

03473



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**Estructura de las comunidades de helmintos entéricos de
Rhambdia guatemalensis y Cichlasoma fenestratum
(Pisces) del lago de Catemaco, Veracruz**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A :

VIRGINIA LEON REGAGNON

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. GUILLERMO SALGADO MALDONADO

MEXICO, D. F.

1993

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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 está 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.

CONTENIDO

Agradecimientos.....	I
Contenido.....	II
Resumen.....	III
Introduccion.....	1
Objetivos.....	5
Antecedentes.....	5
Zona de estudio.....	5
Biologia de los hospederos.....	8
Estudios helmintologicos previos.....	9
Metodologia.....	12
Examen helmintologico.....	12
Analisis de datos.....	14
Resultados.....	22
Estructura de los registros helmintologicos.....	22
<u>R. guatemalensis</u>	22
<u>C. fenestratum</u>	25
Biologia de las especies de helmintos.....	27
<u>R. guatemalensis</u>	27
<u>C. fenestratum</u>	30
Especies autogenicas y alogenicas.....	31
Especies generalistas y especialistas.....	32
Importancia de las especies.....	34
Riqueza.....	35
Distribucion de abundancia.....	41
Diversidad.....	43
Interacciones interespecificas.....	44
<u>R. guatemalensis</u>	44
<u>C. fenestratum</u>	48
Discusion.....	52
Habitos de los hospederos.....	52
Estructura de las comunidades.....	55
Riqueza.....	56
Distribucion de abundancia.....	59
Diversidad.....	60
Factores determinantes de la estructura y diversidad de las comunidades.....	61
Interacciones interespecificas.....	63
Conclusiones.....	66
Literatura citada.....	68

RESUMEN

En el presente trabajo se analiza la estructura de las comunidades de helmintos de Rhamdia quatemalensis y C.fenestratum en el lago de Catemaco, Veracruz. Se practico el examen helmintologico a 79 ejemplares de R.quatemalensis y 76 de C.fenestratum. El registro helmintologico de la primera especie consta de tres especies de trematodos, una de cestodos y tres de nematodos. El registro de C.fenestratum consta de siete especies de trematodos, una de acantocefalos y una de nematodos. Se proporcionan datos acerca de la prevalencia e intensidad de cada especie de helminto. De acuerdo a su ciclo de vida, su especificidad hospedatoria y a su distribucion geografica, se determina el caracter alogenico o autogenico, especialista o generalista de cada especie de helminto; de acuerdo a su abundancia, se mide la importancia de las especies. Se analiza la riqueza, distribucion de abundancias y diversidad de las comunidades de helmintos de cada especie de pez, se comparan entre si y con estudios efectuados en latitudes templadas. Se compara la extension del nicho fundamental con la del nicho real de las especies de helmintos intestinales y se realizan pruebas de correlacion entre intensidades y localizacion media de cada especie en busqueda de interacciones interespecificas.

INTRODUCCION

El estudio de los helmintos parásitos de peces dulceacuicolas ha llamado la atención de los investigadores durante muchos años, sin embargo no fué sino hasta los años sesentas, después de los trabajos pioneros de Dogiel (1961, 1964), que se comenzó a adoptar una visión ecológica de estos sistemas. El estudio de las comunidades de helmintos de peces dulceacuicolas, sus patrones de estructuración, así como los procesos responsables de ésta, ha cobrado auge solo en los últimos diez años, y estos trabajos se basan casi exclusivamente en estudios realizados en latitudes templadas, principalmente en países como Inglaterra, Canadá y Estados Unidos, entre otros (Holmes, 1986; Holmes y Price, 1986; Esch, et al. 1988; Kennedy, 1990; Kennedy, et al. 1986a, 1986b, etc.).

De acuerdo con Kennedy y Williams (1989), las comunidades de helmintos de peces dulceacuicolas se caracterizan por ser pobres en el número de especies y presentar una especie dominante; sin embargo, se conoce muy poco acerca de la naturaleza de las comunidades de helmintos de peces en las regiones tropicales.

La existencia de un gradiente latitudinal en la riqueza y la abundancia de las especies, que aumenta hacia los trópicos, es uno de los patrones de distribución de los organismos más reconocido (Begon, et al., 1987; Krebs, 1985), y entre los parásitos, al parecer, se presenta esta tendencia (Rhode, 1978), sin embargo, se dan algunas excepciones. En algunos estudios

acerca de las comunidades de helmintos en ciclidos del Sureste de México, se observó que el grado de diversidad en algunas especies de peces es mucho menor que el de algunas comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas de latitudes templadas (Salgado-Maldonado, com.pers.).

De acuerdo con el gradiente latitudinal de riqueza y abundancia, podríamos esperar que las comunidades de helmintos de peces de un lago tropical, como lo es el de Catemaco, tuvieran una alta diversidad.

Existen numerosas hipótesis que tratan de explicar ese gradiente latitudinal de diversidad (Rhode, 1978). Específicamente enfocándose a los helmintos parásitos, Kennedy, et al. (1986) plantearon que la diversidad en una comunidad de helmintos depende, en gran medida, de algunos factores esenciales como la variedad en la dieta del hospedador, su capacidad de desplazamiento y la complejidad fisiológica y morfológica de su tracto alimenticio. Asimismo, señalaron a la especificidad hospedatoria como un factor que puede llegar a afectar la diversidad de la comunidad.

Esch, et al. (1988), por su parte, señalaron la importancia de la colonización como determinante de la estructuración de las comunidades de helmintos en peces dulceacuícolas, en concordancia con Kennedy, et al. (1986b), quienes propusieron que la presencia de un parásito en un hábitat particular era el resultado de la colonización azarosa. Bush, et al. (1990), al comparar los factores ecológicos y los filogenéticos como determinantes de la

riqueza de las comunidades de helmintos, concluyeron que son los ecológicos aquellos que tienen más peso, al contrario de Brooks (1980), quien enfatizó la importancia que posee el factor filogenético de parásitos y hospederos, como unidades que se encuentran en un proceso de coevolución, para la estructuración de las comunidades de helmintos. Janovi (1992), por su parte, aseveró que la estructura de los ensamblajes de especies de parásitos está influenciada por ambas fuerzas, ecológica y evolutiva: la presencia de cualquier especie de parásito en un hospedero dado, es el resultado de un proceso evolutivo (aunque no necesariamente implicando un fenómeno de coevolución), mientras que los procesos ecológicos son los responsables de la estructura de las poblaciones de parásitos.

Siendo el presente uno de los primeros trabajos realizados en latitudes tropicales a este respecto, es de gran interés tratar de identificar el papel que juegan los diferentes factores en la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas en un lago tropical, como lo es Catemaco.

Con respecto a la estructura de las comunidades de helmintos, Holmes y Fricke (1986) definieron dos tipos de comunidades: aislacionistas e interactivas. Las primeras están compuestas por especies con una baja capacidad de colonización, con infrapoblaciones pequeñas, donde las respuestas individuales son dominantes, las interacciones interespecíficas son muy débiles y existen nichos vacantes.

Las comunidades interactivas están compuestas por especies

con una alta capacidad de colonización, las infrapoblaciones son grandes y las interacciones interespecificas son dominantes sobre las respuestas individuales. Los nichos vacantes no existen.

A pesar de que estos autores propusieron estos términos como únicas alternativas, pueden interpretarse como los extremos de un gradiente en el cual se observan comunidades cuyas características sean intermedias (Esch, et al., 1990).

Por otra parte, Holmes (1987) aseguró que el hecho de existan nichos vacantes no necesariamente implica que las interacciones específicas no sucedan, ya que se han observado interacciones incluso en comunidades con bajos índices de diversidad (Moore y Simberloff, 1990; Patrick, 1991).

Cabe entonces plantear las siguientes preguntas: ¿Tienen en realidad una alta diversidad las comunidades de helmintos de las dos especies de peces en cuestión? ¿Cuales son los factores que determinan ese grado de diversidad? ¿Son las interacciones un factor determinante para la estructuración de dichas comunidades?

OBJETIVOS

- Estudiar la diversidad específica de las comunidades de helmintos de Rhandia guatemalensis y Cichlasoma fenestratum en el lago de Catemaco, Veracruz.
- Determinar cuales son los factores que influyen en la estructuración de las comunidades de helmintos en un lago tropical.
- Aportar algunos datos acerca de la influencia que las interacciones interespecificas ejercen sobre la estructuración de las comunidades de helmintos de los peces en el lago.

ANTECEDENTES

Zona de Estudio

La zona de estudio está comprendida dentro de la región montañosa conocida como "Los Tuxtlas", misma que se localiza al sureste del estado de Veracruz, entre las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos (Figura 1).

El lago de Catemaco se encuentra aproximadamente 12 km hacia el Este de San Andrés Tuxtla, que es el poblado mas importante de la región, en las coordenadas 18° 30" N y 95°W, a 340 m.s.n.m. Su superficie promedio es de 7500 ha y la profundidad máxima es de 22.5 m. Catemaco es un lago cerrado, aislado de otros depósitos de agua dulce y del mar. Sus principales afluentes son los arroyos Pipiapam, Agrio, La Margarita Ahuacapam y Cuetzalapam, todos ellos de origen pluvial; la única salida es el

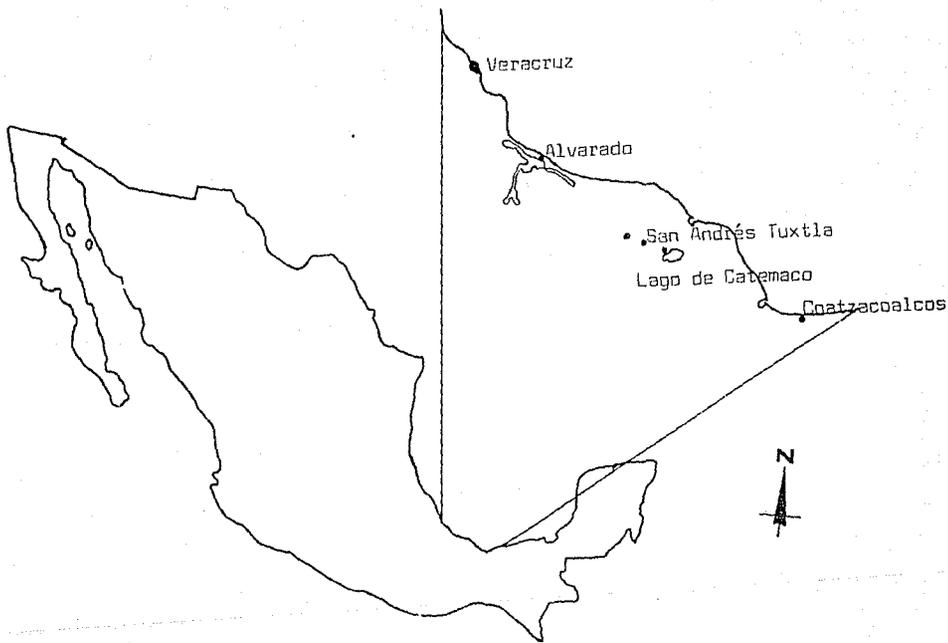


Figura 1. Localización geográfica del Lago de Catemaco, Ver.

rio Grande, de 30 m de anchura, cuya corriente es aprovechada para la generación de energía eléctrica (Rivera, 1976).

La región posee un clima cálido-húmedo, con las lluvias concentradas entre los meses de julio y octubre, influenciadas por monzón y un alto porcentaje de lluvia invernal (enero y febrero). Enero es el mes más frío (22° C) y el más cálido es mayo (26° C) (Rivera, 1976).

La vegetación de la zona de Los Tuxtles es una selva alta perennifolia o selva alta siempre verde.

La ictiofauna del lago de Catemaco ha sido estudiada desde el punto de vista pesquero, Rivera (1976) y Contreras y Rivera (1985) registraron un total de 11 especies enlistadas a continuación de acuerdo con su importancia económica:

Dorosoma petenense (Gunther)

Cichlasoma fenestratum (Gunther)*

C.gadovii (Regan)*

Rhamdia quatemalensis (Gunther)

Bramocharax (Catemaco) caballeroi (Contreras y Rivera)

Ophisternon enigmaticum (Rosen y Greenwood)

(=Symbranchus marmoratus (Bloch))

Poecilia catemacensis (Miller)

Poeciliopsis catemaco (Miller)

Heterandria bimaculata (Heckel)

Xiphophorus helleri strigatus (Regan)

Xiphophorus milleri (Rosen)

* Miller (1986) considera que C.gadovii no existe en el lago

de Catemaco y que posiblemente los representantes del género que habitan el lago son variedades de C. fenestratum o varias especies endémicas. Nosotros incluimos a todos los ejemplares muestreados en la especie C. fenestratum.

La única especie que ha sido introducida al lago para su cultivo extensivo es la tilapia Oreochromis mossambicus.

Las aves acuáticas que destacan por su abundancia en la zona son las garzas Egretta thula y Casmerodius albus (Sprunt y Knoder, 1980).

Biología de la "Mojarra" y el "Juile"

La "mojarra nativa" Cichlasoma fenestratum (Pisces: Cichlidae) es una especie endémica de la región. Su distribución abarca las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, hacia el norte del río Antigua, justo al norte de la Cd. de Veracruz. En la vertiente del Atlántico, se encuentra en los ríos Tuxpan, Cazones, Tecolutla, Nautla y Misantla, en la cuenca del río Chachalacas y en Oaxaca; no se presenta al este del río Coatzacoalcos (Miller, 1966 y 1986).

Esta especie es considerada como secundaria, es decir, que es capaz de soportar cierto grado de salinidad, lo que hace posible que cruce barreras marinas estrechas (Miller, 1966).

C. fenestratum es una especie omnívora con tendencia a la herbivoría. En el aspecto reproductivo, presenta un periodo bien definido en su medio natural (de julio a septiembre). La talla de primera madurez es estimada en 8.9 cm para las hembras y 14.5 cm

para los machos (Chavez, 1988).

El "juile" Rhamdia guatemalensis (Pisces: Pimelodidae) tiene una distribución más amplia abarcando ambas vertientes de México y Centroamérica, desde las cercanías de la Cd. de Veracruz y el río Tehuantepec hasta Costa Rica. En México se ha registrado en las cuencas de los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos, Grijalva-Usumacinta y en la Península de Yucatán (Miller, 1966 y 1986).

Las especies de la familia Pimelodidae son consideradas como primarias, es decir, que no toleran cambios en la salinidad, por lo que se encuentran confinadas exclusivamente a los cuerpos de agua dulce (Miller, 1966). La distribución geográfica de este grupo de peces es típicamente tropical (Darlington, 1957), por lo que es especialmente interesante el estudio de sus comunidades de helmintos.

No se han realizado estudios tendientes a conocer los hábitos alimenticios o reproductivos de esta especie, sin embargo, durante los exámenes helmintológicos del aparato digestivo se observaron peces, larvas de insectos, caracoles y gran cantidad de detritus.

Estudios Helmintológicos Previos

En el Lago de Catemaco se han realizado 20 trabajos que abordan el estudio de los helmintos de vertebrados, 15 de los cuales se avocan al estudio taxonómico de los helmintos de peces, anuros, cocodrilos y monos aulladores, principalmente (Cuadro 1).

CUADRO 1. Registro helmintológico previo en el Lago de Catemaco.

PARASITO HOSPEDERO REFERENCIA

TREMATODA

<u>Saccocolpoides chauhani</u>	<u>Astyanax fasciatus</u> <u>areus</u>	Lanthe, 1974
<u>Caballeroiella isabellae</u>	<u>Rhandia guatemalensis</u> <u>Cichlasoma fenestratum</u>	Lanthe, 1977; Pérez, et al., 1992 Jiménez, 1990
<u>Stunkardiella minima</u>	<u>R. guatemalensis</u>	Lanthe y Ponciano, 1966 Pérez, et al., 1992
<u>Crassicutis cichlasomae</u>	<u>C. gadovii</u> <u>C. fenestratum</u>	Ponciano, 1986 Jiménez, 1990
<u>Posthodiplostomum</u> sp.*	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>Posthodiplostomum</u> sp.	<u>Eoretta thula</u>	León, et al., 1991
<u>Diplostomum</u> (<u>Austrodiplostomum</u>) <u>compactum</u>	<u>R. guatemalensis</u>	Férez, et al., 1992
<u>Pseudoneodiplostomum</u> sp.	<u>Crocodylus moreletti</u>	García, 1991
<u>Crocodylicola pseudostoma</u>	<u>C. moreletti</u> <u>R. guatemalensis</u>	Caballero y C., 1948; García, 1991 Pérez, et al., 1992.
<u>Apharinosiorea</u> sp.	<u>E. thula</u>	León, et al., 1991
<u>Clinostomum comolanatum</u> *	<u>C. fenestratum</u> <u>R. guatemalensis</u>	Jiménez, 1990 Férez, et al., 1992
<u>C. comolanatum</u>	<u>E. thula</u>	León, et al., 1991
<u>Echinochasmus zuberi</u> <u>hanama</u> *	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>Drepanocephalus</u> sp.*	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>Cladocystis trifolium</u> *	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>Phagicola anorense</u> *	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>P. anorense</u>	<u>E. thula</u>	León, et al., 1991
<u>Ascocotyle</u> sp.	<u>E. thula</u>	León, et al., 1991
<u>Controrchis biliophilus</u>	<u>Alouatta palliata</u>	Lanthe, et al., 1989 Pastor, 1991; Canales, et al., 1991
CESTODA		
<u>Proteocephalus</u> sp.	<u>R. guatemalensis</u>	Pérez, et al., 1992

*metacercaria

FARASITO	HOSPEDERO	REFERENCIA
ACANTHOCEPHALA		
<u>Neoechinorhynchus golvani</u>	<u>C. aureum</u> <u>C. fenestratum</u>	Salgado, 1978 Jiménez, 1990
<u>Arhythmorhynchus brevis**</u>	<u>C. fenestratum</u> <u>R. guatemalensis</u>	Jiménez, 1990 Pérez, et al., 1992
<u>A. brevis</u>	<u>E. thula</u>	Leon, et al., 1991
<u>Octospiniferoides chandleri</u>	<u>H. binaculata</u>	Salgado, et al., 1992
NEMATODA		
<u>Spirocamallanus neocaballeroi</u>	<u>Astyanax fasciatus</u> <u>zaneus</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Contracaecum</u> sp.*	<u>R. guatemalensis</u>	Pérez, et al., 1992
<u>Rhabdochona kidderi texensis</u>	<u>C. fenestratum</u>	Jiménez, 1990
<u>Litossoides brasiliensis</u>	<u>Artibeus toltecus</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Neocruzia morleyi</u>	<u>Bufo horribilis</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Oxysomatium iztocanensis</u>	<u>B. horribilis</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Rhabdias sphaerocephala</u>	<u>B. horribilis</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Monopetalonema alcedinis</u>	<u>Streptoceryle torcuata</u>	Bravo y Caballero, 1973
<u>Parabronema bonnei</u>	<u>A. palliata</u>	Villanueva, 1989; Pastor, 1991 Canales, et al., 1991
<u>Tripanoxiuris minutus</u>	<u>A. palliata</u>	Villanueva, 1989; Pastor, 1991 Canales, et al., 1991
ANNELIDA		
<u>Myzobdella</u> sp.	<u>R. guatemalensis</u>	Pérez, et al., 1992

* larva; ** cisticanto

El estudio de las comunidades de helmintos parásitos en México se encuentra en sus inicios. Vidal (1988 y 1989) se avocó al estudio de las comunidades de helmintos de C. urophthalmus en varias localidades del sureste de México; Peresbarbosa (1992), García (1992) y Espinoza (1993) estudiaron las comunidades de peces y anfibios en el lago de Pátzcuaro, Michoacán. En la zona

de "Los Tuxtlas", en particular, Guillén y Salgado (1992) estudiaron las comunidades de helmintos de anuros de la región, mientras que en el Lago de Catemaco, se ha desarrollado una serie de trabajos que abordan el estudio de comunidades de peces (Jiménez, et al., 1991; Jiménez y Salgado, 1991 y 1992; León, et al., 1991; León y Salgado Maldonado, 1992), entre los que se encuentra el presente estudio.

METODOLOGIA

Se realizaron nueve colectas de enero 1990 a noviembre de 1992, obteniéndose un total de 79 ejemplares de R. guatemalensis y 76 de C. fenestratum.

Los peces fueron capturados con la utilización de atarrayas como arte de pesca y transportados en refrigeración al laboratorio, para la realización del examen helmintológico.

Examen helmintológico

Se registraron los datos morfométricos convencionales para cada uno de los peces (longitud total, longitud patrón, altura máxima y peso) y el sexo, lo anterior con la finalidad de detectar alguna correlación entre la talla del pez o su sexo con el grado de infección. Los primeros treinta ejemplares de la muestra y los helmintos recolectados a partir de ellos, fueron

sometidos a los procedimientos descritos a continuación:

Se practicó el examen helmintológico externo, que consiste en la revisión de la superficie del cuerpo de los peces, así como las cavidades externas; el examen interno consistió en la revisión de todos los órganos, observando todo a través de un microscopio estereoscópico. Los órganos huecos se cortaron longitudinalmente para dejar expuesta la cavidad y los restantes se desgarraron con agujas de disección y se revisaron aplanándolos entre dos vidrios.

Se registró la longitud total del tracto digestivo y la identidad, el número, el sexo (en el caso de nemátodos y acantocéfalos), el grado de madurez y la localización exacta (milimétrica) de cada uno de los helmintos encontrados.

Para su estudio morfológico y conservación permanente, los gusanos se sometieron a los procedimientos de tinción convencionales en helmintología (paracarmin de Mayer, hematoxilina de Ehrlich, tricrómica de Gomori) y fueron montados en preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá en el caso de tremátodos, céstodos y acantocéfalos y en el caso de los nemátodos, fueron aclarados con lactofenol para su estudio microscópico.

Para la identificación específica de los helmintos se utilizaron claves y artículos especializados: Yamaguti, 1971 y 1975 (Tremátodos), Freeze, 1969 (Céstodos), Yamaguti, 1961, Ivashkin, 1971 (Nemátodos).

Los peces muestreados subsecuentemente fueron sometidos a un

tratamiento que permite la obtención de un volumen de muestra mucho mayor en un tiempo reducido, mismo que se describe a continuación: después de obtener los datos morfométricos del pez, se practicó una incisión ventral para la extracción del tracto digestivo. Este fué etiquetado con el número de hospedero, sujetado en los extremos para evitar la salida del contenido y se sometió a congelación rápida vertiendo sobre él una solución de hielo seco y etanol (de acuerdo con la técnica descrita por Bush y Holmes, 1986), para de ésta manera, provocar la muerte inmediata de los helmintos y evitar su migración después de la muerte del pez, lo que hubiera falseado los datos. Los tractos digestivos se conservaron en congelación hasta su revisión en el laboratorio.

Se registró la longitud total del intestino y fué sometido al examen helmintológico, anteriormente detallado.

Análisis de datos.

ESTRUCTURA DEL REGISTRO

Se realizó la descripción del registro helmintológico de cada especie de hospedero obteniéndose la prevalencia e intensidad media (Margolis, et al., 1982) de cada especie de helminto en el registro, en donde:

Prevalencia = $\text{No.hosp.parasitados} / \text{No.total hosp.}$ e

Intensidad promedio = $\text{No.total gusanos sp.i} / \text{No.hosp.parasitados}$

Asimismo, de cada especie de helminto, se determinó el carácter alogénico o autogénico (Esch, et al., 1988) y especialista o generalista (Noble, 1988).

Como parte de la descripción del registro helmintológico, se calculó una medida de la importancia de cada especie de helminto en su comunidad componente, el índice I_2 , con base en el procedimiento descrito por Pence y Eason (1980):

$$I_2 = \text{Abundancia} = \text{No.gus.de una especie/No.tot.hosp.}$$

Quando $I_2 \geq 1$, se trata de una especie dominante; si $0.1 < I_2 < 1$, se trata de una especie codominante y si $0 < I_2 < 0.1$, se trata de una especie rara.

DIVERSIDAD

Se realizó la descripción de las comunidades de la "mojarra" C.fenestratum y del "juile" R.guatemalensis en función del número de especies de parásitos y el número de individuos por especie registrada, y asimismo, se abarcaron dos niveles ecológicos en el análisis: infracomunidad, definida como el conjunto pluriespecífico de helmintos que habita en cada uno de los hospederos (Bush y Holmes, 1986) y comunidad componente, definida como el conjunto pluriespecífico de helmintos que habitan en la muestra de hospederos de la misma especie (Holmes y Price, 1986).

Los estudios acerca de la diversidad de las comunidades de helmintos se han llevado a cabo, en su mayoría, únicamente con las especies intestinales, asumiendo siempre que el intestino es

en donde habita el mayor número de helmintos (Kennedy, et al. 1986, 1989; Holmes, 1990). En este caso, se aplicaron los análisis para las comunidades totales de helmintos (todas las especies encontradas en los hospederos) y para las comunidades intestinales (las especies de helmintos que habitan en el intestino), con el fin de comparar estos resultados con los de trabajos anteriores.

Para estudiar la diversidad de las comunidades de helmintos, en primer lugar se abordó el análisis de sus dos componentes por separado: la riqueza numérica y la abundancia de las especies (Begon, et al., 1987; Krebs, 1985).

Riqueza.

Inicialmente se analizó la riqueza de las comunidades de helmintos del "juile" R. guatemalensis y de la "mojarra" C. fenestratum en el nivel de infracomunidad, para lo cual, se analizaron las distribuciones de frecuencias del número de especies, así como el número de gusanos en la muestra, utilizando como medidas de tendencia central los cuantiles (Zar, 1984). Asimismo, se relacionó el promedio del número de especies con el promedio del número de gusanos por hospedero revisado.

Para realizar el análisis de riqueza (número de especies de helmintos) a nivel de componente de comunidad, se utilizó el índice de Margalef, que relaciona al número de especies encontradas con el número total de individuos en la muestra

(Peet, 1974; Magurran, 1988):

$$H' = (S-1) / (\ln N)$$

donde S = No. de especies

N = No. total de individuos de todas las especies

Abundancia.

Para realizar el análisis del segundo componente de la diversidad, la abundancia de las especies (número de helmintos de una especie por hospedero), se elaboraron gráficas de dominancia-abundancia (May, 1975). Estas se construyen con los valores de la abundancia proporcional de cada especie de helminto:

$$P_i = \text{No. gusanos especie } i / \text{No. total gusanos}$$

graficada en orden descendente contra la secuencia de especies de helmintos. Las curvas obtenidas dan una idea de la homogeneidad o heterogeneidad en la abundancia de las especies. Entre más vertical sea la curva, menores serán la equidad y la diversidad en la comunidad.

Como una medida de la dominancia que existe en cada comunidad, se utilizó el índice de Berger-Parker, que indica la abundancia proporcional de la especie más abundante.

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

donde N_{\max} es el número de gusanos de la especie más abundante y N es el número total de gusanos en la muestra (Magurran, 1988).

Se calculó el índice de equidad de Brillouin como una medida más de la homogeneidad en la distribución de abundancias en la comunidad (Magurran, 1988).

Diversidad.

Con el fin de evaluar la diversidad de las comunidades, se utilizaron dos índices:

- El índice de Brillouin, que es una medida de la homogeneidad de la comunidad y es muy sensible a la presencia de especies raras en el registro (Peet, 1974):

$$H_B = \ln N! - \sum \ln n_i! / N$$

Donde N = No. total de individuos en la muestra y n_i = No. de individuos de la especie i .

Esta medida aumenta proporcionalmente a la diversidad, y sus valores pueden variar entre cero y cinco aproximadamente.

Este índice es el más apropiado en nuestro caso, ya que se recomienda especialmente cuando se tratan comunidades totalmente censadas (Pielou, 1975), como lo es cada una de las infracomunidades de nuestro registro.

- El índice de Simpson, por el contrario, es una medida de la heterogeneidad de las comunidades y no es sensible a la presencia de especies raras (Peet, 1974).

$$D = \sum (n_i(n_i - 1) / (N(N - 1)))$$

Este índice se interpreta como la probabilidad de que al realizar dos muestreos al azar, se obtengan dos individuos de diferente especie.

Conforme la diversidad aumenta, el índice de Simpson disminuye, por lo que generalmente se emplea, como medida de diversidad, la expresión $1/D$, que se interpreta como el número de especies igualmente abundantes, requeridas para lograr la

heterogeneidad observada en la muestra (D), es decir, el número de especies dominantes en la muestra (Krebs, 1989). $1/D$ aumenta proporcionalmente con la diversidad.

INTERACCIONES INTERESPECIFICAS

Con la finalidad de detectar alguna relación entre la intensidad y prevalencia de cada especie de gusano con la talla y el sexo de los hospederos, que de alguna manera pudiera falsear los resultados de otras pruebas de correlación, se aplicó la prueba de independencia de G (Zar, 1984).

Holmes (1973) argumentó ampliamente el hecho de que el microhábitat de un parásito particular puede verse afectado por la presencia de un segundo parásito. Una aseveración ampliamente aceptada en ecología de organismos de vida libre es que las especies similares coexistiendo en un mismo hábitat al mismo tiempo y requiriendo del mismo recurso que existe en cantidades limitadas, tendrán que competir resultando la exclusión de alguna de ellas o la interacción hasta el punto de la especialización y por lo tanto, segregación de sus nichos.

La segregación espacial es el medio de segregación de nichos mas frecuente; en el caso de los parásitos, incluye la segregación geográfica, segregación de hábitat en el hospedero y segregación de hospedero (Holmes, 1973).

La localización de cada gusano en el intestino fué transformada al porcentaje de la longitud total del mismo para su

tratamiento estadístico.

Se determinó una medida del nicho fundamental de cada especie de helmineto con base en su distribución a lo largo del intestino en infecciones monoespecíficas, cuando no existe posibilidad de interacción con otras especies de helmintos, y se comparó con el nicho real, determinado en base a su distribución en infecciones multiespecíficas, cuando se encuentra coocurriendo con otras especies de helmintos: el intervalo lineal medio, definido como el promedio de la distancia entre el gusano localizado más anteriormente y el más posterior de cada una de las distribuciones, en todos los hospederos de la muestra (Patrick, 1991).

Se compararon las medias de las distribuciones monoespecíficas con aquellas de las distribuciones multiespecíficas de cada especie de gusano utilizando la prueba *t* de dos colas para comparación de dos muestras (Moore y Simberloff, 1990).

Asimismo, se obtuvo el coeficiente de correlación de Spearman (ya que los datos no presentan una distribución normal), entre las intensidades (Margolis, 1980) de cada pareja de especies de helmintos en cada pez infectado con al menos una de ellas (Moore y Simberloff, 1990).

De acuerdo con Holmes (1961), si operan interacciones interespecíficas, la varianza de la localización de una especie puede incrementarse con la densidad de una segunda especie o incluso, la localización media de una puede cambiar cuando la

densidad de la otra aumenta. Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre las medias y varianzas de las distribuciones de una especie a lo largo del intestino, con los valores de intensidad de las otras especies (Moore y Simberloff, 1990).

Los cálculos estadísticos se realizaron con los programas de cómputo QUATTRO PRO y STATGRAPHICS.

Las abreviaciones que se utilizaron en las gráficas que se presentan en el apartado de los resultados son las siguientes:

S.minima = Stu

C.pseudostoma = Cro

C.complanatum = Cli

Proteocephalus sp. = Pro

S.neocaballeri = Spi

Contraecaecum sp. = Con

Nemátodo X = Nex

P.minimum = Pos

Drepanocephalus sp. = Dre

C.trifolium = Cla

Ph.angrense = Pha

C.cichlasomae = Cra

C.isabellae = Cab

N.goivani = Neo

R.kidderi = Rha

RESULTADOS

En el apartado de resultados se presentará inicialmente el registro helmintológico de cada especie de pez, examinando la biología de cada especie de helminto y una medida de su importancia en la comunidad. Posteriormente se presentarán los resultados del estudio de la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos y finalmente, los resultados del estudio de las interacciones.

ESTRUCTURA DE LOS REGISTROS HELMINTOLOGICOS

Registro helmintológico de R. guatemalensis

Para esta parte del análisis, se revisaron un total de 27 "juiles", a partir de los cuales se obtuvieron siete especies de helmintos, que se enlistan en el Cuadro II.

Los grupos que se encuentran mejor representados por el número de especies son los trematodos y los nematodos con tres especies cada uno, en tanto que el grupo de los cestodos está representado por una sola especie. Es importante señalar la ausencia de acantocéfalos.

Gran partes de los estudios de las comunidades de helmintos se han realizado únicamente con especies intestinales, dándose por hecho que en el intestino se alojan la mayoría de las especies de helmintos. En este caso, solamente el 42.9 % de las especies son parásitos intestinales, de manera que si únicamente se realizara el análisis de las comunidades de helmintos intestinales del "juile", se excluiría el 57.1 % de las especies

totales.

Cuadro II. Registro helmintológico de Fhamdia guatemalensis en el lago de Catemaco; se señala el hábitat de cada especie.

ESPECIE	HABITAT
TREMATODA	
<u>Stunkardiella minima</u> (Stunkard, 1938) Lamothe y Ponciano, 1985	intestino anterior
<u>Crocodilicola pseudostoma</u> ** (Willemoes-Sum, 1870) Poche, 1925	cavidad del cuerpo (superficie de gónadas, hígado, corazón)
<u>Clinostomum complanatum</u> * (Rudolphi, 1814) Braun, 1899	músculo, tejido subcu- táneo, paredes de la ca- vidad bucal y branquial, ojos, mesenterios
CESTODA	
<u>Proteocephalus</u> sp.	intestino medio
NEMATODA	
<u>Spirocamallanus neocaballeroi</u> Caballero, 1977	intestino posterior
<u>Contraecaecum</u> sp.* Railliet et Henry, 1912	mesenterio intestinal
Nemátodo X*	mesenterio intestinal

* etapas larvarias; ** encontrado en etapa larvaria y adulta.

Se encontró a las metacercarias y/o adultos de C. pseudostoma en varios sitios de la cavidad del cuerpo (sobre las gónadas, sobre el hígado y sobre el corazón) y las dos especies de larvas de nemátodos se encontraban enquistadas en los mesenterios que envuelven el intestino. Las metacercarias de C. complanatum, ocupaban cinco tejidos distintos (Cuadro II).

En la Figura 2 se presentan los datos de prevalencia e intensidad promedio de estas especies en la muestra.

De acuerdo con estos parámetros, las especies que se consideran como comunes en este caso, son las tres especies de

tremátodos. además de Proteocephalus sp. y Contracaecum sp. En cambio, S.neocaballeroi y la larva del nemátodo X parecen ser especies raras, ya que, presentan una intensidad promedio muy baja en la comunidad.

Estos datos sugieren que las especies que le dan su estructura a la comunidad de helmintos de R.guatemalensis son S.mínima, C.complanatum y Proteocephalus sp. y con valores menores, pero aún considerables, Contracaecum sp. y C.pseudostoma.

Rhamdia guatemalensis

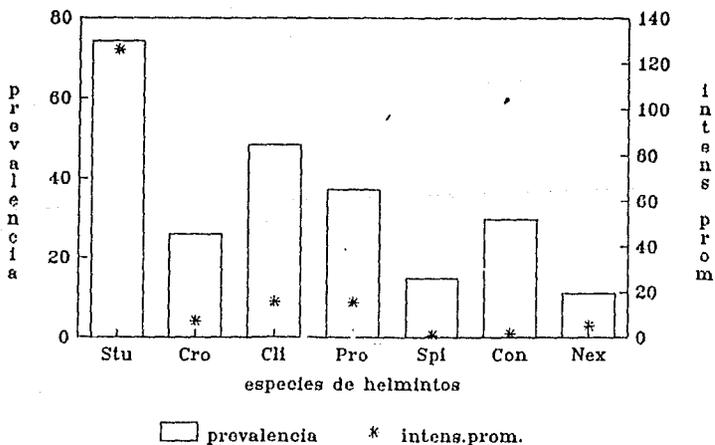


Figura 2. Prevalencia e intensidad promedio de los helmintos parásitos de R.guatemalensis en el lago de Catemaco, Ver.

Registro helmintológico de C. fenestratum

A partir de 30 "mojarras" revisadas, se obtuvo un total de nueve especies de par sitios: siete trem todos, un acantocéfalo y un nemátodo. El grupo mejor representado es el de los tremátodos, cinco de las especies son metacercarias y dos de ellas son adultos. El grupo de los céstodos no aparece en el registro (Cuadro III).

Cuadro III. Registro helmintológico de C. fenestratum del lago de Catemaco; se señala el hábitat de cada especie.

ESPECIE	HABITAT
TREMATODA	
<u>Posthodiplostomum minimum</u> * (MacCallum, 1921) Dubois, 1936	aletas pectorales, opérculos, ojos ojos, aletas, branquias, cerebro, músculo, hígado.
<u>Clinostomum complanatum</u> * (Rudolphi, 1814) Braun, 1899	branquias
<u>Drepanocephalus</u> sp.* Dietz, 1909	escamas de la línea lateral
<u>Cladocystis trifolium</u> * (Braun, 1901) Poche, 1926	branquias, opérculos
<u>Phagicola anrense</u> * (Travassos, 1916) Travassos, 1929	branquias, cerebro, músculo, corazón, hígado, bazo, riñón, vejiga natatoria, mesenterios, esófago, estómago, intestino, ojos, gónadas.
<u>Crassicutis cichlasomae</u> Manter, 1936	intestino anterior y medio
<u>Caballeriella isabellae</u> Lamothe-Argumedo, 1977	estómago
ACANTHOCEPHALA	
<u>Neoechinorhynchus golvani</u> Salgado-Maldonado, 1978	intestino medio y posterior
NEMATODA	
<u>Rhabdochona kidderi texensis</u> Pearse, 1936	intestino medio y posterior

* etapas larvarias

En este caso, al contrario de lo observado en el "juile", la mayor parte de las especies de helmintos (56 %) fueron encontradas parasitando el intestino de las mojarras (Cuadro III). sin embargo, el 44% es aún una proporción muy alta de la comunidad como para ser excluida del análisis.

En la Figura 3 se observan los valores de prevalencia e intensidad promedio de las especies de helmintos en la muestra.

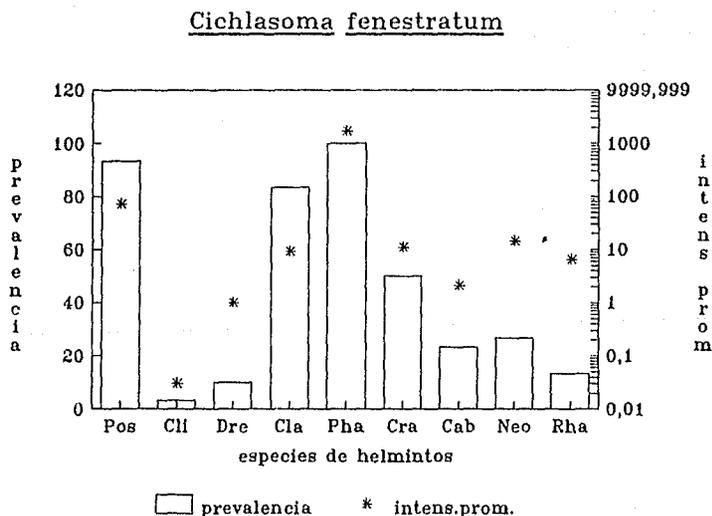


Figura 3. Prevalencia e intensidad promedio de los helmintos parásitos de C. fenestratum en el lago de Catemaco, Ver.

Dados los valores de estos parámetros, las especies que se consideran como comunes son Fh. angrense, F. minimum, C. trifolium y C. cichlasomae, mientras que las especies que presentaron los valores más bajos fueron la metacercaria de Drepanocephalus sp. y C. complanatum, por lo que son consideradas como especies raras.

De manera que las especies que estructuran la comunidad de helmintos de C. fenestratum son Fh. angrense, F. minimum, C. trifolium y C. cichlasomae y en menor medida, C. isabellae, N. golvani y R. kidderi.

Biología de las especies de helmintos.

En este apartado se analiza el ciclo de vida de las especies de helmintos, así como su distribución geográfica, en base a lo cual, se determina el carácter alogénico o autogénico, generalista o especialista de éstas.

Especies parásitas de R. guatemalensis

Ciclo de Vida.

De acuerdo con el tipo de ciclo de vida que presentan, las especies de helmintos registradas se pueden agrupar en dos categorías:

Las especies que presentan dos hospederos en su ciclo de vida: Proteocephalus sp. nov. y S. neocaballeroi¹, cuyos

¹ Algunas especies de los géneros Spirocammallanus y Proteocephalus pueden presentar hasta tres hospederos en su ciclo de vida (Ivashkin, 1971; Freeze, 1969), por lo que es probable que R. guatemalensis adquiera estas parasitosis al depredar a otros peces que actúan como hospederos paraténicos.

hospederos intermediarios son copépodos y su hospedero definitivo es R. guatemalensis (Freeze, 1969; Yamaguti, 1971).

Y las especies que presentan tres hospederos en su ciclo de vida (un molusco o copépodo como primer hospedero intermediario, un pez como segundo hospedero intermediario y un pez carnívoro o un ave ictófaga como hospedero definitivo) son S. minima, C. complanatum, C. pseudostoma, Contraecaecum sp. y la larva del nemátodo "X" (Yamaguti, 1975 y 1971).

Un caso especial es el de C. pseudostoma, ya que originalmente la etapa adulta fué registrada parasitando el intestino de cocodrilos (Caballero, 1948), sin embargo, Armas (1986) lo registró, en su etapa adulta y grávida, parasitando la cavidad celómica de R. hilarii en Brasil. Asimismo, Pérez, et al. (1992) y la autora, lo hemos encontrado en estado de gravidez, en la cavidad del "juile". Por lo que se conocía hasta 1986, los pimelódidos normalmente actúan como hospederos intermediarios de esta especie albergando la etapa de metacercaria en la cavidad del cuerpo, por lo que, de acuerdo con Armas (1986) considero que éste puede ser un caso de progénesis, ya que las larvas han alcanzado su madurez sexual sin haber llegado a su hospedero definitivo.

Distribución Geográfica

S. minima se ha registrado parasitando al género Rhamdia en el sureste de la República Mexicana, Nicaragua y Costa Rica (Lamothe y Ponciano, 1985; Pérez, et al., 1992).

C. pseudostoma ha sido registrado en el Sur de los Estados

Unidos y en el Sureste de México del intestino de cocodrilos, así como de la cavidad de peces del género Rhandia en Brasil (Armas, 1986) y en el lago de Catemaco, México (Pérez, et al., 1992).

El estudio taxonómico de Proteocephalus recolectados del "juile" ha demostrado que se trata de una especie nueva (García-Prieto, com. pers.), probablemente endémica.

S. neocaballeroi es una especie endémica del lago de Catemaco y había sido registrada únicamente como parásito intestinal de Bramocharax (Catemaco) caballeroi (Caballero-Deloya, 1977).

Todas las especies anteriores pueden ser consideradas como neotropicales de acuerdo con su distribución geográfica.

Se han registrado dos especies de Contracaecum parasitando el intestino de aves ictófagas de la zona sureste de México (Amaya-Huerta, 1990): C. multipapilatum y C. rudolphi; por otra parte, Osorio-Sarabia et al. (1987) registró la presencia de larvas del género Contracaecum parasitando varias especies de peces de Tabasco, y señala la posibilidad de que se trate de larvas de las especies C. spiculigerum, C. caballeroi y C. microcephalum, por lo que es probable que las larvas que parasitan al "juile" pertenezcan a alguna de las especies mencionadas. Todas ellas presentan un amplio espectro de hospederos y una amplia distribución geográfica.

C. complanatum es una especie de distribución cosmopolita y que se ha registrado parasitando a una gran cantidad de géneros de aves como hospederos definitivos y muchos de peces, así como

uno de anfibios como segundos hospederos intermediarios (Yamaguti, 1971).

Especies parásitas de C. fenestratum

Ciclo de Vida

Las especies de helmintos parásitos de la mojarra, que presentan dos hospederos en su ciclo de vida, es decir, que alcanzan la madurez en C. fenestratum son: C. cichlasomae, C. isabellae, N. golvani y R. kidderi. Estas especies utilizan a un molusco o un copépodo como hospedero intermediario (Yamaguti, 1971 A; 1975; Petrochenko, 1956).

Las especies que presentan tres hospederos en su ciclo de vida, un molusco o artrópodo como primer hospedero intermediario, un pez (C. fenestratum) como segundo hospedero intermediario y un ave como hospedero definitivo son: F. minimum, C. complanatum, Drepanocephalus sp., C. trifolium y Ph. anorense (Yamaguti, 1975).

Distribución Geográfica

Las cuatro especies que maduran en C. fenestratum (C. isabellae, C. cichlasomae, N. golvani y R. kidderi) tienen una distribución geográfica neotropical, es decir, se han registrado en Centro y Sudamérica. C. cichlasomae es parásito exclusivo de la familia Cichlidae, mientras que las tres especies restantes se han encontrado parasitando a peces de las familias Ictaluridae, Pimelodidae y Poeciliidae (Lamothe, 1977; Moravec y Huffman, 1988; Pearse, 1936; Petrochenko, 1956; Yamaguti, 1971), por lo que su especificidad es de tipo ecológico.

P. minimum y Ph. angrense se distribuyen a todo lo largo del Continente Americano, parasitando a numerosas especies de aves en la etapa adulta y de peces en la etapa de metacercaria (Yamaguti, 1971).

Las especies del género Drepanocephalus, en su etapa adulta, son parásitas de aves pelecaniformes de Brasil, Venezuela, México y Colombia. En México se han registrado dos especies: D. mexicanus (Lamothe y Perez, 1987) en Tabasco y la metacercaria de D. olivaceus en Oaxaca (Almeyda y León, 1987).

C. trifolium ha sido registrada en aves de la familia Ardeidae de Brasil y México (Kohn, et al., 1985; Lamothe y Pérez, 1988; Ramos, 1989), mientras que la etapa de metacercaria se ha encontrado en ciclidos autóctonos de México (Pineda, 1985; Jiménez, 1990)

Especies Autogénicas y Alogénicas.

Las especies autogénicas, son aquellas cuyo ciclo de vida está vinculado con hospederos acuáticos y alcanzan la madurez en peces, anfibios o reptiles. La dispersión de estos parásitos está limitada por las migraciones naturales de sus hospederos acuáticos o de la dispersión artificial que el hombre provoque. Por esta razón, generalmente presentan una distribución geográfica restringida (Esch, et al., 1988).

El ciclo biológico de las especies alogénicas involucra como hospederos definitivos a aves o mamíferos, y su dispersión es favorecida por las migraciones naturales de éstos, que no están

limitadas solamente a los cuerpos de agua, por lo que su distribución geográfica es amplia.

En la comunidad de helmintos del "juile" quedan incluidos como especies autogénicas S.minima, C.pseudostoma, Proteocephalus sp. y S.neocaballeroi (Cuadro IV) y como alogénicas C.complanatum y las dos especies de nemátodos encontradas en estadios larvarios, ya que las etapas adultas de éstos parasitan a diferentes especies de aves ictiófagas.

En el caso de la "mojarra", las especies autogénicas son C.cichlasomae, C.isabellae, N.golvani y R.kidderi, ya que cierran su ciclo de vida en C.fenestratum. Las especies alogénicas son P.minimum, C.complanatum, Drepanocephalus sp., C.trifolium y Ph.angrense, ya que su hospedero definitivo es un ave ictiófaga.

Especies generalistas y especialistas.

De acuerdo con su especificidad hospedatoria, los helmintos registrados se pueden clasificar en especialistas (aquellas especies que presentan cierta afinidad por una familia, género o especie de hospedero) y generalistas (aquellas que presentan un amplio margen de hospederos), de acuerdo con los conceptos planteados por Noble (1989).

Las especies que podemos considerar como especialistas en la comunidad de helmintos de R.quatemalensis son S.minima, C.pseudostoma y Proteocephalus sp., ya que las tres han sido registradas exclusivamente parasitando al género Rhamdia y presentan una distribución geográfica neotropical.

S. neocaballeroi es un nemátodo cuya especificidad es de tipo ecológico, ya que es capaz de parasitar tanto a peces de la familia Characidae (B. (C.) caballeroi) como a peces de la familia Pimelodidae (R. guatemalensis). C. complanatum y Contracaecum sp. son generalistas, considerando su distribución geográfica cosmopolita y su amplio espectro de hospederos.

En la comunidad de helmintos de la "mojarra" las especies especialistas son C. cichlasomae, C. isabellae, Drepanocephalus sp. y C. trifolium. Aquellas que son consideradas como generalistas son Ph. angrense, E. minimum, C. complanatum, N. golvani y R. kidderi.

En el cuadro IV se muestra un resumen de las consideraciones anteriores, junto con el valor de la importancia de cada especie medida de acuerdo con el índice I_2 (Pence y Eason, 1980).

Importancia de las especies.

De acuerdo con el factor de importancia (I_2) calculado para las especies de helmintos (Cuadro IV), las especies que son dominantes en la comunidad de R. guatemalensis son S. minima, Proteocephalus sp., C. pseudostoma y C. complanatum. Las tres primeras poseen un carácter autogénico y especialista, mientras que C. complanatum es una especie alogénica y generalista. El resto son especies codominantes, entre las que se observan dos alogénicas y generalistas y una autogénica y especialista.

En la comunidad de C. fenestratum, las especies dominantes son Ph. angrense, E. minimum, C. trifolium, C. cichlasomae y N. golvani, las tres primeras alogénicas y las dos últimas

autogénicas; solo C. trifolium y C. cichlasomae son especialistas. Las especies que sostienen una codominancia son C. isabellae y R. kidderi, la primera especialista y la segunda generalista; ambas autogénicas. Finalmente, las especies raras son C. complanatum y Drepanocephalus sp., ambas alogénicas, sin embargo, la primera es generalista y la segunda especialista.

Cuadro IV. Importancia, caracter alogénico o autogénico, especialista o generalista de las especies registradas.

ESPECIE	I ₂	AUTOGEN.	ALOGEN.	ESPEC. GENER
<u>R. guatemalensis</u>				
<u>S. minima</u>	93.4	*		*
<u>C. pseudostoma</u>	1.8	*		*
<u>C. complanatum</u>	7.5		*	*
<u>Froteocephalus</u> sp.nov.	5.6	*		*
<u>S. neocaballeri</u>	0.2	*		*
<u>Contraecum</u> sp.	0.5		*	*
Nemátodo X	0.6		*	?
<u>C. fenestratum</u>				
<u>F. minimum</u>	66.6		*	*
<u>C. complanatum</u>	0.03		*	*
<u>Drepanocephalus</u> sp.	0.06		*	*
<u>C. trifolium</u>	7.6		*	*
<u>Ph. angrense</u>	1716.7		*	*
<u>C. cichlasomae</u>	5.5	*		*
<u>C. isabellae</u>	0.5	*		*
<u>N. golvani</u>	3.8	*		*
<u>R. kidderi</u>	0.9	*		*

DIVERSIDAD

El estudio de la diversidad se abordó en primer lugar con cada uno de sus componentes, riqueza y abundancia por separado. Se presentarán los resultados de los análisis de riqueza numérica, los de distribución de abundancias y finalmente se integrará el análisis de diversidad.

Riqueza

El estudio de la riqueza se abordó a dos niveles ecológicos, infracomunidad y comunidad componente. Se presentan en primer lugar los resultados del estudio de las infracomunidades de helmintos.

Infracomunidades

Especies totales

Las infracomunidades de helmintos de R. guatemalensis en el lago de Catemaco, están compuestas por un promedio de 2.41 ± 1.03 especies. El 50% de los peces albergaba entre 2.8 y 4.7 especies de helmintos y entre 8 y 302 parásitos (Figura 4A y 4B).

Al comparar los datos obtenidos en el "juile" con los que se han obtenido para la "mojarra" C. fenestratum en esta misma localidad, se aprecia que la riqueza en el nivel de infracomunidad, tanto en el número de especies, como en el número de gusanos, es mayor en el caso de la "mojarra" (Figura 5).

Por otro lado, todas las "mojarras" revisadas se encontraban parasitadas al menos con dos especies de helmintos, mientras en el caso de los "juiles" el 14.8% de los hospederos revisados presentaban infecciones uniespecíficas y el 3.7% se encontraba

libre de infección.

Especies intestinales

Con base únicamente en las especies de helmintos intestinales, las infracomunidades se componen por 1.26 0.75 especies de helmintos en el caso del "juile". El 50 % de los peces revisados presentaron de 1.25 a 2.55 especies y de 5.62 a 282.5 gusanos (Figura 4A y 4B).

Cabe señalar que el 77 % de las infecciones uniespecíficas eran provocadas por el tremátodo S.minima, lo que llama la atención sobre su importancia para la estructuración de la comunidad.

El porcentaje de "juiles" que estaban libres de infección o solamente presentaban una especie de helminto es de 62.9 %; en cambio, todas las "mojarras" revisadas tenían al menos una especie parasitando el intestino, y solamente el 26% de ellas presentaban infecciones uniespecíficas.

En el caso de las infracomunidades intestinales, la "mojarra" presenta, igualmente, valores de riqueza numérica de especies, así como de número de gusanos más altos que los encontrados en el "juile" (figura 5).

Es importante señalar, sin embargo, que si el análisis de las infracomunidades de la "mojarra" se realiza excluyendo a la metacercaria, de F.angrense, que es la especie dominante, los valores de riqueza disminuyen drásticamente (Figura 5).

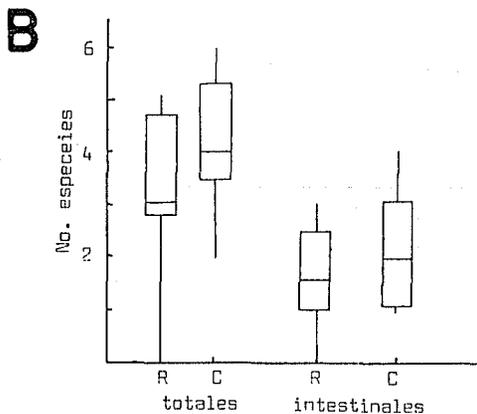
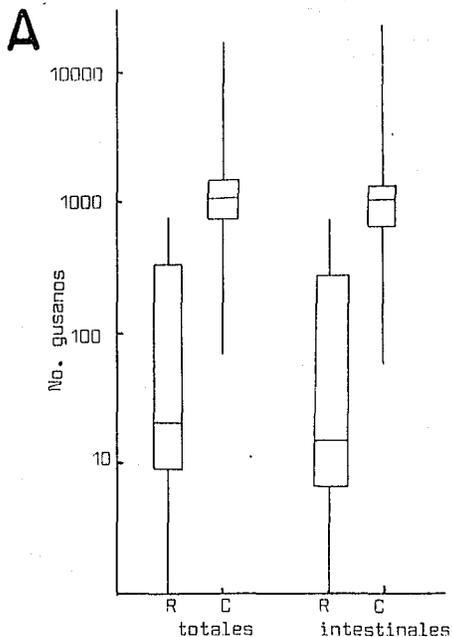
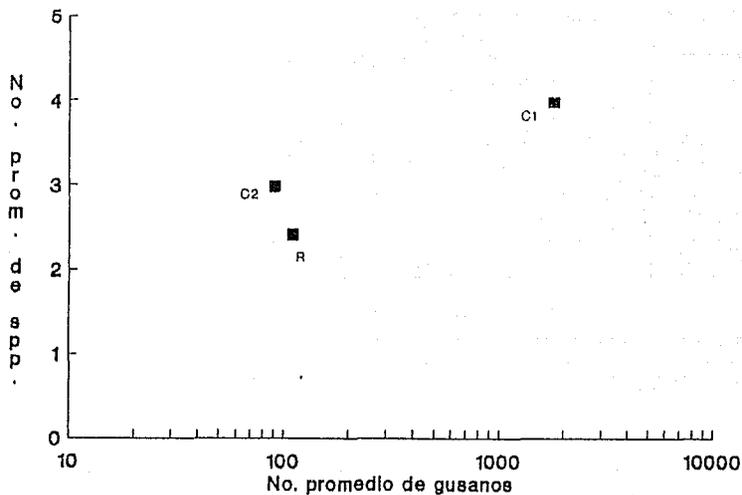


Figura 4. Distribución del número de gusanos (A) y especies (B) en las infracomunidades de R. guatemalensis y C. fenestratum en el lago de Catemaco. Ver. R = helmintos de R. guatemalensis; C = helmintos de C. fenestratum;

Las líneas verticales señalan los valores máximo y mínimo de la distribución; las cajas contienen el 50% de los valores; la línea que divide a las cajas indica la posición de la mediana.

A Especies totales



B Especies Intestinales

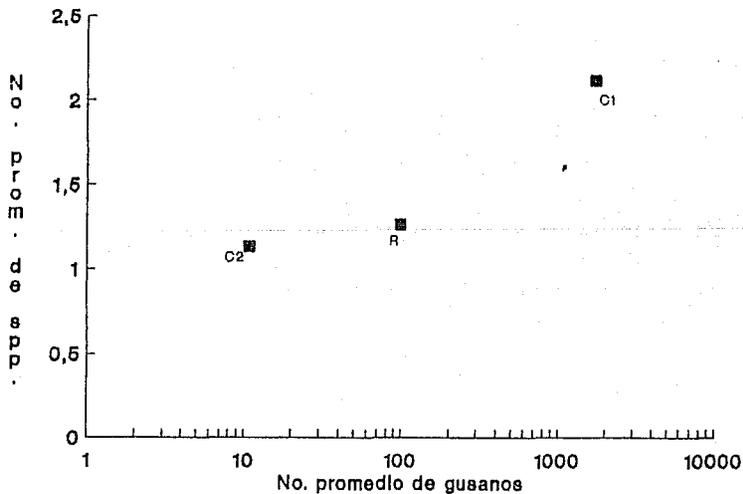


Figura 5. Riqueza de las infracomunidades de helmintos de R. guatemalensis y C. fenestratum en el lago de Catemaco, Ver. R = helmintos de R. guatemalensis; C1 = helmintos de C. fenestratum; C2 = h. de C. fenestratum sin Ph. angrense.

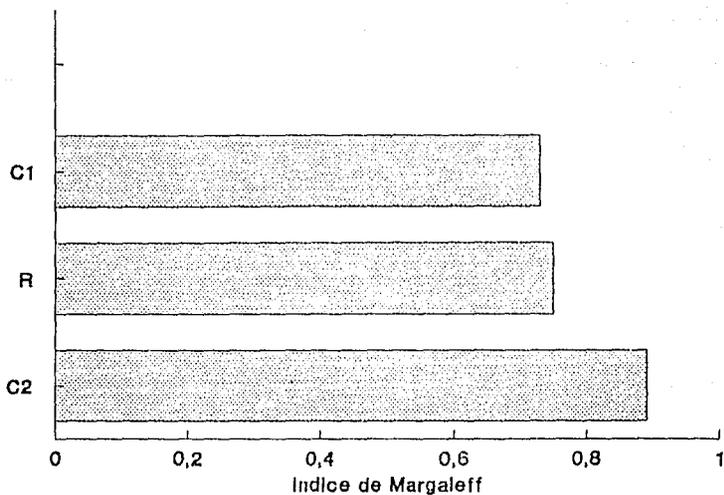
Comunidades componente

Para evaluar la riqueza de las comunidades componente, en términos de la relación del número de especies con respecto a la cantidad de parásitos encontrados en la totalidad de la muestra, se utilizó el índice de Margalef.

El valor de este índice en ambas comunidades es muy similar (Figura 6A), lo que significa que, en proporción al tamaño de muestra, la riqueza específica en ambos casos es casi la misma. Sin embargo, cuando la metacercaria P. angrense es excluida del análisis, el valor del índice para la mojarra es mayor.

Cuando se analizan solamente las especies que habitan en el intestino, se observa que la comunidad de helmintos intestinales en la mojarra presentan una riqueza mayor que aquella del juile (Figura 6B).

A Especies totales



B Especies Intestinales

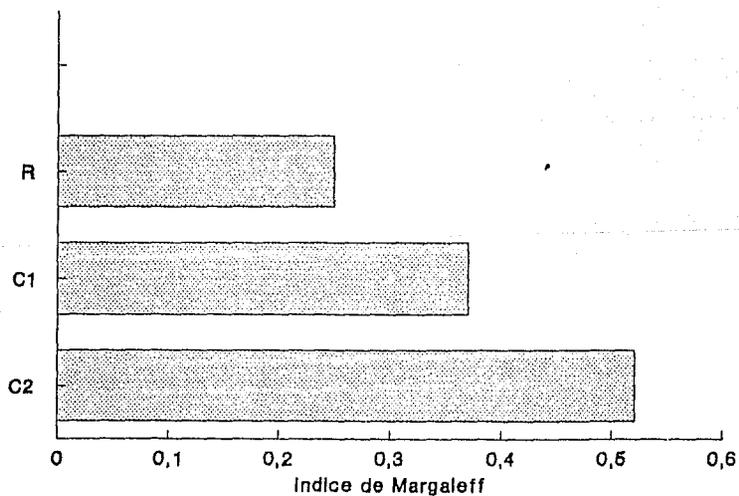


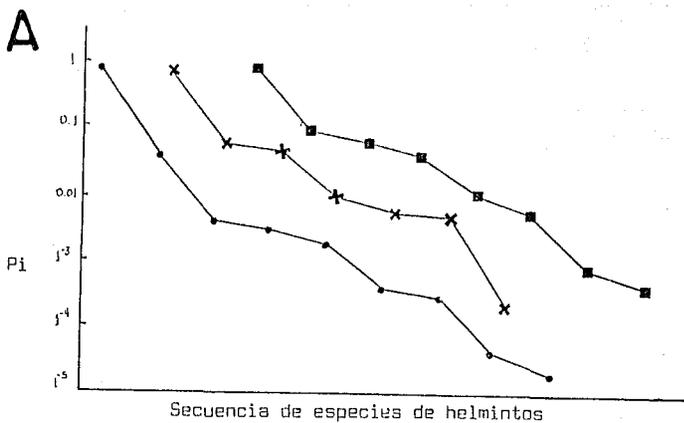
Figura 6. Riqueza de las comunidades componente de helmintos de R. guatemalensis y C. fenestratum en el lago de Catemaco, Veracruz. R = helmintos de R. guatemalensis; C1 = helmintos de C. fenestratum; C2 = h. de C. fenestratum sin Ph. angrense.

Distribución de abundancia de las especies de helmintos.

El segundo componente de la diversidad, la abundancia de las especies, se tratar únicamente a nivel de comunidad componente y, como se observa en la Figura 7, en ambas comunidades de helmintos existe una especie que es dominante, Ph. angrense en el caso de la mojarra y S. minima en el del juile (tanto en las comunidades totales como en las comunidades intestinales).

En la comunidad de la mojarra, la dominancia es ejercida exclusivamente por la metacercaria de Ph. angrense, por lo cual, la equidad que existe entre el resto de las especies de helmintos se encuentra enmascarada. Al excluir a la metacercaria de Ph. angrense del análisis, encontramos que la comunidad componente de la mojarra tiene una distribución de abundancias más homogénea (Figura 7B).

El Índice de Berger-Parker (Cuadro V) corrobora estas apreciaciones, ya que muestra valores muy altos de dominancia en ambas comunidades, sin embargo es mayor en el caso de la mojarra, lo que se refleja asimismo, en el valor del Índice de equidad de Brillouin (Cuadro V), que, aunque es bajo en ambos casos, lo es más en la comunidad de la mojarra.



Diversidad

Los índices de diversidad obtenidos para la comunidad de helmintos del "juile" R. quatemalensis, son mayores que aquellos obtenidos para la de la mojarra. Aunque la mojarra presenta una mayor riqueza en su comunidad de helmintos, los índices de diversidad incluyen al componente de distribución de abundancias, que en la mojarra es muy heterogeneo, es decir, existe una especie que ejerce una marcada dominancia, por lo que la diversidad es menor.

Ambas comunidades, sin embargo, presentan índices de diversidad muy bajos, con un componente de riqueza numérica pobre y una equidad muy baja (Cuadro V).

Cuadro V. Diversidad de las comunidades de helmintos de R. quatemalensis y C. fenestratum en el lago de Catemaco.

	<u>R. quatemalensis</u>		<u>C. fenestratum</u>	
	totales	intest.	totales	intest.
No. de spp.	7	3	9	5
No. de gus.	2962	2678	54054	51823
HB	0.869	0.331	0.329	0.064
1/D	1.366	1.125	1.100	1.012
Equidad Brillouin	0.311	0.209	0.104	0.027
Berger-Parker	0.851	0.941	0.952	0.993
Spp. Dominante	Stu	Stu	Pha	Pha

INTERACCIONES INTERESPECIFICAS

En este apartado se expone en primer lugar, los resultados de las pruebas de independencia entre prevalencia e intensidad de cada especie de gusano con el sexo y la talla de los hospederos. Posteriormente se trata el análisis de los nichos fundamentales y reales de cada especie, así como las pruebas de correlación entre la media y varianza de la distribución de los helmintos a lo largo del intestino y la intensidad de cada pareja de helmintos.

Para la realización de este análisis, se toman en cuenta solo las especies de helmintos que habitan la luz intestinal, considerando que ésta representa un gradiente continuo de recursos, en donde se pueden evidenciar de una manera más clara las interacciones que en otros órganos. En el caso de R.guatemalensis, se incluyen en el análisis a S.minima y Proteocephalus. S.neocaballeri fué excluido del análisis por haberse encontrado en solo dos hospederos con una intensidad muy baja. Las especies que se incluyeron en los cálculos de la comunidad de la mojarra son C.isabellae, C.cichlasomae y N.golvani. R.kidderi se excluyó del análisis por la mismas razones citadas para S.neocaballeri.

Pruebas de independencia

La prevalencia y la intensidad promedio de todas las especies de helminto resultaron independientes de la talla y del sexo de los peces muestreados. En el cuadro VI se resumen estos resultados.

Cuadro VI. Prueba de independencia de G para prevalencia y abundancia de los helmintos con respecto a talla y sexo de sus hospederos.

FRUEBA	RESULTADO	G	g.l.	P
<u>R. quatemalensis</u>				
<u>S. minima</u>				
sexo / prevalencia	indep.	2.69	1	0.05
sexo / intensidad	indep.	6.63	3	0.05
talla / prevalencia	indep.	10.71	3	0.01
talla / intensidad	indep.	12.88	9	0.05
<u>Proteocephalus</u>				
sexo / prevalencia	indep.	3.13	1	0.05
sexo / intensidad	indep.	8.73	3	0.025
talla / prevalencia	indep.	8.82	3	0.025
talla / intensidad	indep.	7.61	9	0.05
<u>C. fenestratum</u>				
<u>C. isabellae</u>				
sexo / prevalencia	indep.	1.10	1	0.05
sexo / intensidad	indep.	4.57	2	0.05
talla / prevalencia	indep.	8.97	3	0.025
talla / intensidad	indep.	12.72	9	0.05
<u>C. cichlasomae</u>				
sexo / prevalencia	indep.	1.67	1	0.05
sexo / intensidad	indep.	4.57	1	0.05
talla / prevalencia	indep.	2.89	3	0.05
talla / intensidad	indep.	6.33	9	0.05
<u>N. golvani</u>				
sexo / prevalencia	indep.	0.79	1	0.05
sexo / intensidad	indep.	2.88	2	0.05
talla / prevalencia	indep.	2.08	3	0.05
talla / intensidad	indep.	7.46	9	0.05

En el caso de las pruebas entre la prevalencia de S. minima, Proteocephalus y C. isabellae y la talla del pez, así como la de la intensidad de Proteocephalus y el sexo, se obtuvieron resultados que indicaban una dependencia entre ambas variables, sin embargo, considero que estos resultados pudieron deberse al error tipo I, ya que con un nivel de confiabilidad de 0.05 P 0.01, dicha dependencia no fué significativa (Cuadro VI).

R. guatemalensis

Nicho fundamental y nicho real

La distribución a lo largo del intestino de S. minima, así como la de Proteocephalus sp. en infecciones monoespecíficas, es más amplia que cuando estas especies se encuentran en coexistencia (Figura 8). Los intervalos lineales promedio de las dos especies en infecciones monoespecíficas (nicho fundamental) se sobrelapan (S. minima 22.6% - 47.5%; Proteocephalus sp. 35% - 78.75%), mientras que en infecciones combinadas no lo hacen (S. minima 11.5% - 33%; Proteocephalus sp. 36 - 50.5%).

Sin embargo, al aplicar la prueba de t para la comparación entre las distribuciones de ambas especies en infecciones mono y multiespecíficas, se comprobó que las medias no difieren significativamente entre sí (S. minima $t = 1.44$, 46 g.l., $P > 0.05$; Proteocephalus sp. $t = 0.832$, 12 g.l., $P > 0.05$).

Correlación

Las pruebas de correlación entre la intensidad de una especie con respecto a la media y varianza de la distribución de la otra, indicaron que no existe correlación entre la intensidad de S. minima y la media ($r^2 = -0.1025$; $n = 52$; $P > 0.05$) o varianza ($r^2 = -0.1941$; $n = 52$; $P > 0.05$) de la distribución de Proteocephalus sp., sin embargo, se observa una correlación negativa entre la intensidad del céstodo y la media de la distribución de S. minima ($r^2 = -0.3756^*$; $n = 52$; $0.01 > P > 0.02$), aunque su varianza no se encuentra correlacionada ($r^2 = -0.1489$;

n = 52; P < 0.05).

Se observó que no existe correlación entre la intensidad de ambas especies ($r^2 = -0.0711$; n = 52; P < 0.05).

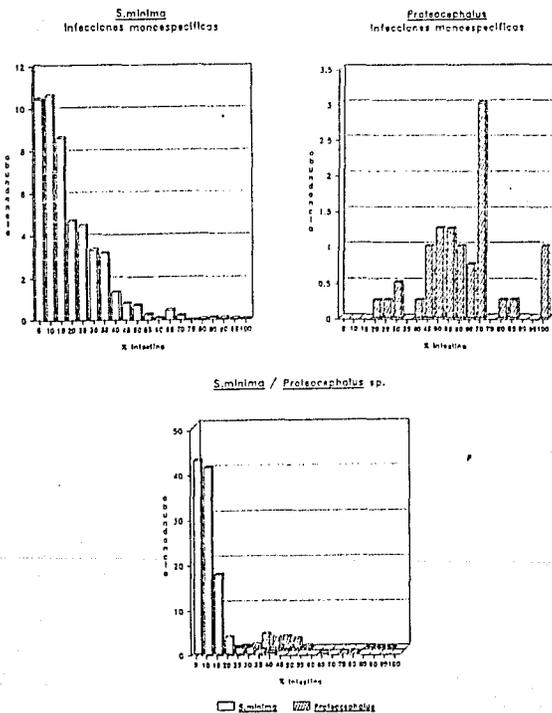


Figura 8. Distribución de *S. minima* y *Proteocephalus* sp. a lo largo del intestino de *R. guatemalensis*.

C. fenestratum

Nicho fundamental y nicho real

En las gráficas de la distribución de las especies de helmintos que habitan la luz intestinal de C. fenestratum: C. isabellae, C. cichlasomae y N. golvani, no se alcanza a distinguir un patrón que sugiera una disminución de la amplitud del nicho en presencia de otras especies (figura 9).

El intervalo lineal promedio de las infecciones monoespecíficas de las tres especies de helmintos, comparado con aquel de infecciones multiespecíficas, no presenta una variación evidente que pueda indicar una tendencia hacia el estrechamiento del nicho (Cuadro VII).

Cuadro VII. Intervalo lineal promedio en infecciones monoespecíficas (nicho fundamental) y multiespecíficas (nicho real) de C. isabellae, C. cichlasomae y N. golvani en el intestino de C. fenestratum.

Tipo de infección	Intervalo' (%)
<u>C. isabellae</u>	
Monoespecífica	0.0 - 10.0
Cab/Cra	0.5 - 10.4
Cab/Neo	5.0 - 15.0
Cab/Cra/Neo	2.5 - 10.0
<u>C. cichlasomae</u>	
Monoespecífica	35.0 - 71.9
Cra/Caba	27.5 - 60.7
Cra/Neo	50.8 - 70.0
Cab/Cra/Neo	36.6 - 56.7
<u>N. golvani</u>	
Monoespecífica	55.0 - 90.0
Neo/Cab	65.0 - 80.0
Neo/Cra	50.0 - 58.3
Cab/Cra/Neo	32.5 - 45.8

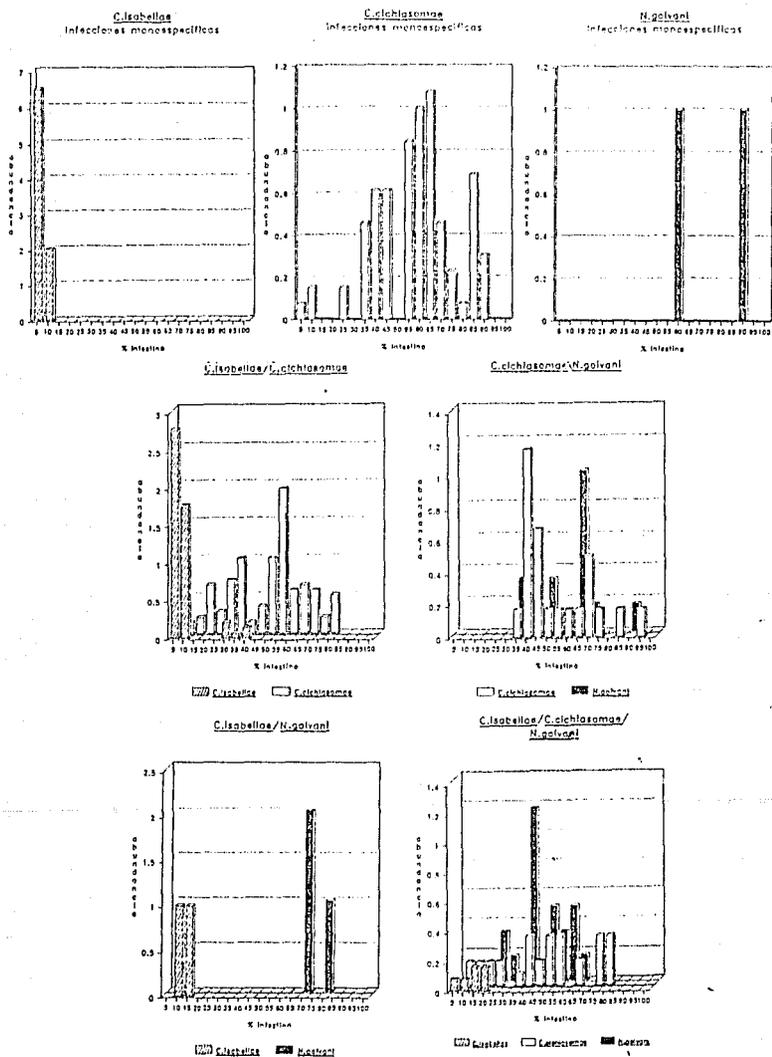


Figura 9. Distribución de *C. isabellae*, *C. cichlasomae* y *N. golvani* a lo largo del intestino de *C. fenestratum*.

La comparación de las distribuciones intestinales en infecciones monoespecíficas y multiespecíficas de las tres especies a través de la prueba de t , indica, asimismo, que no existen diferencias significativas entre las medias de dichas distribuciones (C. isabellae $t = -0.538$, 21 g.l., $P > 0.05$; C. cichlasomae $t = 0.704$, 37 g.l., $P > 0.05$; N. golvani $t = 1.951$, 13 g.l., $P > 0.05$).

Correlación

La intensidad de una especie no se encuentra correlacionada con medias o varianzas de las distribuciones de las otras especies, excepto en el caso de la media de la distribución de C. isabellae con la intensidad de N. golvani, en un sentido positivo, y la varianza de la misma distribución con la intensidad de C. cichlasomae, en este caso, se trata de una correlación negativa (Cuadro VIII). De acuerdo con estos resultados, al aumentar la intensidad de N. golvani, la media de la distribución de C. isabellae se desplaza hacia la parte posterior del intestino (acercándose a la del acantocéfalo). Por otro lado, al aumentar la intensidad de C. cichlasomae, la varianza de la distribución de C. isabellae disminuye, estrechándose el nicho de este último tremátodo.

Ninguna de las intensidades de las parejas de especies demostraron estar correlacionadas (Cab/Cra $r^2 = -0.136$, $n = 43$, $P > 0.05$; Cra/Neo $r^2 = -0.335$, $n = 43$, $P > 0.05$; Neo/Cab $r^2 = -0.142$, $n = 43$, $P > 0.05$).

Cuadro VIII. Resultados de la prueba de correlación de Spearman (r^2) entre la intensidad y la media y varianza de las distribuciones de las parejas de especies intestinales de C. fenestratum (C. isabellae, C. cichlasomae y N. golvani). NC = No hay correlación; (+) = correl. positiva; (-) = correl. negativa; n = 43; P 0.05; * 0.02 P 0.01.

	II	V
<u>C. isabellae</u>		
intens. Cra	-0.112 NC	-0.389**(-)
intens. Neo	0.462**(+) NC	-0.028 NC
<u>C. cichlasomae</u>		
intens. Cab	-0.210 NC	-0.174 NC
intens. Neo	-0.301* NC	-0.239 NC
<u>N. golvani</u>		
intens. Cab	-0.185 NC	-0.093 NC
intens. Cra	-0.335* NC	-0.352* NC

DISCUSION

En la siguiente discusión se analiza la relación que existe entre el registro helmintológico y los hábitos de los hospederos; asimismo, se aborda el análisis de la estructura y diversidad de las comunidades, se exponen algunas consideraciones acerca de los factores que influyen sobre la estructura de dichas comunidades y finalmente se trata el papel que juegan las interacciones interespecificas en la estructuración de las comunidades de los helmintos intestinales.

HABITOS DE LOS HOSPEDEROS.

De acuerdo con las especies de helmintos que fueron encontradas en cada una de las especies de peces, es posible hacer inferencias acerca de los hábitos de los hospederos, mismos que han sido poco estudiados.

De las nueve especies que comprenden el registro helmintológico de la mójarra, el 56 % son tremátodos en estado de metacercaria. Los peces adquieren estas parasitosis al entrar en contacto con las cercarias, ya sea al ingerirlas o cuando aquellas penetran activamente la piel del hospedero.

Se sabe que las cercarias presentan ciclos de emergencia del caracol que, entre otros factores, facilitan su encuentro con el siguiente hospedero; tal es el caso de Drepanocephalus (Almeyda, y León, 1987), que emerge durante los periodos de menor actividad

de los peces, asegurando de esa manera, su accesibilidad.

El restante 44 % de las especies son helmintos que solamente tienen dos hospederos en su ciclo y que maduran en C. fenestratum. Su hospedero intermediario es un molusco o un copépodo, lo que significa que la mojarra adquiere las infecciones al alimentarse de plancton.

Esto indica que las mojarras permanecen un tiempo considerable en las cercanías de las colonias de caracoles, en el fondo del lago o entre la vegetación acuática, ya sea durante sus periodos de inactividad o durante los de incubación y cria.

En contraste, el juile es un pez evidentemente carnívoro, ya que el 57% de las especies de helmintos que lo parasitan, son adquiridas consumiendo a otros peces, que actúan como hospedero paraténico.

Aunque existe la posibilidad de que pudiera adquirir algunas de estas parasitosis consumiendo copépodos infectados, el contenido estomacal de R. guatemalensis (detritus y restos de peces) hace pensar que se trata de la primera posibilidad o una combinación de ambas.

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE HELMINTOS

Ambas especies de peces muestran una fauna helmintológica compuesta por un grupo de especies autogénicas, con una

distribución neotropical o endémica, que se encuentran coexistiendo con otro grupo que son alogénicas, presentan una amplia distribución geográfica y una baja especificidad hospedatoria.

El registro de C. fenestratum incluye especies especialistas neotropicales con una distribución restringida: C. cichlasomae, C. isabellae, C. trifolium y Drepanocephalus sp.; las dos primeras son autogénicas y las dos últimas son alogénicas. Por el otro lado, hay un grupo de especies generalistas: N. golvani (que presenta una distribución neotropical), Ph. angrense, N. brevis, R. kidderi texensis (las tres presentan una distribución neártica), E. minimum (distribuido a lo largo del Continente Americano) y C. complanatum (cosmopolita); este grupo está formado por especies alogénicas (excepto N. golvani y R. kidderi) y generalistas. Los máximos valores alcanzados por I^2 en la comunidad corresponden a Ph. angrense y a E. minimum, quienes maduran en aves ictiófagas; sus altos valores de prevalencia indican que estas especies dependen en gran medida de la "mojarra" como su segundo hospedero intermediario para completar su ciclo de vida en el lago (Faulkner, et al., 1989).

R. guatemalensis posee un grupo de especies autogénicas y especialistas constituido por cuatro especies, tres de las cuales son endémicas del lago: S. minima, Proteocephalus sp. y S. neocaballeroi; la cuarta especie presenta una distribución neotropical, C. pseudostoma. El grupo generalista-alogénico está compuesto por C. complanatum, Contraecaecum sp., quienes están muy

ampliamente distribuidos, y el nemátodo "X". En contraste con la comunidad de la mojarra, los valores máximos de importancia corresponden a las especies autogénicas y especialistas: S.minima, Proteocephalus sp. y C.pseudostoma, aunque existe una especie generalista y alogénica que presenta valores altos de importancia también (C.complanatum). De acuerdo con Faulkner, et al. (1989), podríamos decir que el "juile" es importante como segundo hospedero intermediario para esta especie alogénica. Sin embargo, a lo largo de nuestros muestreos, tuvimos oportunidad de estudiar la helmintofauna de Egretta thula, la garza blanca, una de las aves ictiófagas más abundantes en el lago, y hospedero definitivo de C.complanatum, y pudimos observar que los pimelódidos no son depredados por la garza, quizás por sus hábitos bentónicos. Asimismo, la frecuencia de C.complanatum en las garzas es muy baja, al contrario de lo que cabría esperar dados los altos valores de prevalencia e intensidad de este helminto en el "juile". Este pez probablemente adquiere la infección como resultado de una coincidencia de hábitat con el primer hospedero intermediario, pero no es en realidad importante como segundo hospedero intermediario para el gusano; la garza puede adquirir la infección al depredar masivamente peces de otras especies con prevalencias e intensidades de C.complanatum muy bajas.

DIVERSIDAD

Riqueza

Especies totales

Las comunidades de helmintos de la "mojarra" presentan valores de riqueza mayores que los del "juile", tanto a nivel de infracomunidad, como de comunidad componente. Esto puede deberse a la abundante presencia de la metacercaria de Ph. angrense en las comunidades de la mojarra. Al realizar los análisis de riqueza excluyendo a esa especie, los valores se hacen muy similares en ambos hospederos, y son muy reducidos.

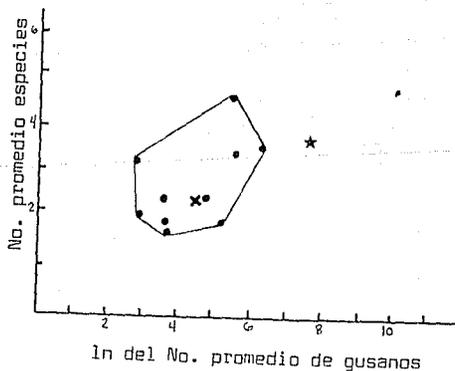


Figura 10. Comparación de la riqueza en las infracomunidades de helmintos de peces del lago Cold, Canadá con las de R. guatemalensis y C. fenestratum del lago de Catemaco.

● spp. canadienses (tomado de Leong y Holmes, 1981);

× R. guatemalensis; ★ C. fenestratum.

Haciendo una comparación entre la riqueza de las comunidades totales de helmintos de estos peces con aquella registrada para comunidades de helmintos de peces dulceacuicolas en Canadá (Leong y Holmes, 1981), se encontró que la riqueza es mayor en algunas comunidades de los peces de latitudes templadas (Figura 10). Aunque en cuanto al número de gusanos, los valores de riqueza de las comunidades aquí estudiadas se encuentran entre los más altos comparados con los de comunidades canadienses, es importante tener en cuenta que en esta gráfica el volumen de la muestra no es homogéneo (número de gusanos), lo que puede proporcionar una visión de la riqueza un poco distorsionada.

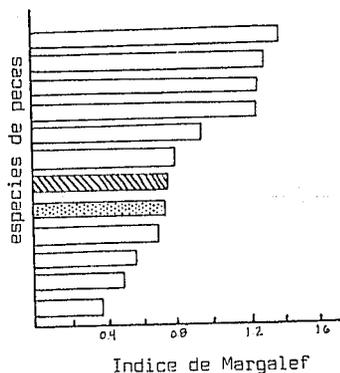


Figura 11. Comparación entre la riqueza de las comunidades componentes de helmintos de peces del lago Cold, Canadá y las de *R. guatemalensis* y *C. fenestratum* del lago de Catemaco. □ especies canadienses (tomado de Leong y Holmes, 1981): ▨ *R. guatemalensis*; ▩ *C. fenestratum*.

Al calcular el índice de Margalef, se incorpora al análisis el tamaño de la muestra, lo que homogeneiza los datos de cada comunidad, proporcionando resultados más reales. En este caso, el índice se calculó a nivel de comunidad componente, y al comparar nuevamente con los datos de Leong y Holmes (1981), se observa que las comunidades de helmintos de la mojarra y el juile en Catemaco, presentan valores de riqueza numérica bajos (figura 11).

Especies intestinales.

En el análisis de las comunidades de helmintos intestinales en ambos peces, se observa que la riqueza de la "mojarra" es mayor en presencia o en ausencia de la metacercaria de Fh. angrense, ya que la mayor parte de las especies de helmintos del "juile" se alojan en otros hábitats diferentes del intestino. Este hecho me hace pensar que no siempre es representativo de una comunidad de helmintos el trabajar únicamente con especies intestinales.

De cualquier manera, se compararon los resultados obtenidos en las comunidades intestinales de estos dos peces de Catemaco, con los resultados obtenidos por Kennedy, et al. (1986A) al estudiar las comunidades de varias especies de peces en Inglaterra (figura 12).

Se observó que la diferencia que existen entre la riqueza de las comunidades de helmintos de peces dulceacuicolas de latitudes templadas (se tomaron los datos de las especies que presentaron los índices más altos) y aquella de comunidades tropicales es

minima.

Los valores de la comunidad de C. fenestratum son mayores que el resto, sin embargo, si se excluye del análisis a la metacercaria de Ph. angrense, al igual que la comunidad de R. guatemalensis, los valores de riqueza son menores que los observados en los peces de Inglaterra.

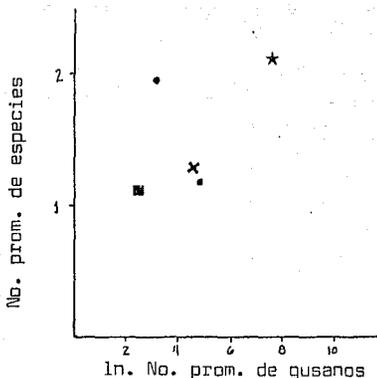


Figura 12. Comparación entre los valores de riqueza de las infracomunidades de helmintos de peces dulceacuícolas en latitudes templadas (tomado de Kennedy, et al., 1986A) y tropicales. • Kennedy, et al.; x R. guatemalensis; ★ C. fenestratum; ■ C. fenestratum sin Ph. angrense.

Distribución de abundancias

Al abordar el estudio del segundo componente de la diversidad de las comunidades, se observó que la comunidad de helmintos de la "mojarra" se encuentra fuertemente dominada por la metacercaria de Ph. angrense. En la comunidad del juite,

S. minima es la especie dominante, aunque en menor grado, por lo que los valores de equidad son mayores en este caso.

En las comunidades intestinales, la dominancia de la metacercaria en la comunidad de la mojarra es aún más acentuada, mientras que en la comunidad del juile, se observa una codominancia de S. minima con el céstodo Proteocephalus sp.

Si se excluye del análisis a la metacercaria de Ph. angrense, notamos que el resto de las especies se distribuyen más homogéneamente, de manera que Ph. angrense enmascara la equidad que existe en el resto de la comunidad.

Diversidad

La comunidad de helmintos del "juile" presenta valores de diversidad mayores que aquella de la "mojarra"; en la primera, la equidad entre especies es mucho mayor, ya que, aunque existe una especie que domina (S. minima), lo hace en grado mucho menor que la metacercaria de P. angrense en la comunidad de la mojarra. Dicha dominancia restringe la contribución de las otras especies de helmintos a la diversidad de la comunidad.

Los trabajos realizados en otras latitudes (Leong y Holmes, 1981; Kennedy et al., 1984; Kennedy, et al. 1989, Holmes, 1990) no han profundizado hasta el análisis de diversidad de la comunidad componente, solo registran datos de riqueza, por lo que sería interesante incluir el componente de distribución de las abundancias en las comunidades de helmintos de latitudes templadas para efectuar las comparaciones.

De cualquier manera, los valores de diversidad que se observaron en las comunidades de helmintos de estas dos especies de peces del lago de Catemaco son muy bajos, en contra de lo que se podría esperar encontrar en peces de un lago tropical.

Factores determinantes de la estructura y diversidad de las comunidades.

Las consideraciones anteriores se contraponen con la hipótesis planteada al inicio de este trabajo, referente a que las especies de peces tropicales, de acuerdo con el gradiente latitudinal de diversidad, deberían tener comunidades de helmintos más ricas que las comunidades de helmintos en latitudes templadas; las comunidades de helmintos del "juile" y la "mojarra", a pesar de ser dos especies tropicales, no son más ricas que aquellas de latitudes templadas.

Rohde (1978) afirmó que solo es posible explicar el gradiente latitudinal de diversidad considerando la hipótesis del tiempo evolutivo; a este respecto, se sabe que Centroamérica permaneció parcialmente sumergida durante el Mioceno y Plioceno, por lo que constituyó un filtro para los movimientos de las especies sudamericanas hacia el norte, como los cíclidos y los pimelódidos. R. guatemalensis y C. fenestratum son unas de las especies que presentan distribuciones más norteñas de sus respectivas familias, y si consideramos que los sistemas hidrológicos de la zona han sufrido una gran compartamentarización (Miller, 1986B), misma que ha favorecido la

especiación, se podría suponer que estas especies son de reciente aparición y que han evolucionado en aislamiento.

En concordancia, con la hipótesis del tiempo evolutivo, misma que plantea que la diversidad aumenta con la edad de la comunidad, considero que las comunidades de helmintos de estos peces son jóvenes, con una baja riqueza.

Un segundo factor que puede ser determinante para la estructura y riqueza de las comunidades en cuestión, es el hecho de que una gran proporción de las especies que dominan son especialistas, probablemente se trata de aquellas especies de parásitos que lograron permanecer con sus hospederos a lo largo de sus rutas de dispersión, coevolucionando con ellos. Este fenómeno no favorece el enriquecimiento de las comunidades, ya que no existe un intercambio de especies de helmintos entre las diferentes especies de hospederos (Stock y Holmes, 1987).

Por otro lado, se encuentran los factores de tipo ecológico influenciando la estructuración de las comunidades de helmintos; Kennedy, et al. (1990) citaron la capacidad de desplazamiento del hospedero y la especificidad hospedatoria, entre otros, como factores que afectan de una manera importante la diversidad de una comunidad de helmintos. El lago de Catemaco es un sistema lacustre que no tiene conexión alguna con el ambiente marino, ni con otros cuerpos de agua dulce, sus afluentes son de origen pluvial. La capacidad de desplazamiento de los peces que aquí habitan se encuentra muy limitada; asimismo, no hay la posibilidad de que otras especies de peces aporten nuevos

helminos al sistema (exceptuando la posibilidad de introducciones artificiales, sin embargo, hasta ahora no se ha observado ningún caso de transfaunación con helmintos parásitos de la "tilapia", única especie introducida al lago).

Esch, et al. (1988), destacaron la importancia que tienen los fenómenos de colonización como determinantes de la estructura de las comunidades. Como ya se mencionó, la única posibilidad de que se den fenómenos de colonización en el lago es a través de la introducción artificial o de hospederos no acuáticos. La presencia de aves ictiófagas en la zona de estudio es de fundamental importancia para el enriquecimiento de las comunidades de helmintos de los peces, ya que se observó que varias de las especies dominantes (Ph. angrense y P. minimum en el caso de la "mojarra" y C. complanatum en el caso del "juile") cierran su ciclo de vida en el intestino de aves como Egretta thula, que se alimentan de peces.

Es bien conocido que las interacciones entre peces y aves o mamíferos terrestres influencia la fauna parasitológica de los peces (Wisniewski, 1958; Esch, 1971); en este caso, puede decirse que las aves ictiófagas, a lo largo de sus rutas de migración, han estado actuando como dispersores de especies generalistas que enriquecen las comunidades de peces en el lago.

INTERACCIONES INTERESPECIFICAS

La prevalencia y la intensidad promedio de las especies de helmintos fueron independientes del sexo y la talla de los

hospederos.

Las comunidades de helmintos de las especies de peces que aquí se han estudiado, al parecer, son aislacionistas (Holmes y Price, 1986), por presentar especies con una baja capacidad de colonización, infrapoblaciones pequeñas y probablemente no han alcanzado el equilibrio. Sin embargo, se han observado casos en los que existe evidencia de interacciones interespecificas, a pesar de la baja riqueza de las comunidades en cuestión (Patrick, 1991).

Las especies del tubo digestivo de R. guatemalensis, S. minima y Proteocephalus sp., presentan cierta evidencia de una coexistencia interactiva (Price, 1980), es decir, que el nicho fundamental de una especie se ve alterado con el establecimiento de otra. Los intervalos lineales promedio de las especies son más estrechos en infecciones biespecificas, que los intervalos de las infecciones monoespecificas. Aunque las medias de las distribuciones a lo largo del intestino en infecciones mono y multiespecificas no fueron significativamente distintas, si se encontro correlación negativa entre las medias de las distribuciones de S. minima y la intensidad de Proteocephalus, es decir, si la intensidad del segundo aumenta, la distribución de S. minima se desplaza hacia adelante del intestino, alejándose de la otra especie, sin embargo, es una evidencia debil de las interacciones, ya que el resto de las pruebas no indican correlación.

En el caso de las especies que habitan la luz intestinal de

C.fenestratum, no es posible distinguir alguna evidencia de que el nicho fundamental de una especie se vea afectado en correlación con la presencia de otra especie de helminto, excepto en el caso de C.isabellae y C.cichlasomae, en donde, al aumentar la intensidad del segundo, la distribución del primero se estrecha.

Estas evidencias sugieren que la comunidad de helmintos del "juile", a pesar de tener una baja riqueza, presenta interacciones interespecíficas entre sus miembros, apoyando el punto de vista de Esch, et al., en el sentido de que los términos "comunidades aislacionistas" y "comunidades interactivas", son los extremos de un gradiente en el cual se observan comunidades con características intermedias. Es notorio, sin embargo que estas interacciones son débiles en cuanto a que la mayor parte de las pruebas estadísticas arrojaron resultados de ausencia de interacciones, por lo que, en todo caso, ésta tendería a ser una comunidad aislacionista.

El caso de la mojarra, en cambio, se trata al parecer, de una típica comunidad aislacionista, en la cual las especies tienen una baja capacidad de colonización, sus infrapoblaciones son pequeñas, existen muchos nichos vacantes y las interacciones interespecíficas no existen.

Este trabajo constituye un primer acercamiento al estudio de las interacciones interespecíficas en las comunidades de helmintos de peces dulceacuicolas en latitudes tropicales y es necesario realizar estudios más profundos en este sentido; los

estudios experimentales son indispensables para lograr avances sustanciales en este campo de la ecología de parásitos, así como su comparación con sistemas naturales. Asimismo, es imposible precisar la naturaleza de las interacciones que se alcanzan a detectar, a menos que se realicen estudios a niveles mucho más finos, acerca de la definición de nichos, de requerimientos alimenticios de los helmintos y otros aspectos fisiológicos e inmunológicos.

CONCLUSIONES

1.- De acuerdo con su registro helmintológico, C. fenestratum es un pez que se encuentra en contacto con los moluscos del lago en forma continua y parte de su dieta se compone de plancton. R. guatemalensis también permanece en contacto con los caracoles, pero por el contrario, es un pez carnívoro.

2.- Las comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas de latitudes tropicales no siempre son más diversas que aquellas de latitudes templadas, como podría esperarse de acuerdo al gradiente latitudinal de diversidad.

3.- En este caso, ambas comunidades estudiadas presentan una baja diversidad, lo que puede deberse a el reciente origen geológico de la zona, a que las comunidades de helmintos son

"jóvenes" en términos de tiempo evolutivo, al aislamiento geográfico del lago de Catemaco, a la especificidad de las especies de helmintos autogénicos y el origen reciente de las especies de peces.

4.- Las aves ictiófagas del lago (Egretta thula, Casmerodius albus, principalmente) juegan un papel fundamental para la estructuración de las comunidades de helmintos de ambos peces (aunque la relación es aún más estrecha con la mojarra), enriqueciéndolas al aportar especies de helmintos generalistas al sistema.

5.- Las interacciones interespecíficas no juegan un papel significativo en la estructuración de las comunidades intestinales de C. fenestratum y juegan un papel débil en las de R. guatemalensis.

6.- Las comunidades de helmintos intestinales de ambos peces presentan un carácter aislacionista (Holmes y Price, 1986), por presentar una baja diversidad, un alto porcentaje de especies con una baja capacidad de colonización e interacciones interespecíficas débiles.

LITERATURA CITADA

- ALMEYDA-ARTIGAS, R.J. y V.LEON-REGAGNON. 1987. Primer hallazgo de las fases larvarias de Drepanocephalus olivaceus Nasir y Marval, 1968 (Trematoda: Echinostomatidae) y aspectos biológicos de otras dos cercarias emergidas de Biomphalaria temascalensis Rangel-Ruiz, 1987, en Temascal, Oaxaca. Memorias del IX Congreso Nacional de Zoología. Villahermosa, Tabasco, México. Octubre, 1987.
- AMAYA-HUERTA, D. 1990. Estudio taxonómico de algunos tremátodos y nemátodos de aves de Teapa, Tabasco, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 110 pp.
- ARMAS, C.G. 1986. Crocodylicola pseudostoma (Willemoes-Suhn, 1970) Poche, 1925 (Trematoda: Proterodiplodtomidae), endopar sites del bagre pimelodido Rhamdia hylarii Val, 1840 del Estado de Sao Paulo, Brasil. Rev. Iber. Parasitol. 46(1): 35-38.
- BEGON, M., J. HARPER and C. TOWNSEND. 1987. Ecology. Blackwell Sci. Pub. Great Britain. 876 pp.
- BRAVO, H.M. y J. CABALLERO D. 1973. Cat logo de la Colección Helminológica del Instituto de Biología. An. Inst. Biol. U.N.A.M. (Pub. Esp. 2) 138 pp.
- BROOKS, D.R. 1979. Testing hypothesis of evolutionary relationships among parasites: the digeneans of crocodylians. American Zoologist. 19: 1225-1238.
- BROOKS, D.R. 1980. Allopatric speciation, and non-interactive parasite community structure. Systematic Zoology. 30: 192-203.
- BUSH, A.O. and J.C. HOLMES. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. Can. Jour. Zool. 64: 132-141.
- BUSH, A.O., AHO, J.M. and KENNEDY, C.R. 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. Evolutionary Ecology. 4: 1-20.
- CABALLERO Y C.E. 1948. Estudios helmintológicos de la cuenca del r/o Papaloapan. III. Strigeidos de los lagartos de México. 2. An. Esc. Nal. Cienc. Biol. Méx. 5: 217-221.
- CABALLERO, D.J. 1977. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", Veracruz. Nematoda II. Descripción de Spirocamallanus neocaballeroi (Nematoda: Camallanidae), del intestino de Astyanax fasciatus (Cuvier). Excerta parasitologica en memoria del Dr. Caballero y Caballero.

- CANALES, E.D., E.RODRIGUEZ L., I. JIMENEZ G. y V.LEON R. 1991. Gastrointestinal parasites in howler monkeys (Alouatta palliata), isolated in forest patches. XXIV World Veterinary Congress. Rio de Janeiro, Brasil.
- CHAVEZ, M.O., et al. 1988. Valorizaci"n de especies pisc/colas en el estado de Tabasco. En: Ecolog/a y conservaci"n del delta Usumacinta y Grijalba (Memorias). Ed. INIREB, Divisi"n Regional Tabasco/Gobierno del Estado de Tabasco. 714 pp.
- CONTRERAS, B.S. y T.R. RIVERA. 1985. Bramocharax (Catemaco) caballeroi subg. et sp.nov., del lago de Catemaco, Veracruz, M"xico (Pisces:Characidae). Inst. Inv. Cient. U.A.N.L. M"xico.1(2): 7-29.
- DARLINGTON, F.J. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. J.Wiley and Sons Pub. U.S.A. 675 pp.
- DOGIEL, V.A. 1961. Ecology of the parasites of freshwater fishes. In: Parasitology of fishes. Dogiel, V.A., G.K. Petrushevski and Yu I. Polyanski (eds.) Oliver and Boyd, London. pp. 1-47.
- DOGIEL, V.A. 1964. General parasitology. Oliver and Boyd, London.
- ESCH, G.W. 1971. Impact of ecological succession on the parasite fauna of some centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. Amer. Midl. Natur. 86. 160-168.
- ESCH, G.W., KENNEDY, C.R., BUSH, A.O. and AHO, J.M. 1988. Patterns in helminth communities of freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. Parasitology. 96: 519-532.
- ESCH, G.W., A.O. BUSH and J.M. AHO. 1990. Patterns and processes in helminth communities: an overview. In: Parasite Communities: patterns and processes. Chapman and Hall. London.
- ESPINOZA, H.E. 1993. Compsici"n de la comunidad de helmintos del "charal prieto" Chirostoma attenuatum Meek, 1902 (Pisces) en dos lagos de Michoac"n, M"xico. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- FAULKNER, M., D.W. HALTON and W.I. MONTGOMERY. 1989. Sexual, seasonal and tissue variation in the encystment of Cotylurus variegatus metacercariae in perch Perca fluviatilis. Int. J. Parasitol. 19(3): 285-290.

- FREEZE, V.I. 1969. Proteocephalata in fish, amphibians and reptiles. In: *Essentials of cestodology*. Vol.V. Skrjabin, K.I. Ed. Academy of Sciences, USSR. 597 pp.
- GARCIA R.A., 1991. Parasitofauna de Crocodylus moreletti (Dumeril, Bribou y Dumeril, 1851) de Veracruz y Tabasco, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- GARCIA, A.I. 1992. Descripción de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del lago de Pátzcuaro, Michoacán: Rana dunni y Ambystoma dumerilii. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- GUILLEN-HERNANDEZ, S. y G.SALGADO-MALDONADO. 1991. Comunidades de helmintos par sitos de anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. *Memorias XI Congreso Nacional de Zoología*. Soc.Mex.Zool. Mérida, Yucatán. p.113.
- HOLMES, J.C. 1961. Effects of concurrent infections on Hymenolepis diminuta (Cestoda) and Moniliformis dubius (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. *J.Parasitol.* 48: 87-96.
- HOLMES, J.C. 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to development of helminth communities. *Can. J. Zool.* 51: 333-347.
- HOLMES, J.C. 1986. The structure of helminth communities. In: *Parasitology-Quo Vadit?* Proc.6th.Int.Cong.Parasitol. M.J.Howell (ed.) Australian Academy of Sciences. Brisbane. pp. 203-208.
- HOLMES, J.C. 1987. The structure of helminth communities. *Int. J. Parasitol.* 17: 203-208.
- HOLMES, J.C. 1990. Helminth communities in marine fishes. In: *Parasite Communities: Patterns and Processes*. G.W.Esch, A.O.Bush and J.M.Aho), Chapman and Hall, New York. pp. 101-130.
- HOLMES, J.C. and P.W. PRICE. 1986. Communities of Parasites. In: D.J. Anderson and J. Kikkawa, eds. *Community ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific, Oxford, England. pp. 187-213.
- IVASHKIN, V.M., A.A.SOBOLEV y L.A.KHROMOVA. 1971. Camallanata of animals and man and diseases caused by them. In: *Essentials of Nematodology*. Vol.XXII. Skrjabin, K.I. Academy of Sciences, USSR.

- JANOBY, J., CLOPTON, R.E. and PERCIVAL, T.J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J.Parasitol.* 78(4): 630-640.
- JIMENEZ-GARCIA M.I. 1990. Helmintofauna de la "mojarra" Cichlasoma fenestratum (Pisces: Cichlidae) del lago de Catemaco, Ver. Méx. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 84 pp.
- JIMENEZ G.M.I., V.LEON R. y G.SALGADO M. 1991. Helminfos parásitos de peces del lago de Catemaco, Ver., México. Especificidad hospedatoria y estructuración de sus comunidades. *Memorias XI Congreso Nacional de Zoología. Soc.Mex.Zool. Mérida, Yucatán.* p.115
- JIMENEZ, G.M.I. y G.SALGADO M. 1992. Comunidades de helminfos parásitos de peces dulceacuicolas. Causas de su diversidad en el lago de Catemaco, Veracruz, México. *Memorias III Congreso Nacional de Ictiología. Soc.Ictiol.Mex. Oaxtepec, Morelos.* p.34
- KENNEDY, C.R. 1990. Helminth communities in fresh water fish: structured communities or stochastic assemblages? In: *Parasite Communities: Patterns and Processes.* Ed. G.Esch. Chapman and Hall. London.
- KENNEDY, C.R., A.O.BUSH and J.M.AHO. 1986a. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology.* 93:205-215.
- KENNEDY, C.R., D.d'A.LAFFOLEY, G.BISHOP, et al. 1986b. Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. *J.Fish Biol.* 29: 215-226.
- KENNEDY, C.R. and H.H. WILLIAMS. 1989. Helminth parasite community diversity in a marine fish, Raja batis L. *J. Fish. Biol.* 34:971-972.
- KOHN, A. 1985. Helminth parasites of freshwater fishes from Pirassununga sp. Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 80(3): 327-336.
- KREBS, Ch.J. 1985. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper and Row Pub. U.S.A. 800 pp.
- KREBS, Ch.J. 1989. *Ecological methodology.* Harper and Row Eds. U.S.A. 654 pp.

- LAMOTHE, A.R. 1974. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Trematoda. I. Una especie nueva de Saccocoeloides Szidat, 1954 par sita de Astyanax fasciatus aeneus Gunther. An. Inst. Biol. U.N.A.M. 45 Ser. Zool. (1): 39-44.
- LAMOTHE, A.R. 1977. Caballeroiella isabelae gen.nov. sp.nov. (Trematoda: Hemiuriidae) par sito de Rhamdia quatemalensis. Excerta parasitológica en memoria del Dr. E. Caballero y C. (pub. esp.) Ser. Zool. 4(1): 481-483.
- LAMOTHE, A.R. y G. PONCIANO. 1986. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtles", Veracruz. Trematoda III. Redescrpción de Stunkardiella minima (Stunkard, 1938) Lamothe y Ponciano, 1985. An. Inst. Biol. U.N.A.M. 56: Ser. Zool. (2): 323-336.
- LAMOTHE, A.R. y G. PEREZ, P.DE L. 1987. Trematodos de aves II. Redescrpción de algunos trematodos de Teapa, Tabasco y algunas consideraciones sobre sus ciclos biológicos. Mem. IX Congreso Nal. Zool. Villahermosa, Tabasco, México.
- LAMOTHE, A.R., G.PEREZ P. DE L. 1989. Trematodos de mamíferos IV. Hallazgo de Caenrorchis biliophilus Price, 1921 (Trematoda: Dricocoelidae) parásito de Alouatta palliata. Remitido a la Rev. Soc. Mex. Parasitol.
- LEON, R.V., M.I.JIMENEZ G. y G.SALGADO M. 1991. Algunos helmintos parásitos de Egretta thula y sus hospederos intermediarios en el lago de Catemaco, Veracruz. Memorias XI Congreso Nacional de Zoología. Soc.Mex.Zool. Mérida, Yucatán. p.115
- LEON, R.V. y G.SALGADO M. 1992. Factores ecológicos e históricos como determinantes en la estructura de las comunidades de helmintos parásitos de Rhamdia quatemalensis y Cichlasoma fenestratum en el lago de Catemaco, Veracruz. Memorias III Congreso Nacional de Ictiología. Soc.Ictiol.Mex. Oaxtepec, Morelos. p.33
- LEONG, T.S. y HOLMES, J.C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. J.Fish Biol. 18: 693-713.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm Limited. London. 179 pp.
- MARGOLIS, L., G.W.ESCH, J.C.HOLMES, A.M.KURIS and G.A.SCHAD. 1982. The use of ecological terms in parasitology. J.Parasitol. 68(1): 131-133.

- MAY, R. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Ecology and evolution of communities. Cody, L.C. and J.M.Diamond eds. Harvard Univ. Press.
- MILLER, R.R. 1986 A. Composition and derivation of the fresh water fish fauna of México. An. Esc. Nal. Cienc. Biol. Méx. 30(1-4):121-153.
- MILLER, R.R. 1986 B. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. In: North American fresh water fishes. Ed. Hocutt C. y E.O.Wiley. J.Wiley & Sons. E.U.
- MOORE, J. and D. SIMBERLOFF. 1990. Gastrointestinal helminth communities of bobwhite quail. Ecology. 71(1): 344-359.
- MDRAVEC, F. and D.G.HUFFMAN. 1988. Observations on the genus Rhabdochona Railliet, 1916 (Nematoda:Rhabdochonidae) from fishes of Central Texas, with descriptions of two new subspecies. Folia Parasitol. 35: 341-351.
- NOBLE, N.E., et al. 1989. Parasitology. The biology of animal parasites. Lea and Febiger Eds. London. 574 pp.
- OSORIO, S.D., R.PINEDA L. y G.SALGADO M. 1987. Fauna helmintológica de peces dulceacuicolas de Tabasco. Estudio preliminar. Universidad y Ciencia. 4(7): 5-31.
- PASTOR, N.R. 1991. Identificación de helmintos del mono aullador (Alouatta palliata). Tesis profesional. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.
- PATRICK, M.J. 1991. Distribution of enteric helminths in Blaucomys volans (Sciuridae): a test for competition. Ecology. 72(2): 755-758.
- PEARSE, A.S. 1936. Parasites from Yucatán. Carnegie Inst. Wash. Publ. No. 457: 45-59.
- PÉREZ, F. de L., D.OSORIO S. y L.GARCÍA F. 1992. Helmintofauna del "juile" Rhamdia quatemalensis (Pisces:Pimelodidae) del lago de Catemaco, Ver. Rev.Soc.Mex.Hist.Nat. 43.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Rev. Ecology and Systematics. Vol 5: 285-307.
- PENCE, B.D. y S.EASON. 1980. Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the Rolling Plains of Texas. J.Parasitol. 66(1): 115-120.

- PERESBARBOSA, R.E. 1992. Estructura de la comunidad de helmintos en tres especies de goodeidos (Pisces:Goodeidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- PETROCHENKO, I.V. 1956. Acanthocephala of domestic and wild animals. Vol 1. Academy of Sciences, USSR. 464 pp.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological Diversity. Wiley, New York.
- PINEDA, L.R. 1985. Infección por metacercarias (Platyhelminthes:Trematoda) en peces de agua dulce en Tabasco. Universidad y Ciencia. 2(4): 47-59.
- PONCIANO, R.M.G. 1986. Estudio taxonómico de los tremátodos de peces marinos y dulceacuicolas de México y América Central. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- PRICE, P.W. 1980. Evolutionary Biology of Parasites. Monographs in Population Biology 15. Princeton University Press. New Jersey. 237
- RAMOS, R.P. 1989. Estudio taxonómico de algunos tremátodos de vertebrados de la Presa Presidente Miguel Alemán, en Temazcal, Oaxaca, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- ROHDE, K. 1978. Latitudinal gradients in species and their causes. I. A review of the hypotheses explaining the gradients. Biol.Zbl. 97: 393-403.
- RIVERA, T.R. 1974. Análisis de las pesquerías en la laguna de Catemaco. Memorias del simposio sobre pesquerías en aguas continentales. Tuxtla Gtz. Chiapas. Tomo I. Inst. Nal. de Pesca. pp 245-258.
- SALGADO, M.G. 1978. Acantocéfalos de peces. IV. Descripción de dos especies nuevas de Neoechinorhynchus Hamann, 1892 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) y algunas consideraciones sobre este género. An. Inst. Biol. U.N.A.M. Ser. Zool. 51(1): 85-94.
- SALGADO, M.G., I.JIMENEZ G. and V.LEON R. 1992. Presence of Octospiniferoides chandleri Bullock, 1957 in Heterandria bimaculata from Catemaco, Veracruz and considerations about the acanthocephalans of freshwater fishes of México. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 87(1): 239-240.
- SPRUNT, A. and E.KNODER. 1980. Populations of wading birds and other colonial nesting species on the Gulf and Caribbean coasts of México. In: Proceedings Natural Audubon Society Symposium on the birds of México: their ecology and

- conservation. (Schaeffer, P.P. and Ehlers, S.M. Eds.) National Audubon Soc., Western Education Center. Cal. U.S.A. 3-16.
- STOCK, T.M. and J.C. HOLMES. 1987. Host specificity and exchange of intestinal helminths among four species of grebes (Podicipedidae). *Can. J. Zool.* 65: 669-676.
- VIDAL-MARTINEZ, V. 1988. Caracterización de la infracomunidad de helmintos del tubo digestivo de Cichlasoma urophthalmus Gunther, 1863 (Pisces: Cichlidae) en el estero de Celestún, Yucatán. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias, U.N.A.M. 97 pp.
- VIDAL-MARTINEZ, V. 1989. Comunidades de helmintos intestinales de Cichlasoma urophthalmus (Gunther, 1862) patrones de distribución en algunas localidades del sureste de México. Tesis Maestría C.I.N.V.E.S.T.A.V., Yucatán, México. 124 pp.
- VILLANUEVA, J.E. 1989. Identificación de helmintos del tracto digestivo del mono aullador (Alouatta palliata) en poblaciones silvestres. Tesis profesional. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Veracruzana.
- WISNIEWSKI, W.L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. *Acta Parasitol. Polon.* 6. 1-64.
- YAMAGUTI, S. 1961. *Systema helminthum*. Vol. III. The nematodes of vertebrates. Part I. Intersc. Pub. Inc., N.Y. 679 pp.
- YAMAGUTI, S. 1971. Sinopsis of the digenetic trematodes of vertebrates. Vol. 1 y 2. Keigaku Pub. Co. Tokio. 1794 pp.
- YAMAGUTI, S. 1975. A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates. Keigaku Pub. Co. Tokio. 590 pp.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. 718 pp.