05^*$	$t = -1.308$ $P > 0.05$	$t = -2.812$ $P > 0.05$	$t = 3.183$ $P > 0.05$	$t = 5.461$ $P < 0.01^*$	$t = -3.074$ $P < 0.05^*$
Marzo 2007		$t = 0.651$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = 0.926$ $P > 0.05$	$t = 1.011$ $P > 0.05$	$t = -1.222$ $P > 0.05$	$t = -1.842$ $P > 0.05$	$t = 2.072$ $P > 0.05$	$t = 3.808$ $P < 0.01^*$	$t = 2.137$ $P > 0.05$
Abril 2007			$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -0.446$ $P > 0.05$	$t = -0.182$ $P > 0.05$	$t = -1.139$ $P > 0.05$	$t = -1.244$ $P > 0.05$	$t = -1.431$ $P > 0.05$	$t = -3.029$ $P < 0.05^*$	$t = -1.557$ $P > 0.05$
Mayo 2007				$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$	$t = -1.000$ $P > 0.05$
Junio 2007					$t = -0.366$ $P > 0.05$	$t = -1.050$ $P > 0.05$	$t = -0.582$ $P > 0.05$	$t = 0.699$ $P > 0.05$	$t = 1.885$ $P > 0.05$	$t = 0.861$ $P > 0.05$
Agosto 2007						$t = -1.122$ $P > 0.05$	$t = -1.261$ $P > 0.05$	$t = -1.485$ $P > 0.05$	$t = -3.357$ $P < 0.05^*$	$t = -1.602$ $P > 0.05$
Octubre 2007							$t = -0.937$ $P > 0.05$	$t = -0.918$ $P > 0.05$	$t = -0.696$ $P > 0.05$	$t = -0.874$ $P > 0.05$
Noviembre 2007								$t = 0.113$ $P > 0.05$	$t = 1.431$ $P > 0.05$	$t = 0.326$ $P > 0.05$
Diciembre 2007									$t = -1.366$ $P > 0.05$	$t = -0.227$ $P > 0.05$
Enero 2008										$t = 1.027$ $P > 0.05$

**Anexo VII.** Comparaciones de la prevalencia (resultado de la prueba exacta de Fisher) e intensidad (resultado de la prueba *t*-bootstrap) de las especies de copéodos parásitos entre hospederos hembras y machos en cada mes de muestreo, de febrero 2007 a febrero 2008. (\* Indica resultados significativos).

Muestra	Resultado prueba exacta de Fisher	Resultado prueba <i>t</i> -bootstrap
Febrero		
<i>L. simplex</i>	$P = 0.480$	$t = -0.661, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.047^*$	$t = -0.626, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.221$	$t = 0.000, P > 0.05$
Marzo		
<i>L. simplex</i>	$P = 0.593$	-
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.238$	$t = -1.399, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.322$	-
Abril		
<i>L. simplex</i>	$P = 0.541$	$t = -0.855, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.765$	$t = -1.670, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.521$	$t = 0.721, P > 0.05$
Mayo		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = 1.964, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.400$	-
<i>C. serratus</i>	$P = 0.333$	-
Junio		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = 4.481, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.400$	-
<i>C. serratus</i>	$P = 0.400$	-
Agosto		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = -0.234, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 1.000$	$t = -0.177, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.515$	$t = 0.346, P > 0.05$
Octubre		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = 0.406, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.550$	$t = -1.317, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.253$	$t = 1.353, P > 0.05$
Noviembre		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = 0.125, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.111$	-
<i>C. serratus</i>	$P = 0.542$	$t = -1.134, P > 0.05$
Diciembre		
<i>L. simplex</i>	$P = 0.719$	$t = 0.977, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.316$	$t = 0.387, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 0.739$	$t = -0.289, P > 0.05$

---

Enero		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	-
<i>P. diceraus</i>	$P = 0.429$	$t = -1.000, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 1.000$	$t = 0.000, P > 0.05$
Febrero		
<i>L. simplex</i>	$P = 1.000$	$t = 0.585, P > 0.05$
<i>P. diceraus</i>	$P = 1.000$	$t = 1.000, P > 0.05$
<i>C. serratus</i>	$P = 1.000$	$t = 0.102, P > 0.05$

---

**Anexo VIII.** Comparaciones de la riqueza de especies y número de individuos (resultados de la prueba de Mann-Whitney o de la prueba *t*) de las infracomunidades de copéodos parásitos entre hospederos hembras y machos, en cada mes de muestreo (de febrero 2007 a febrero 2008) en el sistema lagunar Santa María La Reforma. ( $P > 0.05$  en todos los casos).

Muestra	Comparación para la riqueza de especies	Comparación para el número de individuos
Febrero	$T = 653.0$	$T = 637.0$
Marzo	$T = 173.0$	$T = 176.0$
Abril	$T = 413.5$	$T = 455.5$
Mayo	$t = 0.3$	$T = 6.0$
Junio	$T = -1.3$	$t = -2.4$
Agosto	$T = 450.5$	$t = 0.08$
Octubre	$T = 489.0$	$T = 506.0$
Noviembre	$T = 418.5$	$T = 426.5$
Diciembre	$T = 326.0$	$T = 316.0$
Enero	$t = -0.9$	$t = -0.9$
Febrero	$T = 63.5$	$T = 64.5$