



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"BIOGEOGRAFIA DE HELMINTOS PARASITOS DE PECES
DE LA FAMILIA GOODEIDAE
(PISCES: CYPRINODONTIFORMES) DEL CENTRO DE
MEXICO".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ANDRES MARTINEZ AQUINO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS:
BIOL. ROGELIO AGUILAR AGUILAR

2005



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

m. 343653



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Andrés Martínez Aquino

FECHA: 29 Abril 2005

FIRMA: [Signature]

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Biogeografía de helmintos parásitos de peces de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) del centro de México."

realizado por **Andrés Martínez Aquino**

con número de cuenta **9529594-9**, quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Biól. Rogelio Aguilar Aguilar

Propietario

Dr. Guillermo Salgado Maldonado

Propietario

M. en C. Raúl Contreras Medina

Suplente

M. en C. Norman Mercado Silva

Suplente

Biól. Alberto González Zamora

Consejo Departamental de Biología

[Signature]
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

DEDICATORIA

La verdad, es que el presente trabajo no hubiera sido posible si no existiera mi familia, por lo tanto, les dedico este trabajo.

A mi mamá Juanita Aquino por reflejarme toda la fortaleza de la humanidad.

A mi papá Mardomiano Martínez por enseñarme a luchar, valorar, ganar y vivir por y para la vida, ahora lo sé: "es la obligación del hombre".

A mi hermana Ma. Isabel, por ayudarme siempre sin titubear, gracias "Yery".

A mi hermano Daniel ("Koko"): hermano, gracias por la eterna paciencia y serenidad.

Los quiero mucho.

Reprinted from

THE INTERNATIONAL

JOURNAL OF CABULATION

Editors: Martínez-Aquino, A. & R. Aguilar-Aguilar.

VOL. 1 • No. 1. • May 2005

i-iv pp.

Acknowledgements of my "work-production"

MARTÍNEZ-AQUINO, A.

Щр

Work-production
Publishing

Printed in Mexico

INSTITUCIONES

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por proporcionarme toda la infraestructura para llevar a cabo este proyecto científico.

Al pueblo de México quien sostiene el espíritu de la UNAM.

Al programa de Becas de la Dirección General de Divulgación de la Ciencia, Museo de la Ciencia, UNIVERSUM, UNAM, período Abril 2002–Mayo 2004, que mantuvo vivo gran parte de este proyecto.

Al programa de Becas de Tesis de Licenciatura PROBETEL, período Julio-Diciembre de 2004, que le dio el último suspiro a este proyecto.

COLEGAS CIENTÍFICOS SINODOS

Con todo respeto, sinceridad y gran afecto al candidato a PhD. Rogelio Aguilar-Aguilar, por enseñarme a hacer “La Ciencia”, lo que es un equipo de trabajo, la infinita ayuda y compañía en las salidas al campo, despertarme en la carretera cuando era su copiloto, sus infinitos consejos y regaños, y por su extremada (por no decir enigmática) paciencia. Muchas gracias “Docto en la Ciencia”.

Con todo respeto, al Dr. Guillermo Salgado-Maldonado por darme la oportunidad de conocer y colaborar con su equipo de trabajo, pero más aun por brindarme su confianza y apoyo para realizar el presente trabajo, por su paciencia y capacidad de impulsar mi visión como científico, así como sus sabios consejos en este quehacer, gracias “Doc”.

Al candidato a PhD. Raúl Contretras-Medina por sus interesantes charlas biogeográficas que estuvieron acompañadas de una taza de café y bastantes cucharadas de endemismo.

Al candidato a PhD. Norman Mercado-Silva por su gran apoyo en el campo y por supuesto, por sus excelentes comentarios, colegas científicos como usted muy pocos, gracias “Doc”.

Al Biól. Alberto González-Zamora, por su gran apoyo en el manejo de las herramientas contemporáneas (ArcView, Winclada, Nona) y por filosofar acerca de la biogeografía histórica.

COLEGAS CIENTÍFICOS

A la M. en C. Araceli Zarate Aquino por su gran apoyo y comprensión durante mi estancia (y ausencia) en el Museo de la Ciencia, UNIVERSUM, UNAM, gracias “Maestra”.

A la Biól. Griselda Moreno-Navarrete, por atreverse en un principio a reclutarme como su alumno en el taller de parasitología, gracias Gris.

A la Biól. Guillermina Cabañas-Carranza por su exagerada paciencia para conmigo, por su gran apoyo en las salidas al campo y por compartir sus conocimientos taxonómicos de los helmintos, muchas gracias “Guillita”!!!.

Al M. en C. Eduardo Soto-Galera, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN), por enseñarme los conocimientos taxonómicos fundamentales de lo que son los peces goodeidos.

Al Dr. Edmundo Díaz-Pardo, de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ), por sus comentarios acerca del origen y clasificación de los goodeidos, y al M. en C. Joel Paulo-Maya, de la ENCB-IPN, por ayudarme en la identificación de las especies de peces.

Al Biól. Edgar Ávila-Luna del Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM (IE, UNAM), por su grande y valiosa ayuda en los datos de las localidades de muestreo, muchas gracias Edgar!!!

Al Biól. biogeógrafo Pablo Gesundheit del IE, UNAM, por sus valiosas charlas acerca de la biogeografía histórica y evolutiva de los goodeidos, que dieron, dan, y seguirán dando pauta a teorizar acerca de los patrones de distribución y la evolución entre goodeidos y sus helmintos parásitos, muchas gracias Pablo!!!

A las Dras. Marina Yolanda de la Vega-Salazar (IE, UNAM) y Petra Sánchez-Nava (Universidad Autónoma del Estado de México, UAEM) por proporcionarme tiempo e información para este proyecto.

Al Dr. John Lyons (Wisconsin Department of Natural Resources, Madison, USA), al Dr. Henry L. Bart, Jr. (Tulane Museum of Natural History) y a su alumno Mark, por apoyar en la infraestructura para este proyecto, muchas gracias “Doctors”.

Al Dr. Shane A. Webb (Department of Biology, North Georgia College and State University, Dahlonega, GA, USA), por permitirme utilizar las imágenes de la filogenia y área de distribución de los goodeidos.

Al Dr. Don G. Buth (University of California, Los Angeles, USA) por apoyar las salidas al río La Laja, Guanajuato.

A Daniel Martínez Aquino por su ayuda en la manipulación en el Photoshop 7 y 9, Corel Draw 10 y 12, y el manejo y asistencia a mi PC cuando esta moría, muchas gracias Koko!!!

COLEGAS CIENTÍFICOS (LABORATORY CREW)

A la Biól. Mirza P. Ortega-Olivares, por enseñarme a esforzarme a colaborar en equipo y los valiosos comentarios en cuanto a la dispersión de dilepídidos y nemátodos en relación con sus hospederos emplumados.

Al Biól. Carlos Mendoza-Palmero, por enseñarme el artístico trabajo de la “*principia taxonomica*” de “algunos” helmintos.

Al Biól. Jesús Guillermo Jiménez Cortes (memo El Pleke) por demostrarme que no es mala la pasión por los gusanos.

A la Biól. Miriam Erandi Reyna Fabián (La Muñe) por su especial apoyo en varias de las colectas del presente trabajo, y a la Biól. Guadalupe Lara (Lupita Peralta) por ayudarme en la búsqueda misteriosa de una tal "*Margotrema pequeñae*".

A la M. en C. Ana Sereno Uribe, y a las Biól. Nadhieli Resendiz y Balbina Pérez, por sus comentarios en cuanto a la pasión que nos une (los helmintos parásitos, por supuesto).

INFRAESTRUCTURE

A toda la infraestructura de la estación biológica de Chamela (Jalisco); al equipo de practicas de campo de la Facultad de Ciencias, UNAM, y a sus excelentes choferes Don Chema y Don Doroteo.

Al excelente personal de la biblioteca del Instituto de Biología, UNAM: Gina, Andrés y Miguel, así como a la Sra. Alicia (multicopista) por su pulcro trabajo, en verdad muchas gracias!!!

A los pescadores que encontré durante mi expedición en el campo, "El Charrito" en el Lago de Chapala, Jalisco; "Los" del manantial la Mintzita, Michoacán; a los niños de la calle "El Charal" y "anónimo", y al Biól. Martín Aguilar (El timy) en el lago de Chapultepec, Cd. de México, a Mario Cabañas por el soporte técnico de la instalación del laboratorio en su casa (Torreón, Coahuila), y a Mariana Reyna por su ayuda en la colecta y disección de peces.

Al equipo de trabajo de Eoin Colfer: Mantillo Mandíbulas (El gnomo), Capitana Canija (La elfa), Mayordomo (El guardaespaldas) y Artemisa Fowl (El niño genio) por relajarme y quitarme los estorbosos momentos denominados "estrés".

A mi bicicleta "Tigra Turbo" que cayó en las manos de algún pillo durante la gran batalla de la "work-production".

FAMILIAR ACKNOWLEDGMENTS

A todos mis familiares que me alentaron en cuanto al estudio (saben quienes son ustedes). A mi tío Dagoberto Aquino por participar en la infraestructura de campo. A mis primos los "Aquinos" y los "Martínez", ya habrá tiempo para citarlos a todos bola de ca.....bulas.

FRIENDSHIP ACKNOWLEDGEMENTS

A mis grandes amigos y por supuesto, miembros honorarios del H. H. Consejo Interno: Sandra Pompa Mancilla (Sandra Punk), Alfredo Ulises Ruiz Díaz (Smuty), Fernando Camacho Rico (Fernando Tovalo), Esteban Bénitez (Patitas levanto), Pablo Piña (el Pablo Piña Preguntas), gracias hermanos, por ayudarme a encontrar mi camino.

A mis viejos amigos: Ángel Arontes Romero (el lágrimas lloronas) e Israel Ramírez Araíza (Alvín ardilla), porque sé que algún día tendrán tiempo para leer a lo que llamo “La work-production”.

A mis no tan viejos amigos: Bruno Bernal, Eric (ñerik), Omar (Activista), Iván (cafeta), Gabriela García Besne, Jorge (Peter de “Histo”), David (Resort, también de “Histo”), Susette Támez Cruz, Ángel Amorfo, Araceli Argüelles, Adni, Iris (Chirris), Rene Beamonte (El cuatro rastas), Fabricio Villalobos, y por que estoy seguro que me faltan más de 100 y son pocas las páginas del presente trabajo, ya saben, cuantos y quienes son ustedes amigos.

SPECIAL GIRL IN MY LIFE

A Jocelyn Durán Murrieta (Burbuja), por apoyarme en la colecta y búsqueda de los helmintos de *Girardinichthys viviparus* en el Lago de Chapultepec, Cd., México. Burbuja, siempre me apoyaste en este trabajo en cualquier circunstancia, desde la más superflua hasta la más extrema. Me has enseñado a cuestionar al método científico desde una perspectiva lógica y abierta a nuevas posibilidades. ¿Sabes?, tú eres el manantial de mi inspiración que aflora mis sueños y humecta mis realidades, me irradias una fuente de energía inexplicable (¡mágica!) que me impulsa para llevar a cabo miles de proyectos, sabes que nunca terminaría de escribir todo lo que siento por ti en este párrafo fugaz...gracias por estar conmigo.

Ante todo,
gracias a la magia llamada Dios
que se encuentra en cada célula de la naturaleza,
¿y por qué no?
en los gusanos denominados
helmintos parásitos y sus hospederos, los peces goodeidos...

BIOSKETCH

Andrés Martínez Aquino (“guerrero”) es co-autor del sistema de clasificación de “chikybeib’s” (categorías síle, nole, súper, con toda la furia, de cuates, entre otros), autor y modificador de los cantos “guuh juuu!” (victorioso) y uhhh vale uhhh (de uhhh vale uhhh), respectivamente, así como autor del característico y trascendental *bshiu bshiu*. Hasta la fecha a propuesto más de 20 seudónimos para colegas científicos, y es uno de los fundadores de The International Journal of Cabulation. Actualmente participa en el proceso de estrujamiento para la culminación de tres work-production’s: una de licenciatura, una de maestría y una de doctorado.

Lo mejor de la ciencia no consiste
en modelos matemáticos y experimentos,
como los libros de texto dan a entender.

Éstos vienen después.

Surge vigoroso de un modo de pensar más primitivo,
en el que la mente del cazador
teje ideas a partir de hechos viejos y metáforas nuevas
y las imágenes locas y desordenadas
de las cosas que se han visto recientemente.

Avanzar es urdir nuevas pautas de pensamiento,
que a su vez dictan el diseño de modelos y experimentos.

Fácil de decir, difícil de lograr.

Edward O. Wilson, 1994. La diversidad de la vida.

RESUMEN

Este trabajo aborda algunos aspectos biogeográficos de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae, en él se proponen hipótesis sobre las causas de la distribución actual de las especies especialistas de helmintos de estos peces en sistemas hidrológicos del centro-occidente de México, y se abordan objetivos secundarios como: I. Recabar la información bibliográfica y aportar datos originales de nuestros propios muestreos para elaborar un inventario helmintológico de los goodeidos; II. Determinar el área de distribución actual de las especies especialistas de helmintos para goodeidos; III. Proponer una hipótesis general de las relaciones entre los sistemas hidrológicos del centro-occidente de México basado en la distribución geográfica de los helmintos parásitos de goodeidos; IV. Identificar centros de endemismo con base en el área de distribución geográfica de las especies especialistas de helmintos para goodeidos.

En este trabajo se exponen cuatro capítulos en los que se trata cada uno de los objetivos particulares mediante la aplicación de un enfoque de la biogeografía contemporánea aplicando diferentes métodos, a saber: método de propincuidad media (MPM); análisis de simplicidad de endemismos (PAE), y un análisis preliminar de endemismos con el método de cuadrícula e índices cuantitativos denominados de endemismo ponderado y de endemismo ponderado corregido.

El registro helmintológico de los goodeidos incluyó 38 especies. Por primera vez se realizó un examen helmintológico para nueve especies duplicando de esta manera el número de peces goodeidos que cuentan con registro helmintológico. De las 22 especies de helmintos registradas en nuestros muestreos, siete constituyeron nuevos registros para esta familia. Tres taxones se identificaron como especies especialistas, en otras tres aún existen problemas taxonómicos que impiden adjudicarles correctamente esta categorización.

Los resultados que obtuvimos del MPM definieron una distribución amplia y disyunta de *Margotrema bravoae*. A partir de esta, se plantea una hipótesis que relaciona el área de distribución de goodeidos y la historia geológica del centro de México para explicar el área de distribución de *M. bravoae*. Por otra parte, se corroboró la distribución amplia de *Rhabdochona lichtenfelsi* principalmente en afluentes del Río Lerma.

Los resultados del PAE sugieren que los cuerpos de agua de Durango, el río Ayuquila, y el río Lerma sumado a afluentes de los ríos Balsas y Santiago, se encuentran relacionados con base en taxones endémicos y especialistas de la familia Goodeidae. Esta relación es congruente con la historia hidrogemorfológica del centro de México.

Se proponen tres centros de endemismo para taxones helmintológicos con base en el método de la gradilla, la propinquidad media y el índice de endemismo ponderado corregido. Estos centros se ubican en la parte centro-occidental de México (río Ayuquila y manantial El Rincón, Jalisco), en el Lago de Pátzcuaro y en el manantial La Mintzita, Michoacán.

Los métodos biogeográficos aplicados en el presente estudio, proporcionan bases sólidas para identificar los procesos históricos que se han dado en las asociaciones parásito-goodeido sobre el escenario particular del centro de México.

ABSTRACT

Biogeographic analyses based on helminth parasites of freshwater fishes of the family Goodeidae, were applied to postulate general hypotheses to explain their current distribution in hydrological systems of west-central Mexico. I.- Present an inventory of helminth parasites of goodeid fishes, based on previously published data and our own research; II.- Determine the current distribution of specialist helminth species for these fishes; III.- Postulate a general hypothesis for the relationship between hydrological systems in west-central Mexico, based on distribution data of the helminth parasites of goodeids; IV.- Detect centers of endemism of specialist helminth parasites of goodeids based on an analysis of distributional data of these taxa.

Each particular objective is discussed on a specific chapter, where a particular method of the contemporary biogeography was applied.

The helminthological record of goodeids includes 38 species. Nine goodeid species were examined for the first time. Seven helminth species are presented as new record for these fishes. Three taxa are considered specialists for goodeids, although three others, will probably be included in this categorization.

The results from propinquity method (MPM) suggest a wide and discontinuous distribution for *Margotrema bravoae*, which is strongly related with the geological history of Mexico. On the other hand *Rhabdochona lichtenfelsi* present a wide discontinuous distribution on the Lerma rivers and its tributaries.

Parsimony analysis of endemicity (PAE), suggest that the water bodies of Durango, the Lerma river plus tributaries of the Balsas, Santiago, and the Ayuquila rivers, are related for the endemic and specialist helminth taxa for fishes of the family Goodeidae, and is congruent with the hidrogeomorphology on central Mexico.

Three centers of endemism for helminth taxa are suggested using the grid system, along with the propinquity method media and the index of corrected weighted endemism. The centers are located in west-central Mexico (Ayuquila river and spring El Rincón, Jalisco), in the Lago de Pátzcuaro, and in La Mintzita spring in Michoacán.

The biogeographic methods applied in this work provide a solid base to identify historic processes that have occurred in parasite-goodeid associations in Central Mexico.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
Biogeografía.....	4
Estudios de biogeografía en helmintos parásitos de México.....	5
La familia Goodeidae.....	6
Estudios helmintológicos de la familia Goodeidae.....	7
Justificación y objetivos.....	7
ÁREA DE ESTUDIO	9
CAPÍTULO I. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)	
Resumen.....	11
Introducción.....	11
Material y Método.....	12
Resultados.....	14
Discusión.....	15
Conclusiones.....	19
CAPÍTULO II. Areografía de <i>Margotrema bravoae</i> y <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>, helmintos parásitos especialistas de la familia Goodeidae (Pises: Cyprinodontiformes)	
Resumen.....	39
Introducción.....	39
Material y Método.....	42

Resultados.....	43
Discusión.....	43
Conclusiones.....	47
CAPÍTULO III. Aplicación del Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) en sistemas hidrológicos del centro de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)	
Resumen.....	56
Introducción.....	56
Material y Método.....	59
Resultados.....	60
Discusión.....	61
Conclusiones.....	65
CAPÍTULO IV. Análisis preliminar de centros de endemismo basado en helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)	
Resumen.....	73
Introducción.....	73
Material y Método.....	76
Resultados.....	77
Discusión.....	78
Conclusiones.....	81
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	86
REFERENCIAS.....	91
APÉNDICES.....	112

INTRODUCCIÓN

Biogeografía

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que estudia la distribución de los seres vivos tanto en el tiempo como en espacio, considerando los diversos factores que dieron lugar a tal distribución. Básicamente esta disciplina presenta dos vertientes: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica (Morrone *et al.*, 1996).

La biogeografía ecológica es el estudio de los patrones de distribución en términos de interacciones entre organismos y el efecto de los factores externos del ambiente (incluido el efecto de interacciones biológicas) que actúan a escala local, a nivel poblacional y de comunidades, sobre la distribución geográfica de estas, operando en una escala de tiempo actual o en el pasado reciente (Myers y Giller, 1988; Morrone *et al.*, 1996; Ruggiero, 2001). La biogeografía histórica estudia los patrones de distribución de los organismos en el espacio y en el tiempo geológico de acuerdo a explicaciones históricas (procesos evolutivos y geológicos) que los han producido (Rosen, 1988a; Morrone y Crisci, 1995; Morrone *et al.*, 1996; Humpries y Parenti, 1999; Llorente *et al.*, 2001).

Actualmente, la biogeografía histórica incluye tres enfoques para explicar la distribución de los seres vivos: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística. Las ideas dispersalistas propuestas por Darwin y Wallace a mediados del siglo XIX son las más antiguas de esta disciplina (Contreras-Medina *et al.*, 2001), y trabaja con taxones individuales considerando que son los organismos los que se dispersan sobre una geografía estable. La panbiogeografía fue propuesta por Croizat (1958) y se fundamenta en la construcción de trazos individuales de un conjunto de diferentes taxones (trazo generalizado) y se busca el solapamiento de las localidades disyuntas en donde se han registrado las distintas especies. Por último, en la década de los setenta, a partir de la combinación de la panbiogeografía con la sistemática filogenética surge la biogeografía cladística, la cual parte del reconocimiento de las áreas de endemismo como unidades de estudio utilizando las localidades donde se han registrado las especies para establecer relaciones entre las áreas de endemismo y la genealogía de los taxones. En orden metodológico, primero se hace sistemática y después biogeografía (Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

La forma de explicar la distribución de los organismos en tiempo y espacio se basa en dos hechos principales: la dispersión y la vicarianza, si bien los cambios en la distribución también

pueden variar debido a las extinciones locales y regionales de los taxones, así como en la aparición de nuevas especies o variedades. La dispersión ocurre cuando individuos de una población amplían su área de distribución al colonizar nuevas localidades cruzando una barrera ya sea por la vagilidad de los propios organismos (dispersión activa) o bien, por la acción de un agente externo sobre los organismos (dispersión pasiva). La vicarianza se explica en dos fases: una de movilismo, en la cuál los organismos amplían su área de distribución mediante sus propios medios de dispersión y otra de inmovilismo, en la cuál surge una barrera que separa las áreas, provocando el aislamiento de poblaciones, que es necesario para la diferenciación subsecuente del taxón (Croizat, 1958).

La biogeografía histórica se basa en el contexto de Croizat (1964): “Tierra y biota evolucionan juntas”; por lo tanto, la vicarianza representa el proceso causal primario en la biogeografía histórica, mientras que la dispersión puede ser un fenómeno secundario.

Estudios de biogeografía en helmintos parásitos de México

Los estudios de biogeografía de helmintos parásitos en México son escasos. Algunos trabajos denominados biogeográficos solo se limitan a comentarios empíricos (Pérez y Choudhury, 2002; Pérez, 2003). Hasta la fecha, cinco publicaciones sobre helmintos aplican verdaderos análisis cuantitativos y sistemáticos entre los taxones y las áreas de estudio para identificar sus posibles relaciones históricas y patrones naturales de distribución (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b, en prensa a, b; Pérez y Choudhury, 2005).

La familia Goodeidae

La familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) es un grupo monófilético de peces dulceacuícolas que se ha diversificado en relación con la historia geomorfológica del Altiplano Mexicano y Suroeste de Estados Unidos de Norteamérica (Webb *et al.*, 2004).

Actualmente la familia Goodeidae se divide en dos subfamilias: Goodeinae y Empetrichthyinae (*sensu* Parenti, 1981). Los Goodeinae son un grupo de especies de peces dulceacuícolas vivíparos endémicos del Centro de México (Webb *et al.*, 2004). La subfamilia Goodeinae incluye 37 especies pertenecientes a 16 géneros restringidos principalmente al Altiplano Mexicano (Berra, 2001; Webb *et al.*, 2004; Gesundheit, 2004). Estas especies se encuentran distribuidas en los sistemas hidrológicos de los ríos Mezquital, Lerma, Santiago, parte

alta del río Pánuco, parte del río Balsas, Cuenca de México y un grupo se localiza en el río Ayuquila y afluentes de este sistema hidrológico en la vertiente del Pacífico (Lyons y Mercado-Silva; 2000; de la Vega-Salazar, 2003a; Doadrio y Domínguez, 2004; Gesundheit, 2004; Webb *et al.*, 2004). Existen evidencias de una distribución más amplia en la Cuenca de México para el periodo Postclásico entre los años 900 y 1521 (Espinosa-Pineda, 1996).

La subfamilia Empetrichthyinae, incluye cuatro especies de peces ovíparos agrupados en dos géneros: *Crenichthys* y *Empetrichthys*. Esta subfamilia presenta una distribución restringida a una pequeña zona al suroeste de los Estados Unidos de Norteamérica que pertenece a la Gran Cuenca (Parenti, 1981; Webb *et al.*, 2004).

La teoría mejor aceptada acerca del origen de los goodeidos es la propuesta por Parenti (1981) con base en datos morfológicos, la cuál es apoyada por distintos autores al aplicar diferentes métodos biogeográficos, genéticos y moleculares (Miller y Smith, 1986; Minckley *et al.*, 1986; Grudzien *et al.*, 1992; Grant y Riddle, 1995; Webb, 1998; Webb *et al.*, 2004; Gesundheit, 2004; Doadrio-Domínguez, 2004). Esta teoría propone que la divergencia de las dos subfamilias de goodeidos (Goodeinae y Empetrichthyinae), ocurrió en sistemas hidrológicos del norte de México debido al incremento de desecaciones graduales durante el Terciario Medio hace 16.8 m. a. desplazándose los goodeinos hacia el sur de México y los empetrichtinos hacia el suroeste de Estados Unidos de América. El primer evento que causa la diferenciación de las principales subfamilias Goodeinae y Empetrichthyinae se encuentra relacionado con la formación del desierto de Sonora durante el Terciario hace 11.5 m. a. (Webb, 1998). Miller y Smith (1986) también sugirieron que en esta era comenzó la separación de la biota a causa de las fallas sufridas en el Altiplano Mexicano, el Golfo de California y Sur de California. De este modo, la distribución de la subfamilia Empetrichthyinae en el Sur de California y Nevada sugiere una ancestría común con taxones del suroeste de Estados Unidos de América (Miller y Smith, 1986).

Actualmente varias especies de goodeidos de México, se consideran extintas o en peligro de extinción. Esta situación es especialmente notoria dentro de la cuenca del Lerma (Díaz-Pardo *et al.*, 1993; Webb y Miller, 1998; SEMARNAT, 2002; de la Vega-Salazar, 2003a, b; de la Vega-Salazar *et al.*, 2003a, b).

Estudios helmintológicos de la familia Goodeidae en México

Los helmintos parásitos de la familia Goodeidae han sido poco estudiados, la mayoría de los trabajos publicados consisten en registros y descripciones taxonómicas de helmintos (Lamothe-Argumedo, 1970; Peresbarbosa-Rojas *et al.*, 1994; Caspeta-Mandujano, 1996; Sánchez-Álvarez *et al.*, 1998; Scholz y Salgado-Maldonado, 2000, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003; Pérez *et al.*, 2000; Pérez, 2001; Mejía-Madrid y Pérez, 2003; Martínez-Aquino *et al.*, 2004; Sánchez-Nava *et al.*, 2004; Pineda-López *et al.*, 2005).

Justificación y objetivos

Los estudios recientes sobre helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en distintas cuencas hidrológicas de México (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b) indican que la composición de las comunidades de helmintos en diferentes especies de hospederos incluyen especies con amplia distribución geográfica, y otras especies con distribución muy restringida (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b, en prensa a, b). Esto se observa en el Altiplano Mexicano, donde los ríos Lerma y Santiago han sido considerados centros de endemismo (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b).

Algunas especies de helmintos, presentan una relación ecológica estrecha y cercana a las familias de peces dulceacuícolas que les sirven de hospederos en todo su intervalo de distribución, como en los cíclidos tropicales y los carácidos (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004a). Por otra parte, la especificidad hospedatoria es determinante en la composición de las comunidades de helmintos en algunos peces tropicales, y puede explicar los patrones de distribución geográfica de algunas especies de helmintos parásitos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b).

En el caso de los peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae, existen evidencias sobre la conformación de sus comunidades helmintológicas que permiten suponer que entre estos peces y sus helmintos parásitos existe una estrecha relación evolutiva con la historia geomorfológica del Altiplano Mexicano (Pérez *et al.*, 2000; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005). Esta distribución restringida ofrece una excelente oportunidad para estudiar su helmintofauna y determinar si en estos helmintos parásitos es posible reconocer patrones de distribución geográfica para compararlos con los descritos previamente para otros grupos

biológicos. Considerando lo anterior, el presente trabajo tiene como objetivo principal abordar algunos aspectos biogeográficos de los helmintos parásitos de goodeidos y proponer hipótesis sobre las causas que explican la distribución actual de las especies especialistas de helmintos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae en sistemas hidrológicos del centro-occidental de México. Como objetivos secundarios se busca:

I. Recabar la información bibliográfica especializada publicada, así como aportar datos originales de nuestros propios muestreos, para elaborar un inventario helmintológico de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae.

II. Determinar el área de distribución actual de las especies especialistas de helmintos de goodeidos.

III. Proponer una hipótesis general de las relaciones de los sistemas hidrológicos del centro-occidental de México basado en las áreas de distribución geográfica de los helmintos parásitos de goodeidos.

IV. Identificar centros de endemismo utilizando el área de distribución geográfica de especies especialistas de helmintos de goodeidos.

Para alcanzar estos objetivos, el presente trabajo expone cuatro capítulos en los que se trata a cada uno de los objetivos particulares con un método específico de la biogeografía contemporánea.

ÁREA DE ESTUDIO

Desde una perspectiva biogeográfica, el área central de México está incluida en cinco provincias biogeográficas: el Altiplano Mexicano Sur; la Sierra Madre Oriental; el Eje Neovolcánico; la Depresión del Balsas y las Costas del Pacífico (ver Figura A) (ver Morrone *et al.*, 1999, 2002). Estas cinco provincias biogeográficas se ubican entre los paralelos 18° 30'-24° 30' N y los meridianos 98° 30'-105° 00' W. El área aproximada que cubren estas provincias en el Centro de México es de 267 000 Km² y sus altitudes varían desde 100-200 m.s.n.m. hasta los 5000 m.s.n.s.m. (López-Ramos, 1982; Challenger, 1998; Ferrusquía-Villafranca, 1998).

El panorama fisiogeográfico del centro de México incluye cadenas montañosas distribuidas en el Eje Neovolcánico y mesetas intermontadas y plegadas en la Sierra Madre Oriental, así como formaciones elevadas casi planas en el Altiplano Mexicano Sur (López-Ramos, 1982; Challenger, 1998; Ferrusquía-Villafranca, 1998).

Los sistemas hidrológicos que drenan el centro de México atraviesan distintos estados. Son numerosos los ríos y las regiones hidrográficas que se encuentran, entre ellos, los más importantes son el Lerma, Santiago, San Pedro, Cutzamala, Balsas y sus afluentes, y el Santa María (ver Figura B). Algunas depresiones locales se han convertido en cuencas endorréicas que formaron lagos como el de Chapala, Pátzcuaro, Cuitzeo, Yuriria, Zacapu, Zempoala y los de la cuenca de México como el de Chapultepec y Xochimilco, entre otros (López-Ramos, 1982; Aguayo-Camargo *et al.*, 1989; Challenger, 1998; Ferrusquía-Villafranca, 1998). En esta región central de México también se encuentran manantiales como el de la Mintzita, Michoacán, el Toboso, Durango y el Rincón, Jalisco, además de embalses artificiales, bordos y presas de distinta magnitud.

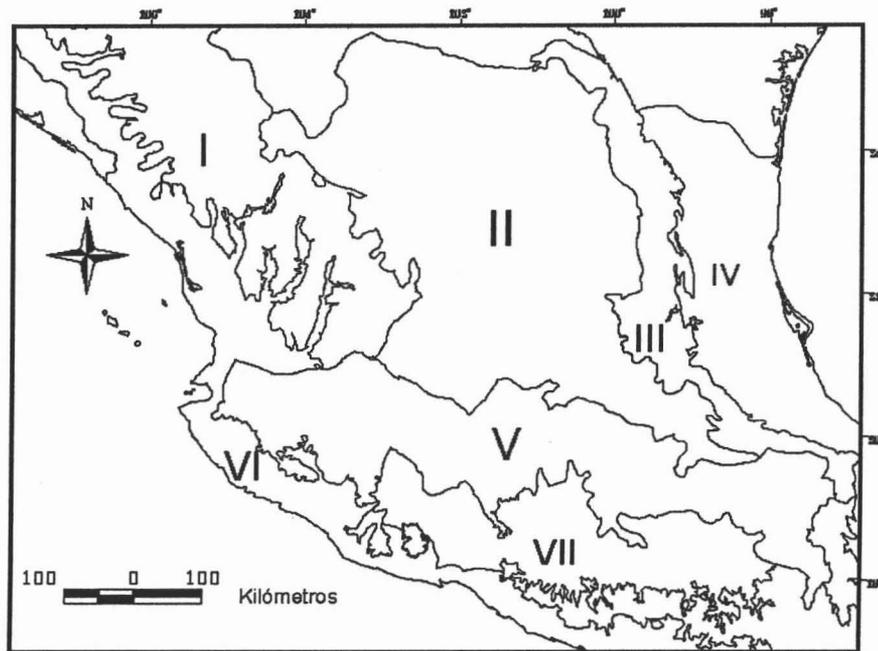


Figura A. Provincias biogeográficas del centro de México (de acuerdo con Morrone *et al.*, 1999, 2002). I = Sierra Madre Occidental; II = Altiplano Mexicano Sur (Zacatecano-Potosino); III = Sierra Madre Oriental; IV = Golfo mexicano; V = Eje Neovolcánico; VI = Costa del Pacífico; VII = Depresión del Balsas (mapa tomado de Conabio, 1998).

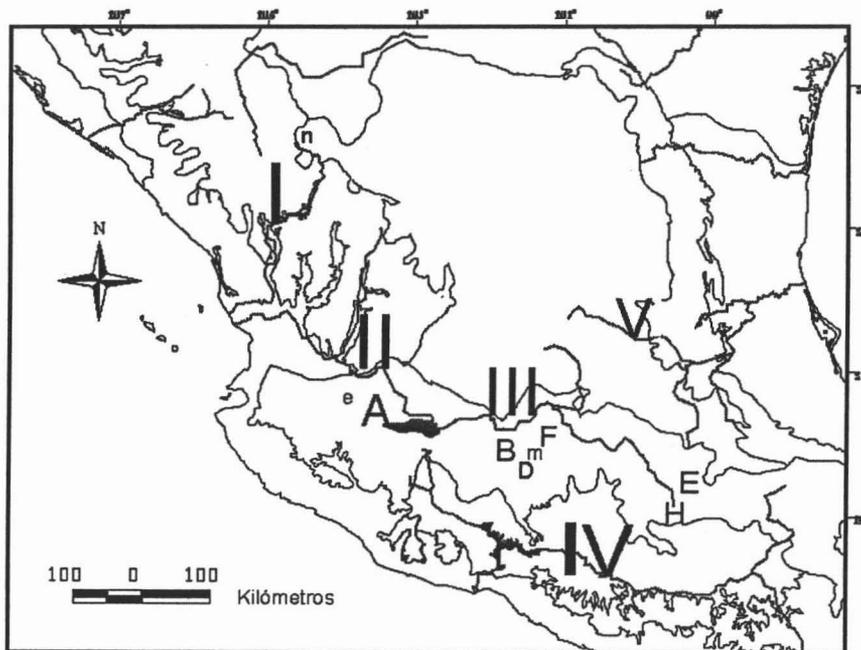


Figura B. Mapa de los ríos, lagos y manantiales del centro de México (mapa tomado de Conabio, 1998). **Ríos:** I = San Pedro; II = Grande de Santiago; III = Lerma; V = Balsas y; VI = Santa María. **Lagos:** A = Lago de Chapala; B = Lago de Zacapu; D = Lago de Pátzcuaro; H = Lago de Zempoala; E = Lago de Chapultepec y; F = Lago de Cuitzeo. **Manantiales:** n = El Toboso; e = El Rincón y; m = La Mintzita.

CAPÍTULO I. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)

Resumen: Se presenta un inventario de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae del centro de México. El registro helmintológico incluye 13 especies de tremátodos (siete adultos y seis metacercarias), dos de monogéneos, diez de céstodos (dos adultos y ocho metacéstodos), 12 de nemátodos (cinco adultos y siete larvas) y una de acantocéfalo (cistacanto). Se observa un predominio de tremátodos, nemátodos y céstodos (en este orden), así como una escasez de monogéneos y acantocéfalos. El número de especies encontradas en estadíos larvarios (22 especies ó 61%) es mayor que el de adultos (16 especies ó 39%). Así también hay más especies alogénicas (21 especies ó 57%) que autogénicas (17 especies ó 43%). *Margotrema bravoae*, *Rhabdochona lichtenfelsi* y *Rhabdochona ahuehuellensis* son especies endémicas y especialistas de la familia Goodeidae del centro de México. El tremátodo *Centrocestus formosanus*, el monogéneo *Gyrodactylus* cf. *elegans*, el nemátodo *Pseudocapillaria tomentosa* y el céstodo *Bothriocephalus acheilognathi* son especies introducidas a la región. Se reconocen dos características de la helmintofauna de goodeidos: (1) un predominio de nemátodos, tremátodos y céstodos, junto con una escasez de monogéneos y acantocéfalos; y (2) un mayor número de especies alogénicas. Ambas características se habían registrado anteriormente para la helmintofauna de peces dulceacuícolas de México. El presente estudio es el inventario helmintológico más actualizado hasta la fecha para goodeidos e incluye nueve nuevos registros de hospederos.

Introducción

Los peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) incluyen dos subfamilias: Empetrichthyinae y Goodeinae (*sensu* Parenti, 1981). Los Goodeinae son un grupo de peces dulceacuícolas vivíparos endémicos del centro de México (Webb *et al.*, 2004). La subfamilia Goodeinae incluye 37 especies pertenecientes a 16 géneros restringidos principalmente al Altiplano Mexicano (Berra, 2001; Webb *et al.*, 2004). Estas especies se encuentran distribuidas en los sistemas hidrológicos de los ríos Lerma y Santiago, parte alta del río Pánuco y parte del río Balsas, un lago artificial en la Cuenca de México y un grupo se localiza en el río Ayuquila y afluentes de este sistema hidrológico en la vertiente del Pacífico (Miller y

Smith, 1986; Webb, 1998; Lyons y Mercado-Silva, 2000; de la Vega-Salazar, 2003b; Gesundheit, 2004; Doadrio y Domínguez, 2004; Webb *et al.*, 2004). Varias especies de esta familia en México se consideran extintas o en peligro debido al fuerte impacto de las actividades antropocéntricas (Díaz-Pardo *et al.*, 1993; SEMARNAT, 2002; de la Vega-Salazar, 2003a, b; de la Vega-Salazar *et al.*, 2003a, b).

Los helmintos parásitos de la familia Goodeidae han sido poco estudiados, la mayoría de los trabajos publicados consisten en registros y descripciones taxonómicas de helmintos (Lamothe-Argumedo, 1970; Peresbarbosa-Rojas *et al.*, 1994; Caspeta-Mandujano, 1996; Sánchez-Álvarez *et al.*, 1998; Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Pérez *et al.*, 2000; Pérez, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003; Mejía-Madrid y Pérez, 2003; Martínez-Aquino *et al.*, 2004; Sánchez-Nava *et al.*, 2004; Pineda-López *et al.*, 2005).

El objetivo de este capítulo es recabar la información bibliográfica especializada publicada, así como aportar datos originales de nuestros propios muestreos, para elaborar un inventario helmintológico de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae.

Material y Método

Utilizando los registros publicados sobre la fauna helmintológica publicada de los peces de la familia Goodeidae y datos originales aportados de este trabajo se preparó un listado helmintológico. La mayor parte de la información se validó taxonómicamente mediante el estudio morfológico de ejemplares, actualizando las sinonimias e incluyendo únicamente registros publicados.

Entre marzo de 2003 y enero de 2004 se realizaron 17 muestreos en 14 localidades ubicadas en seis sistemas hidrológicos del centro de México (ver Figura 1.1). En total se examinaron 490 peces de 14 especies de goodeidos (Tabla 1.1).

Los peces fueron recolectados con un chinchorro de 3 m de longitud y 1/2 pulgada de luz de malla o con un equipo de electropesca de corriente directa, se transportaron vivos al laboratorio para su examen helmintológico, que se realizó dentro de las 24 horas posteriores a su captura. Para cada uno de los peces se tomaron la longitud total, longitud patrón y altura máxima (en milímetros), el peso (en gramos) y el sexo (determinado por inspección directa de las gónadas).

La obtención de helmintos se realizó mediante un examen helmintológico general de los peces con microscopio estereoscópico. El examen externo incluyó la superficie general del cuerpo, ojos, gonoporo, opérculos, orificios del cuerpo (boca y ano) y aletas (anal, caudal, dorsal, pectorales y pélvicas). El primer paso en el examen general fue la búsqueda de monogéneos, que se realizó inmediatamente después del sacrificio de los hospederos. Los arcos branquiales y las aletas se separaron y se colocaron en cajas de Petri con agua del medio y se examinaron con la ayuda de pinceles y agujas de disección bajo microscopio estereoscópico. El examen interno se realizó haciendo un corte longitudinal en el pez desde el ano hasta la altura de las aletas pectorales, prolongándose hasta la boca y separando los diferentes órganos de la cavidad del cuerpo, que después fueron colocados por separado en cajas de Petri con solución salina al 0.75%. Todos los helmintos fueron contados y separados *in situ* con ayuda de pinceles.

Los tremátodos, monogéneos y céstodos se fijaron en formol al 4% caliente, posteriormente se conservaron en viales con formol al 4% limpio. Además, con los monogéneos y metacéstodos se realizaron preparaciones semipermanentes fijadas de acuerdo al método descrito por Mendoza-Franco *et al.* (2003), lo que permitió el estudio de las estructuras esclerotizadas. Los ejemplares se colocaron entre porta y cubre objetos aplanando ligeramente y sellando con barniz, aplicando picrato-amonio por las orillas del cubreobjetos dejando que penetrara por capilaridad (Mendoza-Franco *et al.*, 2003).

Los nemátodos se fijaron en formol salino al 4% caliente, después se colocaron en viales y se conservaron en este mismo fijador hasta su estudio. Después de ser identificados taxonómicamente se conservaron en alcohol al 70%.

Los acantocéfalos se colocaron en agua destilada y se refrigeraron entre 12 a 24 hrs. para que evertieran la proboscis, después se fijaron por aplanamiento ligero con formol caliente al 4% durante 24 hrs. Se desmontaron y se lavaron en alcohol al 70% para su posterior procesamiento.

Con excepción de los nemátodos, todos los helmintos recolectados se tiñeron y con ellos se realizaron preparaciones permanentes para su estudio morfológico y determinación taxonómica. Las técnicas de tinción y colorantes utilizados en el presente trabajo se refieren en el Apéndice III.

Una vez teñidos los ejemplares, se deshidrataron en una serie de alcoholes graduales hasta alcohol etílico absoluto, se aclararon en salicilato de metilo y se montaron en bálsamo de Canadá

para hacer preparaciones totales permanentes con las cuales se llevó a cabo el estudio morfológico.

Los nemátodos se estudiaron mediante aclaramiento en preparaciones semipermanentes. Se aclararon en una serie progresiva de solución glicerina/agua destilada (1:20, 1:15, 1:10, 1:5, 1:2) calentando en una platina de temperatura regulada a 44°C hasta su evaporación, con dos cambios de glicerina en cada paso (Moravec, 1998).

Con el material procesado y montado, se realizó el estudio morfométrico, que incluyó la medición de los organismos con la ayuda de un ocular calibrado milimétricamente y con un analizador de imágenes Zeiss 3.0. La determinación taxonómica de las especies se realizó con las claves y literatura especializada para cada grupo.

La infecciones fueron caracterizadas en los términos de prevalencia (porcentaje de hospederos parasitados con una especie dada de parásito) e intensidad promedio (promedio aritmético del total de parásitos de una especie recolectados en una muestra entre el total de hospederos infestados) según el criterio de Margolis *et al.* (1982). De acuerdo con Esch *et al.* (1988) se distinguieron especies autogénicas (las que completan su ciclo de vida dentro del cuerpo de agua, en hospederos acuáticos) y alogénicas (que completan su ciclo de vida fuera del cuerpo de agua, principalmente en aves).

Resultados

Se registró un total de 38 especies de helmintos parásitos para 18 especies de goodeidos (ver Tablas 1.1 y 1.2). Por primera vez se realizó un examen helmintológico para nueve especies de goodeidos. De las 22 especies de helmintos registradas en nuestros muestreos, siete constituyen nuevos registros para esta subfamilia. Los cuerpos de agua muestreados corresponden primordialmente a ríos y arroyos, aunque también se obtuvieron peces de algunos cuerpos de agua lénticos como manantiales, presas y lagos (ver Tabla 1.3).

El registro helmintológico incluye 13 especies de tremátodos (siete adultos y seis metacercarias), dos de monogéneos, diez de céstodos (dos adultos y ocho metacéstodos), 12 de nemátodos (cinco adultos y siete larvas) y una larva de acantocéfalo (cistacanto). Se observa un predominio de tremátodos, nemátodos y céstodos (en este orden), así como una escasez de monogéneos y acantocéfalos.

De las 38 especies de helmintos registradas, 21 (57%) fueron formas larvarias alogénicas cuyos adultos maduran principalmente en aves, en tanto que las 17 (43%) restantes son autogénicas. El número de estadios larvarios (22 especies o 61%) es mayor que el de adultos (16 especies o 39%). Las prevalencias más altas se registraron en dos especies autogénicas y dos alogénicas respectivamente: *Salsuginus* sp., *Rhabdochona lichtenfeldsi*, *Tylodelphys* sp., y *Posthodiplostomum minimum*. Las metacercarias de *P. minimum* y el céstodo adulto *Botriocephalus acheilognathi* fueron los helmintos de mayor distribución entre los goodeidos del centro de México presentándose en 14 y ocho hospederos respectivamente. Se reconocen tres especies endémicas y especialistas para la familia Goodeidae: *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfeldsi* distribuidas principalmente en la cuenca del Lerma, en siete y 11 hospederos respectivamente; y *Rhabdochona ahuehuellensis*, la cual únicamente se ha registrado en la cuenca del Río Balsas en una sola especie de hospedero. Se presentan dos nuevos registros de tremátodos (*Margotrema* sp. y Haploporidae gen. sp.) y uno de monogéneo (*Salsuginus* sp.) como posibles especies especialistas de goodeidos. Se proporciona el registro helmintológico para 14 nuevas localidades (ver Tabla 1.4). La metacercaria *Centrocestus formosanus*, el monogéneo *Gyrodactylus* cf. *elegans*, el céstodo *B. acheilognathi* y el nemátodo *Pseudocapillaria tomentosa* son especies introducidas por causas antropogénicas.

Como parte de los resultados de este proyecto se han realizado dos trabajos donde se describe la helmintofauna de tres especies particulares de goodeidos. El primero de estos ya ha sido publicado (Martínez-Aquino *et al.*, 2004), en tanto que el otro ha sido sometido para su publicación en la revista *Southwestern Naturalist* (ver Apéndices Ia y Ib).

Discusión

El inventario helmintológico incluye registros para 18 de las 37 especies de goodeidos. Por primera vez se proporcionan registros helmintológicos para nueve de estas especies: *Ameca splendens*, *Characodon audax*, *C. lateralis*, *Girardinichthys viviparus*, *Skiffia lermae*, *S. multipunctata*, *Xenophorus captivus*, *Xenotaenia resolanae*, y *Zoogoneticus quitzeoensis*, duplicando el número actual de peces con registro helmintológico de la familia Goodeidae. Todas las especies de peces muestreadas presentaron por lo menos una especie de helminto parásito. La riqueza más alta de helmintos registrada en goodeidos hasta la fecha se encuentra en *Goodea*

atripinnis, que presenta 17 especies de helmintos, en tanto que *Alloophorus robustus* y *Girardinichthys multiradiatus* presentan 15 y 14 especies respectivamente.

El 37% de las especies de helmintos registradas en este inventario son tremátodos, los nemátodos constituyen el 29%, los céstodos el 26%, en tanto que los monogéneos y acantocéfalos el 5% y 3% respectivamente. La riqueza de especies de tremátodos, nemátodos y céstodos y el bajo número de especies de monogéneos y acantocéfalos coincide con los patrones descritos en peces dulceacuícolas de regiones tropicales del país y para otras cuencas hidrológicas de México (Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004).

Los tremátodos son el grupo taxonómico más numeroso de helmintos para los goodeidos. Las metacercarias y los tremátodos adultos *Dendrorchis* sp., *Saccocoelioides* cf. *sogandaresi* y *Magnivitellinum simplex* son especies de amplia distribución geográfica.

La mayor parte de los nemátodos son estadíos larvarios o adultos de amplia distribución geográfica. Esto se debe a su amplia capacidad de infección, baja especificidad hospedatoria y a la amplia distribución de sus hospederos intermediarios y definitivos.

La mayor proporción de céstodos esta constituida por estadíos larvarios, los metacéstodos son importantes al definir las comunidades helmintológicas en peces del Altiplano Mexicano (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a). En particular, los metacéstodos de la familia Dilepididae son parásitos relativamente frecuentes en peces dulceacuícolas del centro y sureste de México (Scholz y Salgado-Maldonado, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b) y se tienen registrados siete en goodeidos. En el presente trabajo, sin embargo, se presenta el primer registro del dilepídido *Glossocercus auritus* en el “tiro” *G. atripinnis*.

Solo dos especies de monogéneos fueron registradas para los goodeidos de México. Esta relativa pobreza de monogéneos entre los peces dulceacuícolas de México ha sido señalada en diversos trabajos (Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b). Sin bien, se ha sugerido que esta aparente pobreza se debe a una deficiencia de muestreo más que a una característica biológica de las comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas de México, por lo que, los monogéneos podrían ser más comunes en México de lo que se pensaba previamente (Mendoza-Franco *et al.*, 2003).

El único acantocéfalo registrado es *Polymorphus brevis*. La escasa presencia de acantocéfalos en los goodeidos de México, también constituye un patrón previamente registrado para otras regiones del país (Salgado-Maldonado *et al.*, 1992; Scholz *et al.*, 1996).

Las especies alogénicas (21 especies, 57%) se encuentran en mayor proporción que las autógenicas (17 especies, 43%). Las especies alogénicas registradas para goodeidos son generalistas y con una amplia distribución geográfica, el principal dispersor de estas especies son las aves migratorias ictiófagas (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). El alto porcentaje de especies alogénicas registradas para goodeidos puede deberse a que los peces presentan un lugar importante en las cadenas tróficas, el que su hábitat sean cuerpos de agua someros, así como la posición geográfica de estos cuerpos de agua a lo largo de las rutas de aves migratorias (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Martínez-Aquino *et al.*, 2004).

Algunas otras especies se pueden encontrar como adultos en reptiles, como el caso de los tremátodos *Ochetosoma bravicaecum* que se desarrolla en serpientes, y de los nemátodos *Serpinema trispinosum*, *Spiroxys* sp. y *Falcaustra* sp. que maduran en tortugas (Moravec, 1998; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003a; Sereno-Uribe, 2004).

Cuatro de las especies de helmintos registradas son introducciones antropogénicas a cuerpos de agua del país: *C. formosanus*, *G. cf. elegans*, *B. acheilognathi* y *P. tomentosa*. La metacercaria de *C. formosanus*, es una especie que fue introducida al país con el caracol *Melanoides tuberculata* (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000). Actualmente ésta especie presenta una distribución amplia en los peces dulceacuícolas de México parasitando a 57 especies de 12 familias de peces dulceacuícolas en todo el país (Salgado-Maldonado, com. pers.).

La presencia de *B. acheilognathi* en peces nativos de México está relacionada con la introducción de la carpa herbívora *Ctenopharyngodon idella* en 1965 (López-Jiménez, 1981), a partir de entonces, ha extendido su distribución a múltiples localidades y a una gran gama de hospederos debido a su gran capacidad de infección, baja especificidad hospedatoria y a la gran distribución de sus hospederos intermediarios (Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003).

El nemátodo *P. tomentosa* fue introducido al país con la carpa *Cyprinus carpio* (Moravec *et al.*, 2001), y actualmente se encuentra registrada en México en cinco especies de hospederos de tres familias (Moravec, 1998). La presencia de *G. cf. elegans* en peces de México debe verificarse aún. Si bien, esta especie fue registrada como parásito de *Girardinichthys*

multiradiatus en el alto Lerma (Sánchez-Nava *et al.*, 2004), se trata en realidad de una especie Europea que parasita ciprínidos.

En el presente estudio se detectaron tres nuevos registros de hospederos para *B. acheilognathi* y un registro para una nueva localidad de *C. formosanus*. El hallazgo de estos parásitos señala aspectos de gran importancia, ya que los dos helmintos constituyen un grave peligro para la acuicultura y el acuarismo, y eventualmente pudiera ser un problema para la conservación de especies de peces endémicas de México (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Salgado-Maldonado y Pineda-López *et al.*, 2003).

Se distinguen seis especies de helmintos que pueden ser endémicos a sistemas hidrológicos del centro de México: los tremátodos *Margotrema bravoae*, *Margotrema* sp., y Haploporidae gen. sp.; el monogéneo *Salsuginus* sp.; y los nemátodos *Rhabdochona lichtenfelsi* y *R. ahuehuellensis*. Del mismo modo, consideramos a estos seis taxones como posibles especies especialistas para la familia Goodeidae y que pueden estar estrechamente relacionadas con la historia evolutiva de estos peces.

El nemátodo *R. lichtenfelsi* originalmente fue descrito en peces de la familia Goodeidae (Sánchez-Álvarez *et al.*, 1998) y su afinidad con peces de esta familia ha sido bien documentada (Pérez *et al.*, 2000; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; 2004b; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). Los nuevos registros presentados en este trabajo en seis especies de goodeidos coinciden con la propuesta de la afinidad de este nemátodo para los goodeidos. El nemátodo *Rhabdochona ahuehuellensis* es una especie recientemente descrita para un goodeido, *Ilyodon furcidens*, en una localidad restringida al noroeste del río Balsas (Mejía-Madrid y Pérez, 2003).

El género *Margotrema* originalmente fue descrito en el goodeido *Girardinichthys multiradiatus* (Lamothe-Argumedo, 1970). Este género ha sido considerado estrechamente relacionado con la historia evolutiva de los goodeidos debido a su área de distribución restringida y especificidad hospedatoria registrada para peces de esta familia (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Salgado-Maldonado *et al.*, 2004b; Pineda-López *et al.*, 2005). Actualmente han sido propuestas dos especies para este género: *M. bravoae* y *M. guillerminae*. La afinidad de *Margotrema bravoae* para peces de la familia Goodeidae ha sido documentada en distintos trabajos (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; 2004b; Pineda-López *et al.*, 2005). Los tres nuevos registros presentados en este trabajo en tres especies de goodeidos en localidades restringidas

coinciden con la propuesta de la afinidad de esta especie para peces de la familia Goodeidae. Por otra parte, el presente trabajo constituye el primer registro de una especie del género *Margotrema* en *Xenotaenia resolanae*.

El género *Salsuginus* incluye 12 especies registradas en peces de cuatro familias pertenecientes al orden Cypridodontiformes: Fundulidae, Cyprindontidae, Poeciliidae, Goodeidae (Mendoza-Franco y Vidal-Martínez, 2001; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). El presente trabajo constituye ocho nuevos registros del género *Salsuginus* en ocho especies de peces de la familia Goodeidae: *A. splendens*, *C. audax*, *G. atripinnis*, *I. furcidens*, *S. multipunctata*, *X. resolanae*, *X. variata* y *Z. quitzeoensis*. Estos nuevos registros pueden coincidir con la posible especificidad del género *Salsuginus* para peces del orden Cypridodontiformes.

Conclusiones

Los datos del presente trabajo muestran que la helmintofauna de los peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae es relativamente pobre, e incluye en su composición a los grupos dominantes de helmintos: tremátodos, nemátodos y céstodos, en tanto que los monogéneos y acantocéfalos presentan menos especies. Esto coincide con lo descrito previamente para otros ambientes en México.

Las especies *Margotrema bravoae*, *Rhabdochona lichtenfeldsi* y *R. ahuehuellensis* se consideran especialistas para la familia Goodeidae. Posiblemente *Margotrema* sp., Haploporidae gen. sp. y *Salsuginus* sp. también sean especialistas para esta familia.

Las comunidades de helmintos parásitos de goodeidos probablemente han estado sujetas a invasión por especies de helmintos introducidas antropogénicamente.

Es importante continuar con este tipo de estudios debido a la relación histórica que representan los peces de la familia Goodeidae y sus helmintos parásitos con la historia geomorfológica del centro de México.

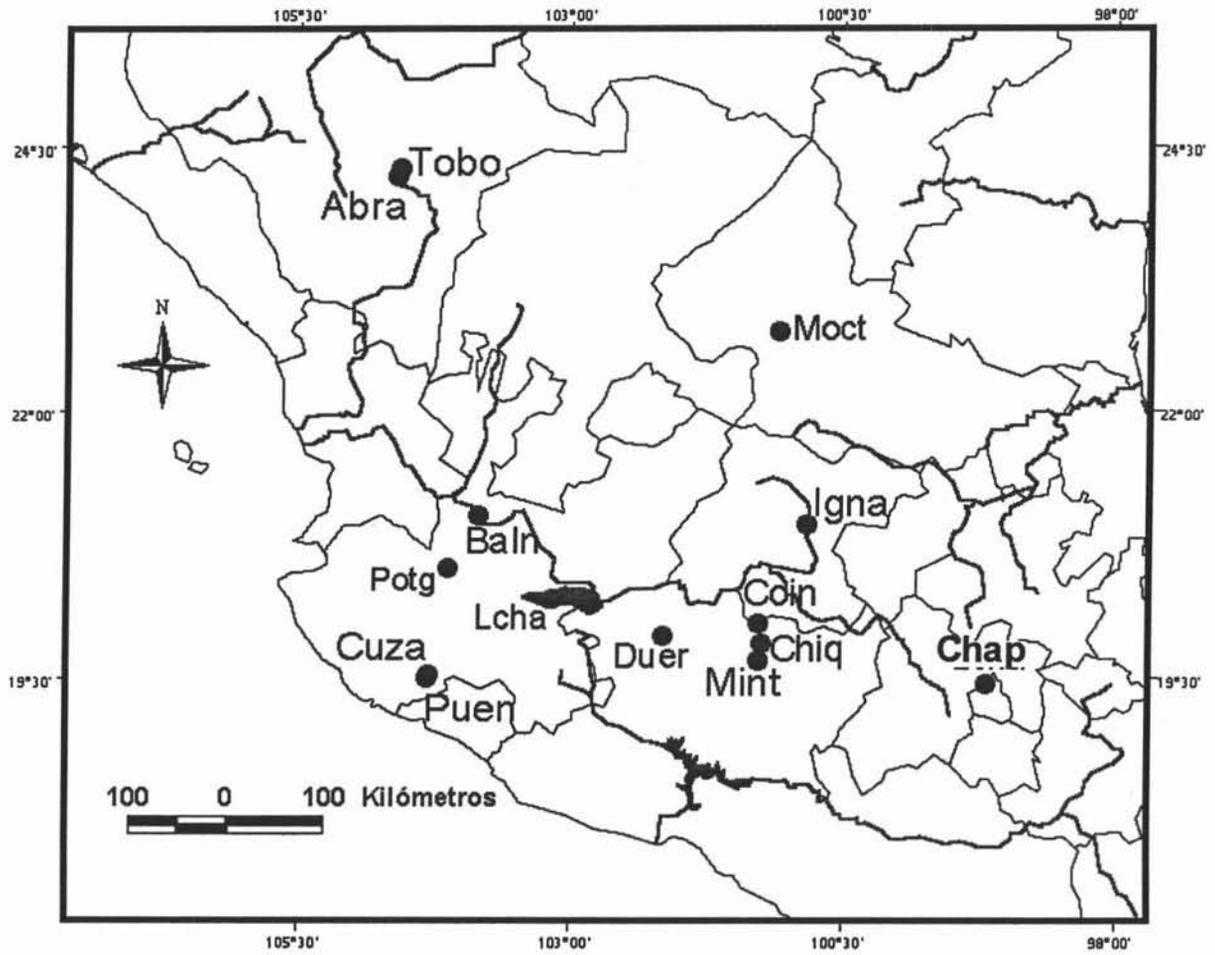


Figura 1.1. El centro de México mostrando los sitios de colecta visitados durante este estudio. Las abreviaturas se refieren en la Tabla 1.4.

Tabla 1.1. Especies de peces examinadas*, nombre común y número de peces examinados por localidad. Las abreviaturas de las localidades se refieren en la Tabla 1.4.

Espece	Nombre común	Localidades	# de peces examinados
<i>Alloophorus robustus</i> Bean, 1892	Chegua	Lcha/Mint	2/7
<i>Ameca splendens</i> Miller y Fitzsimons, 1971	Mexcalpique mariposa	Baln	35
<i>Chapalichthys encaustus</i> Jordan y Zinder, 1899	Pintito de Ocotlán	Lcha	50
<i>Characodon audax</i> Smith y Miller, 1986	Mexcalpique del Toboso	Tobo	30
<i>Characodon lateralis</i> Gunther, 1866	Mexcalpique arcoiris	Abra	27
<i>Girardinichthys viviparus</i> Bustamante, 1837	Mexcalpique	Chap	31
<i>Goodea atripinnis</i> Jordan, 1880	Tiro	Baln/Coin/Chap/Mint/Potg	4/30/27/5/4
<i>Ilyodon furcidens</i> Jordan y Gilbert, 1882	Mexcalpique de Armería	Puen/Potg	3/10
<i>Skiffia lermæ</i> Meek, 1902	Tiro	Mint	61
<i>Skiffia multipunctata</i> Pellegrin, 1901	Tiro manchado	Duer	8
<i>Xenophorus captivus</i> Hubbs, 1924	Mexcalpique viejo	Moct	30
<i>Xenotaenia resolanae</i> Turner, 1946	Mexcalpique leopardo	Cuza	36
<i>Xenotoca variata</i> Bean, 1887	Pintada	Mint/Igna	31/29
<i>Zoogonecticus quitzeoensis</i> Bean, 1898	Picote	Mint	30

* Las especies fueron identificadas por el Dr. Eduardo Soto-Galera y el M. C. Joel Paulo Maya (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN), el Dr. John Lyons (Wisconsin Department of Natural Resources, NDR), el M. en C. Norman Mercado-Silva (Center for Limnology, University of Wisconsin-Madison), y el Biól. Edgar Ávila-Luna (Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM). Se depositaron lotes de referencia en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN) y en el University of Wisconsin Zoological Museum, Madison, Wisconsin, Estados Unidos de Norteamérica.

Tabla 1.2 Helmintos parásitos de peces de la familia Goodeidae. Las abreviaturas y características de las localidades se refieren en la Tabla 1.4. H. E. = Hospederos examinados; P (%) = Prevalencia expresada en porcentaje; I. P. ± de = Intensidad promedio ± desviación estandar; N. D. = No hay datos disponibles; Au = Autogénica; Al = Alogénica; Gn = Generalista; Es = Especialista. Sitios de infección: A = Aletas; B = Branquias; Cb = Cavidad branquial; Cc = Cavidad del cuerpo; Co = Corazón; G = Grasa; H = Hígado; I = Intestino; M = Mesenterio; Mu = Muscúlo; O = Ojos; Vb = Vesícula biliar; I = Intestino; N. R. = No Referido.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Trematoda						
Fam. Gorgoderiade (Loss, 1899) Loss, 1901						
<i>Dendrorchis</i> sp. ^{Au?}	<i>Ilyodon furcidens</i> /I	Siem	57	2	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Fam. Haploporidae Nicoll, 1914						
<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> ^{Au?}	<i>Allodontichthys zonistius</i> /I	Siem	16	56	69 ± 68	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Lumsden, 1961	<i>Ilyodon furcidens</i> /I	Siem	51	10	10 ± 1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Ilyodon whitei</i> /I	Chis	22	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
Haploporidae gen. sp. ^{Au/Es?}	<i>Amea splendens</i> /I	Baln	35	28	3.2 ± 3	Presente trabajo
Fam. Macroderoididae McMulle, 1937						
<i>Magnivitellinum simplex</i> ^{Au/Gn}	<i>Ilyodon furcidens</i> /I	Siem	51	2	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Kloss, 1966						
<i>Margotrema bravoae</i> ^{Au/Es}	<i>Allodontichthys zonistius</i> /I	Siem	16	6	3	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Lamothe-Argumedo, 1970	<i>Alloophorus robustus</i> /I	Pátz	N. D.	N. D.	N. D.	Pérez, 2001
	<i>Allotoca diazi</i> /I	Pátz	N. D.	N. D.	N. D.	Pérez, 2001
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /I	Lagu	64	N. D.	N. D.	Lamothe-Argumedo, 1970
		Vict	5	40	22.5 ± 6.4	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		Porv	36	6	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Characodon audax</i> /I	Tobo	30	63	1.84 ± 1.21	Presente trabajo-Apéndice Ib.
	<i>Xenotoca variata</i> /I	Mint	31	6	1	Presente trabajo
	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> /I	Mint	30	7	3.5 ± 0.71	Presente trabajo
<i>Margotrema guillerminae</i> ^{Au/Es}	<i>Alloophorus robustus</i> /I	Zaca	N. D.	N. D.	N. D.	Pérez, 2001
Pérez, 2001						
<i>Margotrema</i> sp. ^{Au/Es?}	<i>Xenotaenia resolanae</i> /I	Cuza	36	33	5.67 ± 5.76	Presente trabajo

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Metacercarias						
Fam. Clinostomidae Lühe, 1901						
<i>Clinostomun complanatum</i> ^{Al/Gn} (Ruddolphi, 1814)	<i>Allodontichthys zonistius</i> /Cc	Siem	5	20	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Ilyodon furcidens</i> /Cc	Siem	51	6	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Alloophorus robustus</i> /N. R.	Cuit	30	90	32.8 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, M	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> /H, M	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /N. R.	Cuit	30	13	4.7 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H	Igna	22	5	9 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H	Pátz	178	0.6	4 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Xenotoca variata</i> !?	Cuit	41	27	4.5 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Alloophorus robustus</i> /Cc	Mint	7	43	4.7 ± 4.7	Presente trabajo
	<i>Goodea atripinnis</i> /M	Mint	27	30	2 ± 1.41	Presente trabajo
	<i>Skiffia lermae</i> /Cc	Mint	61	2	2	Presente trabajo
	<i>Xenotoca variata</i> /M	Mint	31	3	1	Presente trabajo
	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> /N. R.	Mint	30	3	1	Presente trabajo
	<i>Characodon audax</i> /H	Tobo	30	7	1	Presente trabajo-Apéndice Ib
<i>Ilyodon furcidens</i> /Cc	Potg	10	20	1	Presente trabajo	
Fam. Diplostomidae Poirier, 1886						
<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Al/Gn}	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /Cc, M, O	Almo	20	70	5.1 ± 4.5	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Atla	15	7	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Ignr	75	15	3 ± 2.4	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Juan	53	70	4.5 ± 5.2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Lagu	50	20	2.6 ± 3.1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Sala	12	67	4.2 ± 3.6	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Sant	11	73	6 ± 3.9	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Trin	31	3	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Vict	5	20	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc, M, O	Zemp	8	40	4.4 ± 2.4	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Goodea atripinnis</i> /N. R.	Cuit	30	7	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/N. R.	Bizn	18	61	2.4 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/N. R.	Igna	20	30	9.7 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
/N. R.	Trin	29	3	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b	
/N. R.	Mint	27	15	7 ± 6.98	Presente trabajo	

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
	<i>Skiffia lermæ</i> /Cb, Cc, H, M	Mint	61	24	2.6 ± 3.8	Presente trabajo
	<i>Xenotoca variata</i> /Cb, Cc	Mint	31	13	1.5 ± 0.58	Presente trabajo
	<i>Zoogoneticus quitzeensis</i> /Cc	Mint	30	13	1	Presente trabajo
Nota: Registrados como <i>Proterodiplostomum</i> sp. y <i>Diplostomum</i> sp. en Salgado-Maldonado <i>et al.</i> (2001b).						
<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{Al/Gn} (MacCallum, 1921) Dubois, 1936	<i>Allodontichthys zonistius</i> /M	Siem	16	13	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Allophorus robustus</i> /H, M, Mu, O	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/N. R.	Cuit	30	93	57.1 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> /H, M, Mu, O	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Chapalichthys encaustus</i> /H, M, O, Cc	Lcha	50	88	77.18 ± 130.3	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /H, M	Almo	118	22	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, M	Lerm	9	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, M	Juan	53	6	1.3 ± 0.6	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/H, M	Porv	36	3	3	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/H, M	Sant	11	9	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/H, M	Sier	30	7	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Goodea atripinnis</i> /M	Bizn	25	60	10.8 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/N. R.	Cuit	30	87	26.5 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, Mu	Pátz	178	62	13.3 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, M	Igna	22	55	5.7 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/M	Trin	4	25	7 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/Cc, H, M, Mu, O	Juam	6	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>Ilyodon furcidens</i> /M	Siem	51	33	2 ± 2	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Xenotoca variata</i> /N. R.	Cuit	41	80	80 ± 26.1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/H, M	Igna	35	57	13.8 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allophorus robustus</i> /G	Mint	7	28	1.5 ± 0.71	Presente trabajo
	<i>Characodon audax</i> /Cb, Cc, H, M	Tobo	30	100	53.63 ± 41.2	Presente trabajo-Apéndice Ib
	<i>Girardinichthys viviparus</i> /H, M	Chap	31	13	1.75 ± 0.96	Presente trabajo
	<i>Goodea atripinnis</i> /H	Chap	20	15	1	Presente trabajo
	/H, M	Coin	4	75	36.67 ± 30.93	Presente trabajo
	/Cc, H, M	Lcha	8	62	61.4 ± 76.5	Presente trabajo
	/H, M	Mint	27	22	1.67 ± 1.03	Presente trabajo
<i>Ilyodon furcidens</i> /H, M	Potg	10	70	8.29 ± 10.23	Presente trabajo	
/G	Puen	3	33	2	Presente trabajo	
<i>Skiffia lermæ</i> /C, Cc, M	Mint	61	39	4.21 ± 3.5	Presente trabajo	
<i>Xenotaenia resolanae</i> /M	Cuza	36	8	1.67 ± 1	Presente trabajo	
<i>Xenotoca variata</i> /H, M	Mint	31	6.45	3.5 ± 2.12	Presente trabajo	

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
	<i>Zoogoneticus quitzeensis</i> /Cc, H, M	Mint	30	17	2.4 ± 2	Presente trabajo
Fam. Heterophyidae Odhner, 1914						
<i>Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis</i> ^{Al/Gn} Price, 1935	<i>Allodontichthys zonistius</i> /Co	Siem	16	13	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Ameca splendens</i> /Ab	Baln	35	8	2.3 ± 2.3	Presente trabajo
<i>Centrocestus formosanus</i> ^{Al/Gn} (Nishigori, 1924)	<i>Goodea atripinnis</i> /Ab	Igna	11	27	5 ± N. D.	Scholz y Salgado-Maldonado., 2000
	<i>Ilyodon whitei</i> /Ab	Amac	4	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	/Ab	Chis	22	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>Ilyodon furcidens</i> /Ab	Siem	51	14	7 ± 7	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	/Ab	Puen	3	100	26 ± 15.62	Presente trabajo
Fam. Plagiorchiidae Lühe, 1901						
<i>Ochetosoma breviaecum</i> ^{Au/Gn} (Caballero y Caballero, 1941)	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /M	Almo	52	8	1.3 ± 0.5	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Atla	25	4	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Juan	58	2	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Porv	36	3	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Sant	49	2	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Allotoca diazi</i> /I	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Pátz	59	N. D.	N. D.	Pérez <i>et al.</i> , 2000
Monogenea						
Fam. Girodactylidae Cobbold, 1864						
<i>Gyrodactylus cf. elegans</i> ^{Au/Gn} Nordman, 1832	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /A	Almo	92	28	1.7 ± 1.5	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/A	Atla	25	24	2.3 ± 1.9	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/A	Cimm	7	14	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/A	Juan	53	17	1.2 ± 0.4	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/A	Sala	12	17	1.5 ± 0.7	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/A	Sant	49	8	2.3 ± 2.5	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/A	Sier	30	10	1.7 ± 1.1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Fam. Dactylogiridae Bychowsky, 1933						
<i>Salsuginus</i> sp. ^{Au/Es?}	<i>Chapalichthys encaustus</i> /Ab	Lcha	50	16	3.13 ± 1.55	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
	<i>Ameca splendens</i> /Ab	Baln	35	6	1	Presente trabajo

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia	
	<i>Characodon audax</i> / Ab	Tobo	30	43	1.85 ± 0.99	Presente trabajo-Apéndice Ib	
	<i>Goodea atripinnis</i> / Ab	Mint	27	4	2	Presente trabajo	
	<i>Ilyodon furcidens</i> / Ab	Puen	3	33	4	Presente trabajo	
	<i>Skiffia multipunctata</i> / Ab	Duer	8	12	1	Presente trabajo	
	<i>Xenotaenia resolanae</i> / Ab	Cuza	36	72	1.81 ± 1.3	Presente trabajo	
	<i>Xenotoca variata</i> / Ab	Mint	31	19	1.33 ± 0.82	Presente trabajo	
	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> / Ab	Mint	30	13	3.25 ± 2.6	Presente trabajo	
Cestoda							
Fam. Bothriocephalidae Blanchard, 1849							
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{Aw/Gn} Yamaguti, 1934	<i>Alloophorus robustus</i> / I	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		<i>Allotoca diazi</i> / I	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		<i>Girardinichthys multiradiatus</i> / I	Lerm	9	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Almo	75	3	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Lagu	50	26	2.5 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Atla	15	13	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Cimm	7	42.9	1.7 ± 0.6	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Ignr	75	3	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Juan	53	24	1.7 ± 1.6	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Sala	12	8	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Sier	30	10	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
		/ I	Trin	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado y Pienda-López, 2003
		<i>Goodea atripinnis</i> / I	Bata	41	12	4 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Lcha	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Galv	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003
		<i>Xenotoca variata</i> / I	Cons	36	8	3.2 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Igna	21	10	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		/ I	Galv	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003
		/ I	Jalp	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003
		<i>Skiffia lermæ</i> / I	Mint	61	3	1 ± 2.83	Presente trabajo
		<i>Xenotoca variata</i> / I	Mint	31	19	2 ± 2.45	Presente trabajo
		<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> / I	Mint	30	3	1	Presente trabajo

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Fam. Proteocephalidae La Rue, 1911						
<i>Proteocephalus</i> cf. <i>pusillus</i> ^{Aw/Gn} Ward, 1910	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Pátz	178	34	2.2 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Nota: <i>Proteocephalus pusillus</i> es considerada una sinonimia de <i>P. longicollis</i> (sin. <i>P. exiguus</i>) La Rue, 1911 (Hanzelová y Scholz, 1999) que parasita exclusivamente peces de la familia Salmonidae de distribución holártica por lo que la presencia de esta especie en peces de la familia Goodeidae de México requiere una revisión más detallada.						
Metacestodos						
Fam. Dilepididae Railliet y Henry, 1909						
Dilepididae gen. sp. ^{Al/Gn}						
	<i>Allodontichthys zonistius</i> /M	Siem	16	6	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Ilyodon furcidens</i> /M	Siem	51	4	2 ± 1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Mint	7	14	1	Presente trabajo
<i>Cycluster</i> cf. <i>ralli</i> ^{Al/Gn} (Underwood y Dronnen, 1986) Bona, 1994						
	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Pátz	25	8	2.5 ± N. D.	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	<i>Xenotoca variata</i> /M	Igna	24	N. D.	N. D.	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /M	Almo	211	10	0.1 ± N. D.	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	/M	Juan	50	28	2.8 ± 1.7	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Porv	36	36	1.6 ± 0.6	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Sier	30	3	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Chapalichthys encaustus</i> /M	Lcha	50	2	1	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
<i>Glossocercus auritus</i> ^{Al/Gn} (Rudolphi, 1819)						
	<i>Goodea atripinnis</i> /H	Lcha	8	12	1	Presente trabajo
<i>Valipora campylancristota</i> ^{Al/Gn} (Wedl, 1855) Baer y Bona, 1960						
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /Vb	Ignr	50	4	1	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	/Vb	Lagu	50	4	1	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	/Vb	Trin	31	3	1	Scholz y Salgado-Maldonado, 2001
	/Vb	Almo	20	5	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Vb	Ignr	75	9	1.9 ± 1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Vb	Juan	53	20	1.1 ± 1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Vb	Sier	30	3	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Vb	Sant	49	6	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Girardinichthys viviparus</i> /Vb	Chap	31	19	1.33 ± 0.96	Presente trabajo

Tabla 1.2 Continuación.

Helmintho	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Fam. Proteocephalidea La Rue, 1911						
Cyclophyllidae gen. sp. ^{Al/Gn}	<i>Allotoca diazi</i> /Vb	Pátz	40	N. D.	N. D.	Pérez <i>et al.</i> , 2000
Fam. Proteocephalidae gen. sp. ^{Au/Gn}						
	<i>Alloophorus robustus</i> /H, I, M	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> /H, I, M	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /Cb	Pátz	35	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Mint	7	14	2	Presente trabajo
	<i>Skiffia lermæ</i> /I	Mint	61	7	1.5 ± 1	Presente trabajo
	<i>Xenotoca variata</i> /Cb	Mint	31	3	1	Presente trabajo
Fam. Diphyllbothriidae Lühe, 1910						
<i>Ligula intestinalis</i> ^{Al/Gn} (Linneo, 1758) Bloch, 1782	<i>Goodea atripinnis</i> /Cc	Pátz	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /Cc	Lagu	50	2	3 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/Cc	Lerm	N. D.	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/Cc	Trin	5636	16	1.6 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/Cc	Ignr	75	1	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc	Juan	53	2	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc	Lagu	50	4	1.5 ± 0.7	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/Cc	Zemp	20	55	2.7 ± 1.7	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Fam. Caryophyllaeidae Leuckart, 1878						
Caryophyllidae gen. sp. ^{Au/Gn?}	<i>Characodon audax</i> /M	Tobo	30	20	1.67 ± 0.84	Presente trabajo-Apéndice Ib
Nematoda.						
Fam. Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936						
<i>Capillaria cyprinodonticola</i> ^{Al/Gn} Huffman y Bullock, 1973	<i>Ilyodon furcidens</i> /I	Siem	21	5	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Fam. Pseudocapillariidae Neveu-Lemaire, 1936						
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> ^{Au/Gn} (Dujardin, 1843)	<i>Alloophorus robustus</i> /I	Pátz	20	5	3 ± N. D.	Moravec <i>et al.</i> , 2001
	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Pátz	178	10	2.7 ± N. D.	Moravec <i>et al.</i> , 2001
	/I	Bizn	25	4	1 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
	∏	Igná	20	5	2 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Fam. Rhabdochonidae Travassos, Artigas y Pereira, 1928						
<i>Rhabdochona ahuehuellensis</i> ^{Au/Es} Mejía-Madrid y Pérez, 2003	<i>Ilyodon whitei</i> ∏	Ahue	40	58	1 ± 4.4	Mejía-Madrid y Pérez, 2003
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{Au/Es} Sánchez-Álvarez, García y Pérez, 1998	<i>Allophorus robustus</i> ∏	Cuit	360	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	∏	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> ∏	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> ∏	Cuit	20	40	18 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	∏	Pátz	178	8	7.8 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	∏	Juam	6	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	∏	Esto	4	1	4	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>Ilyodon furcidens</i> ∏	Siem	52	2	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>Chapalichthys encaustus</i> ∏	Lcha	50	28	3.93 ± 2.92	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
	<i>Allophorus robustus</i> ∏	Lcha	2	50	6	Presente trabajo
	∏	Mint	7	14	2	Presente trabajo
	<i>Ameca splendens</i> /∏	Baln	35	80	4.8 ± 5	Presente trabajo
	<i>Goodea atripinnis</i> ∏	Baln	4	50	2.5 ± 0.71	Presente trabajo
	∏	Chiq	5	100	6 ± 2	Presente trabajo
	∏	Lcha	8	50	8.75 ± 11.03	Presente trabajo
	∏	Mint	27	19	15.85 ± 13.76	Presente trabajo
	<i>Skiffia lermæ</i> ∏	Mint	61	85	5.12 ± 6.76	Presente trabajo
	<i>Skiffia multipunctata</i> ∏	Duer	8	12	1	Presente trabajo
	<i>Xenotaenia resolanae</i> ∏	Cuza	36	14	1.2 ± 0.4	Presente trabajo
	<i>Xenotoca variata</i> ∏	Mint	31	13	3.25 ± 2.22	Presente trabajo
	∏	Igná	29	21	1.33 ± 0.52	Presente trabajo
	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> ∏	Mint	30	87	8.54 ± 4.9	Presente trabajo
<i>Rhabdochona kidderi</i> ^{Au/Gn} Pearse, 1936	<i>Ilyodon whitei</i> ∏	?	N. D.	N. D.	N. D.	Mejía-Madrid y Pérez, 2003

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Larvas de Nematoda.						
Fam. Anisakidae Railliet y Henry, 1912						
<i>Contraecaecum</i> sp. ^{Al/Gn}	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Pátz	67	N. D.	N. D.	Pérez <i>et al.</i> , 2000
	<i>Chapalichthys encaustus</i> /Mu, M, G, CC	Lcha	50	40	4.05 ± 4.9	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /M	Almo	20	5	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Atla	25	8	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Ignr	75	1	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Juan	58	2	2	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Sier	30	10	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Vict	5	20	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Igna	22	5	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Xenotoca variata</i> /M	Igna	35	31	1.4 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Mint	7	14	1	Presente trabajo
	<i>Characodon audax</i> /Cc, M	Tobo	30	7	2 ± 1.41	Presente trabajo-Apéndice Ib
	<i>Goodea atripinnis</i> /M	Lcha	8	12	2	Presente trabajo
<i>Ilyodon furcidens</i> /Cc	Puen	3	33	1	Presente trabajo	
Fam. Camallanidae Railliet y Henry, 1915						
<i>Camallanus</i> sp. ^{Au/Gn}	<i>Ilyodon whitei</i> /I	Chis	520	0.19	1	Caspeta-Mandujano, 1996
	<i>Serpinema trispinosum</i> ^{Au/Gn} (Leidy, 1852)	<i>Characodon audax</i> /I	Tobo	30	3	1
Fam. Dioctophymatidae Railliet, 1915						
<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Al/Gn}	<i>Alloophorus robustus</i> /Cc, M	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /Mu	Almo	178	2	1.3 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/Mu	Bizn	10	10	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Ilyodon whitei</i> /M	Chis	520	1	1.12 ± 0.462	Caspeta-Mandujano, 1996
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /Cc	Almo	N. D.	N. D.	N. D.	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Girardinichthys viviparus</i> /Cc	Chap	31	35	2.36 ± 1.27	Presente trabajo
	<i>Goodea atripinnis</i> /Mu	Chap	20	N. D.	N. D.	Presente trabajo
	<i>Skiffia lermæ</i> /Cc	Mintz	61	3	1	Presente trabajo

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
Fam. Gnathostomatidae Railliet, 1895						
<i>Gnathostoma</i> sp. ^{Au/Gn}	<i>Alloophorus robustus</i> /H	Pátz	20	5	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>Spiroxys</i> sp. ^{Au/Gn}	<i>Alloophorus robustus</i> /M, I	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> /M, I	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Bizn	18	6	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/M, I	Pátz	35	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/I	Trin	29	3	1 ± N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Xenotoca variata</i> /I	Igna	21	5	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /I	Ignr	13	15	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	/M	Porv	36	3	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Alloophorus robustus</i> /M	Mint	7	86	2.33 ± 1.03	Presente trabajo
	<i>Characodon audax</i> /M	Tobo	30	50	1.87 ± 1.51	Presente trabajo-Apéndice Ib
	<i>Characodon lateralis</i> /H, M	Abra	27	29	1.38 ± 1.06	Presente trabajo-Apéndice Ib
	<i>Goodea atripinnis</i> /I	Mint	27	4	1	Presente trabajo
	<i>Ilyodon furcidens</i> /M	Potg	10	20	2	Presente trabajo
	<i>Xenophorus captivus</i> /Cc, M	Moct	30	10	1	Presente trabajo
<i>Xenotoca variata</i> /M	Mint	31	3	1	Presente trabajo	
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> /M	Mint	30	3	1	Presente trabajo	
Fam. Kathlaniidae Lane, 1914						
<i>Falcaustra</i> sp. ^{Au/Gn}	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /I, M	Lagu	50	12	10 ± 13.8	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/I, M	Tepe	1	100	4	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Larvas de Acanthocephala						
Fam. Polymorphidae Meyer, 1931						
<i>Polymorphus brevis</i> ^{Al/Gn} Van Clave, 1916	<i>Alloophorus robustus</i> /M, Mu	Pátz	41	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Allotoca diazi</i> /M, Mu	Pátz	31	N. D.	N. D.	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Goodea atripinnis</i> /H, M	Pátz	178	3	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Xenotoca variata</i> /H	Igna	35	6	1	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i> /M	Sala	12	8	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	/M	Sant	11	18	1	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>Chapalichthys encaustus</i> /M	Lcha	50	6	1	Martínez-Aquino <i>et al.</i> , 2004
<i>Alloophorus robustus</i> /M	Mint	7	14	3	Presente trabajo	

Tabla 1.2 Continuación.

Helminto	Hospedero / Sitio de infección	Localidad	H. E.	P (%)	I. P. ± de	Referencia
	<i>Ameca splendens</i> /Cc	Baln	35	6	1	Presente trabajo
	<i>Goodea atripinnis</i> /M	Lcha	8	12	1	Presente trabajo
	<i>Xenotoca variata</i> /M	Mint	31	3	1	Presente trabajo

Tabla 1.3 Helmintos de peces de la familia Goodeidae. Lista hospedero-parásito (basado en la tabla 1.2).
 TA = Tremátodo Adulto; LT = Larva de Tremátodo; M = Monogéneo; CA = Céstodo Adulto;
 LC = Larva de Céstodo; NA = Nemátodo Adulto; LN = Larva de Nemátodo; LA = Larva de Acantocéfalo.

Especie de hospedero	Helmintos
<i>Allodontichthys zonistius</i> Hubbs, 1932	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> ^{TA} <i>Margotrema bravoae</i> ^{TA} <i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis</i> ^{LT} <i>Dilepididae</i> gen. sp. ^{LC}
<i>Alloophorus robustus</i> Bean, 1892	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA} <i>Margotrema guillerminae</i> ^{TA} <i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA} <i>Dilepididae</i> gen. sp. ^{LC} <i>Cyclusteria</i> cf. <i>ralli</i> ^{LC} <i>Proteocephalidae</i> gen. sp. ^{LC} <i>Pseudocapillaria tomentosa</i> ^{NA} <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA} <i>Contracaecum</i> sp. ^{LN} <i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN} <i>Gnathostoma</i> sp. ^{LN} <i>Spiroxys</i> sp. ^{LN} <i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}
<i>Allotoca diazi</i> Meek, 1902	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA} <i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Ochetosoma brevicaecum</i> ^{LT} <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA} <i>Cyclophyllidae</i> gen. sp. ^{LC} <i>Proteocephalidae</i> gen. sp. ^{LC} <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA} <i>Spiroxys</i> sp. ^{LN} <i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}
<i>Ameca splendens</i> Miller y Fitzsimons, 1971	<i>Haploporidae</i> gen. sp. ^{TA} <i>Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis</i> ^{LT} <i>Salsuginus</i> sp. ^M

Tabla 1.3 Continuación.

Especie de hospedero	Helmintos
<i>Characodon audax</i> Smith y Miller, 1986	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}
	<i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}
	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA}
	<i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT}
	<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}
	<i>Salsuginus</i> sp. ^M
	<i>Caryophyllidea</i> gen. sp. ^{LC}
	<i>Contraecum</i> sp. ^{LN}
	<i>Serpinema trispinosum</i> ^{LN}
<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}	
<i>Characodon lateralis</i> Gunther, 1866	<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}
<i>Chapalichthys encaustus</i> Jordan y Snyder, 1899	<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}
	<i>Salsuginus</i> sp. ^M
	<i>Cyclusteria</i> cf. <i>ralli</i> ^{LC}
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}
	<i>Contraecum</i> sp. ^{LN}
	<i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}
<i>Girardinichthys viviparus</i> Bustamante, 1837	<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}
	<i>Valipora campylancristrota</i> ^{LC}
	<i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}
<i>Girardinichthys multiradiatus</i> Meek, 1904	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA}
	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{LT}
	<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}
	<i>Ochetosoma breviaecum</i> ^{LT}
	<i>Gyrodactylus</i> cf. <i>elegans</i> ^M
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA}
	<i>Cyclusteria</i> cf. <i>ralli</i> ^{LC}
	<i>Valipora campylancristrota</i> ^{LC}
	<i>Ligula intestinalis</i> ^{LC}
	<i>Contraecum</i> sp. ^{LN}
	<i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}
	<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}
	<i>Falcaustra</i> sp. ^{LN}
	<i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}

Tabla 1.3 Continuación.

Especie de hospedero	Helmintos	
<i>Goodea atripinnis</i> Jordan, 1880	<i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT}	
	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{LT}	
	<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}	
	<i>Centrocestus formosanus</i> ^{LT}	
	<i>Ochetosoma brevicaecum</i> ^{LT}	
	<i>Salsuginus</i> sp. ^M	
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA}	
	<i>Proteocephalus</i> cf. <i>pusillus</i> ^{CA}	
	<i>Glossocercus auritus</i> ^{LC}	
	Proteocephalidae gen. sp. ^{LC}	
	<i>Ligula intestinalis</i> ^{LC}	
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> ^{NA}	
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}	
	<i>Contraecum</i> sp. ^{LN}	
	<i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}	
	<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}	
	<i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}	
	<i>Ilyodon furcidens</i> Jordan y Gilbert, 1882	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> ^{TA}
		<i>Magnivitellinum simplex</i> ^{TA}
<i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT}		
<i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT}		
<i>Centrocestus formosanus</i> ^{LT}		
<i>Salsuginus</i> sp. ^M		
Dilepididae gen. sp. ^{LC}		
<i>Capillaria cyprinodonticola</i> ^{NA}		
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}		
<i>Contraecum</i> sp. ^{LN}		
<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}		
<i>Ilyodon whitei</i> Meek, 1904	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> ^{TA}	
	<i>Dendrorchis</i> sp. ^{TA}	
	<i>Centrocestus formosanus</i> ^{LT}	
	<i>Rhabdochona ahuehuellensis</i> ^{NA}	
	<i>Rhabdochona kidderi</i> ^{NA}	
	<i>Camallanus</i> sp. ^{LN}	
<i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}		

Tabla 1.3 Continuación.

Especie de hospedero	Helmintos
<i>Skiffia lermæ</i> Meek, 1902	<i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Tylodelphys</i> sp. ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA} Proteocephalidae gen. sp. ^{LC} <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA} <i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}
<i>Skiffia multipunctata</i> Pellegrin, 1901	<i>Salsuginus</i> sp. ^M <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}
<i>Xenophorus captivus</i> Hubbs, 1924	<i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}
<i>Xenotaenia resolanae</i> Turner, 1946	<i>Margotrema</i> sp. ^{TA} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Salsuginus</i> sp. ^M <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA}
<i>Xenotoca variata</i> Bean, 1887	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA} <i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Tylodelphys</i> sp. ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Salsuginus</i> sp. ^M <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA} <i>Cyclusteræ</i> cf. <i>ralli</i> ^{LC} Proteocephalidae gen. sp. ^{LC} <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA} <i>Contracaecum</i> sp. ^{LN} <i>Spiroxys</i> sp. ^{LN} <i>Polymorphus brevis</i> ^{LA}
<i>Zoogoneticus quitzeensis</i> Bean, 1898	<i>Margotrema bravoae</i> ^{TA} <i>Clinostomun complanatum</i> ^{LT} <i>Tylodelphys</i> sp. ^{LT} <i>Posthodiplostomum minimum</i> ^{LT} <i>Salsuginus</i> sp. ^M <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^{CA} <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^{NA} <i>Spiroxys</i> sp. ^{LN}

Tabla 1.4 Localidades con registro helmintológico para la subfamilia Goodeinae. El asterisco indica los sitios muestreados en este trabajo.

Abreviatura	Nombre de la localidad y estado	Tipo de hábitat	Georreferencias
Abra	Abraham González, Durango*	Canal	24° 12' 50.7" N; 104° 36' 25.5" W
Ahue	Ahuehuello, Puebla	Río	18° 45' 19.0" N; 98° 34' 20.4" W
Almo	Almoloya del Río, Estado de México (= Chicnahupan)	Canal	19° 11' 20" N; 99° 29' 30" W
Amac	Amacuzac, Morelos	Río	18° 38' 47" N; 99° 27' 02" W
Atla	Atlacomulco, Estado de México	Bordo/Lago	19° 47' N; 99° 51' W
Baln	Balneario "El Rincón", Jalisco*	Manantial	20° 41.537' N; 103° 50.685' W
Bata	El Batán, Querétaro	Presa	20° 13' 13" N; 100° 24' 39" W
Bizn	Biznaga, Guanajuato	Presa	21° 25' 30" N; 100° 52' 52.7" W
Chap	Parque Chapultepec, DF *	Lago artificial	19° 25' 21.1" N; 99° 11' 02.7" W
Chiq	Chiquimitio, Michoacán*	Arroyo	19° 47' 56.4" N; 101° 14' 45.9" W
Chis	El Chisco, Morelos	Río	18° 33' 00" N; 99° 13' 00" W
Cimm	"El CIMMYT" Metepec, Estado de México	Bordo	19° 13' 55" N; 99° 33' 05" W
Coin	Cointzio, Michoacán*	Presa	19° 37' 7"N; 101° 16' 31" W
Cons	Constitución de 1917, Querétaro	Presa	20° 25' 00" N; 100° 05' 00" W
Cuit	Cuitzeo, Guanajuato-Michoacán	Lago	20° 04' 34"-19° 53' 25" N; 101° 19' 34"-100° 50' 20" W
Cuza	Arroyo El Durazno, Jalisco*	Arroyo	19° 30.550' N; 104° 17.665' W
Duer	Río Duero, Michoacán*	Río	19° 53' 03.6" N; 102° 08' 53.1" W
Estó	Río Estórax, Querétaro	Río	21° 02' 11" N; 99° 50' 45" W
Galv	Los Galvanes, Guanajuato	Río	21° 03' N; 100° 48' W
Igna	Ignacio Allende, Guanajuato*	Presa	20° 55' N; 100° 50' W
Ignr	Ignacio Ramírez, Estado de México	Presa	19° 26' 54" N; 99° 54' 39" W
Jalp	Jalpan, Querétaro	Río	21° 19' N; 99° 31' W
Juam	San Juanico, Michoacán	Presa	19° 50' 36" N; 102° 40' 41" W
Juan	San Juanico, Estado de México	Presa	19° 55' N; 99° 46' W
Lagu	La Lagunilla, Estado de México	Bordo	19° 08' 30" N; 99° 30' 12" W
Lcha	Chapala, Jalisco*	Lago	20° 14' N; 103° 10' W
Lerm	Ciénega del Lerma, Estado de México	Humedal	19° 22' 41" N; 99° 59' 39" W
Mint	La Mintzita, Michoacán*	Manantial	19° 38' 40.3"-19° 38' 52.3" N; 101° 16' 28.20"-101° 16' 13.0" W
Moct	Moctezuma, San Luis Potosí*	Arroyo	22° 44.673' N; 101° 05.802' W

Tabla 1.4 Continuación.

Abreviatura	Nombre de la localidad y estado	Tipo de Hábitat	Georreferencias
Pátz	Lago de Pátzcuaro, Michoacán	Lago	19° 41' - 19° 32' N; 101° 27' - 101° 53' W
Porv	Canal el Porvenir, Michoacán	Canal	19° 40' 29" N; 100° 38' 25" W
Potg	Potrero Grande, Jalisco*	Río	20° 31' 17.2" N; 104° 07' 29.2" W
Puen	Puente la Rosa, Jalisco*	Río	19° 27.766' N; 104° 19.134' W
Sala	Salazar, Estado de México	Lago	19° 18' 34" N; 99° 23' 45" W
Sant	Santiago Tiacaque, Estado de México	Presa	19° 40' 22" N; 99° 42' 28" W
Siem	Sierra de Manantlán, Jalisco	Río	19° 39' N; 104° 14' 24" W
Sier	Parque Sierra Morelos, Estado de México	Bordo	19° 18' 31" N; 99° 41' 18" W
Tepe	Tepetitlan, Estado de México	Presa	19° 37' 50" N; 99° 58' 27" W
Tobo	El Toboso, Durango*	Manantial	24° 16' 30.7" N; 104° 34' 52.8" W
Trin	Trinidad Fabela, Estado de México	Presa	19° 49' 27" N; 99° 47' 12" W
Vict	Villa Victoria, Estado de México	Presa	19° 27' 30" N; 99° 59' 39" W
Zaca	Zacapu, Michoacán	Lago	19° 49' N; 101° 47' W
Zemp	Zempoala, Estado de México-Morelos	Lago	19° 03' 00" N; 99° 18' 42" W

CAPÍTULO II. Areografía de *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*, helmintos parásitos especialistas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)

Resumen: Se analizó el área de distribución de *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*, helmintos parásitos especialistas de la familia Goodeidae, para identificar la distribución actual de ambas especies en cuatro sistemas hidrológicos del centro de México. La forma, tamaño y área de distribución de ambos parásitos se estudio por medio del Método de Propincuidad Media (MPM), basado en el concepto de distancia con el vecino más cercano y en la teoría de grafos (Rapoport, 1975). *Margotrema bravoae* y *R. lichtenfelsi* presentaron un total de nueve registros en siete hospederos y siete localidades y 22 registros en ocho hospederos en 12 localidades respectivamente. El área de distribución varió en forma y tamaño, así como tendió a ser discontinua en ambos taxones. *Margotrema bravoae* y *R. lichtenfelsi* presentan una distribución amplia en el centro de México y dos regiones simpátridas sobre la zona occidental y céntrica de la provincia biogeográfica del Eje Neovolcánico. *Margotrema bravoae* es una especie ampliamente distribuida en cuerpos de agua lénticos. *Rabdochona lichtenfelsi* es una especie que se distribuye tanto en cuerpos de agua lénticos como lóticos. Un mayor esfuerzo de muestreo de los hospederos con registro de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*, y en otras especies de goodeinos, podría ampliar el área de distribución de estos helmintos.

Introducción

La areografía es el estudio de la forma, tamaño y distribución espacial de las áreas donde habitan las especies y otros taxones de jerarquía menor (subespecies) o mayor (géneros, familias y otros grupos supraespecíficos) (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001). También son considerados factores como la ubicación de cada área, latitud, tipo de hábitat y el tiempo que transcurre en ella (Anderson, 1984).

El área de distribución de una especie se define como el área que ocupa (Rapoport, 1975). Se determina a partir de las localidades donde se ha registrado; entendiendo por localidad de registro tanto su descripción de localización y coordenadas geográficas, como sus atributos de hábitat. Por lo general el área de distribución de una especie es altamente irregular, ya que obedece a factores ambientales y a la competencia entre las especies, entre otras variables (Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

Rapoport (1975) y Rapoport y Monjeau (2001), consideraron que un área de distribución se define con los siguientes métodos: a) encerrando el área de distribución geográfica mediante una línea de puntos que representan las localidades muestreadas o registradas de un taxón sobre un mapa; b) por el método de una gradilla que identifica un retículo cuadrangular en el cual se rellenan todas las cuadrículas donde hay una localidad con registro del taxón (la forma y número de áreas depende del tamaño que se elijan para los cuadros), y c) por el Método de Propinquidad Media (MPM), en donde se compactan las localidades del taxón mediante la utilización de círculos concéntricos a cada localidad registrada para un taxón, dichos círculos tienen como radio la media de las distancias entre las localidades y en ocasiones se puede complementar agregando otras medidas estadísticas como la desviación estándar.

Cuando se describe el área de distribución de dos o más especies, se reconoce que éstas pueden ser simpátridas o alopátridas; la simpatría implica superposición entre las áreas, mientras que la alopatría supone una disyunción total entre las áreas (Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

La vicarianza es el fenómeno por el cual el surgimiento de una barrera natural (formación de una montaña, la glaciación, la captura fluvial, entre otros), divide a una población o una biota en dos o más fragmentos, permitiendo que con el paso del tiempo cada uno evolucione aisladamente (Humpries y Parenti, 1999; Contreras-Medina *et al.*, 2001). Los eventos de vicarianza son en buena medida, reflejo y consecuencia de los cambios en la geografía y clima de un área (Croizat, 1958). El Altiplano Mexicano y las cordilleras adyacentes como las conocemos en el presente son el producto de una historia geológica compleja a consecuencia de la cual, las cuencas hidrográficas de la región y los organismos que las habitan se han visto afectados (West, 1964).

Los peces de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) tienen una distribución que muestra coincidencias con ciertos rasgos geológicos del Altiplano Mexicano, lo que sugiere que la historia evolutiva del grupo ha estado íntimamente relacionada con la historia de esta provincia fisiográfica (Miller y Smith, 1986). La vicarianza provocada por procesos geológicos e hidrogeomorfológicos puede explicar ciertos patrones de distribución de los goodeinos (Parenti, 1981; Miller, 1986; Miller y Smith, 1986; Smith y Miller, 1986; Webb, 1998; Webb *et al.*, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa; Doadrio y Domínguez, 2004).

Se ha sugerido que los helmintos parásitos guardan una estrecha relación con sus hospederos y que incluso pueden evolucionar (especiar) en conjunto (Brooks, 1979; Mitter y

Brooks, 1983; Brooks y McLennan, 1991, 1993; Barker, 1991; Poulin, 1992, 1998; Page, 1994; Dybdahl y Lively, 1996; Hoberg *et al.*, 1997; Paterson y Gray, 1997). En los peces de la familia Goodeidae se ha sugerido una estrecha relación evolutiva entre estos y dos de sus helmintos parásitos: el tremátodo *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970 y el nemátodo *Rhabdochona lichtenfelsi* Sánchez-Álvarez, García y Pérez, 1998 (Pérez *et al.*, 2000; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005). Las especies especialistas de helmintos parásitos son aquellas que restringen su distribución, desarrollo y/o reproducción a una única especie, género o familia de hospederos. Por el contrario, las especies de helmintos generalistas regularmente se encuentran y desarrollan en diferentes familias de hospederos, aún cuando pueden mostrar preferencia por una familia en particular (Rhode, 1993).

Los helmintos *Margotrema bravoae* y *R. lichtenfelsi* son consideradas como especies especialistas de goodeidos (Pérez *et al.*, 2000; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005) y endémicas para el río Lerma (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b), aunque ambos taxones también se han registrado dentro de afluentes del río Ayuquila (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004b). El nemátodo *R. lichtenfelsi* se ha registrado principalmente en el río Lerma y en afluentes del río Pánuco (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b, 2004b; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). Actualmente no existen estudios biogeográficos expresamente elaborados para ambos taxones. En la literatura se pueden encontrar algunas referencias a ambos helmintos como parte de consideraciones biogeográficas empíricas (Pérez *et al.*, 2000; Pérez, 2001, 2003; Pérez y Choudhury, 2005), sin embargo, ninguno incluye un análisis sistemático del tamaño, ubicación, forma e intersección entre las áreas de distribución de ambos taxones, aspectos que son importantes para caracterizar objetivamente sus patrones de distribución (Udvardy, 1969; Rapoport, 1975, Brown y Lomolino, 1998). Estudios de este tipo permiten la identificación de hábitats, barreras, la relación con el área de distribución de sus hospederos, corredores o variables ecológicas que puedan determinar sus patrones de distribución geográfica (Rapoport, 1975; Anderson, 1984; Kohlmann y Sánchez, 1984; McAllister *et al.*, 1986; Ruggiero *et al.*, 1998; Salinas-Moreno *et al.*, 2004).

El tremátodo *Margotrema bravoae* se ha considerado un taxón de distribución muy restringida (Lamothe-Argumedo, 1970; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b, 2004b; Pérez, 2001; Pineda-López *et al.*, 2005; Sánchez-Nava *et al.*, 2004), mientras que el nemátodo *R. lichtenfelsi* es considerado como una especie de distribución más amplia principalmente en el río Lerma

(Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). Los registros aportados en este trabajo indican que *M. bravoae* presenta una distribución amplia, contrario a lo propuesto anteriormente, mientras que *R. lichtenfelsi* parecen coincidir con el área de distribución ya descrita. El objetivo principal de este capítulo es señalar el área de distribución actual para ambas especies, aplicando el método de propinquidad media (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001) para estudiar el tamaño, forma y distribución espacial de las áreas donde habitan estas especies.

Material y Método

Los sitios de recolección de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* se muestran en el inventario helmintológico presentado en este trabajo (ver Capítulo I). Cada sitio incluyó el nombre de la especie de helminto, nombre de la especie de los hospederos, georreferencias de la localidad (longitud y latitud), tipo de hábitat y altitud. Con base en estos datos, se realizaron mapas de distribución geográfica (escala 1: 4 000 000) para ambas especies de helmintos. Las localidades de colecta se mapearon mediante el programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 2000). Los límites de la distribución de las especies se compactaron utilizando el Método de Propinquidad Media (MPM) (Rapoport, 1975), el cual consistió en unir las localidades más cercanas donde se registraron las especies por medio de trazos (árbol de tendido mínimo). Todos los trazos fueron medidos y se calculó la media aritmética y desviación estándar para los árboles de tendido mínimo de ambos taxones. Con un compás se trazó una circunferencia cuyo centro representa la localidad de recolecta y, el radio fue igual a la desviación estándar calculada para las longitudes de los trazos del árbol de cada especie. La distribución individual de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* fue analizada sobre los mapas de hidrografía e hidrometría de la República Mexicana (escala 1: 4 000 000) obtenidos de la página Web de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) (www.conabio.gob.mx) y los mapas de los ríos y lagos de México que incluye el software del programa ArcView 3.2a (ESRI, 2000) (Figura 2.6). El tamaño y el perímetro para cada área geográfica se determinó por distribuciones individuales digitalizadas utilizando el programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 2000). La forma del área geográfica fue definida por las líneas con dirección más cortas.

Resultados

Los helmintos *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* presentaron un total de nueve registros en siete localidades para siete hospederos y 22 registros en 12 localidades para ocho hospederos respectivamente (ver Tabla 2.1). Del árbol de tendido mínimo se obtuvieron seis líneas que definen el área geográfica de *M. bravoae*, en tanto que para *R. lichtenfelsi* se obtuvieron 11 líneas (ver Figuras 2.1 y 2.2). La media de la suma de trazos para *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* fue 172.9 y 55.4 km respectivamente, y el valor del radio que se ocupó para trazar los círculos aplicados mediante propinuidad media fue de 49.3 y 39.6 km respectivamente. La distribución geográfica de cada especie varió en forma y tamaño. La tendencia de la forma del área geográfica fue discontinua para ambos taxones. *Margotrema bravoae* presenta tres disyunciones geográficas mientras que en *R. lichtenfelsi* se detectaron cinco áreas disyuntas de las cuales dos están claramente separadas, en tanto que las tres restantes están lo suficientemente cercanas entre sí para considerarlas una sola área (ver Figuras 2.3 y 2.4).

Discusión

Actualmente la familia Goodeidae se divide en dos subfamilias: Empetrichthyinae y Goodeinae (*sensu* Parenti, 1981). Webb *et al.* (2004) propusieron que ambas familias divergieron hace aproximadamente 16.8 millones de años, debido a un incremento de la desecación al norte del Altiplano Mexicano. Posteriormente, se desplazaron los goodeinos hacia el sur de México y los empetrichtinos hacia el suroeste de Estados Unidos de América (Parenti, 1981).

La vicarianza provocada por procesos geológicos que ha sufrido el centro de México a partir del Mioceno Medio (hace 14.9 m. a.), ha causado la divergencia de los linajes de peces goodeinos y su restricción a un área de distribución bien delimitada para cada una de las cuatro tribus que incluye la subfamilia Goodeinae (Webb *et al.*, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa) (Figura 2.7).

Las localidades de *M. bravoae* son principalmente cuerpos de agua lénticos (como manantiales) pertenecientes a afluentes de los ríos Mezquital, Ayuquila y Lerma ubicados en las provincias biogeográficas denominadas Eje Neovolcánico y Altiplano Mexicano Sur (ver Morrone *et al.*, 1999, 2002), en tanto que las localidades de *R. lichtenfelsi* son cuerpos de agua tanto lénticos como lóticos (ríos, arroyos, manantiales, presas y lagos) pertenecientes a afluentes

de los ríos Lerma, Ayuquila y Pánuco, ubicados principalmente en la provincia biogeográfica del Eje Neovolcánico.

El tremátodo *M. bravoae* presenta tres disyunciones geográficas bien marcadas, en las localidades de los ríos Mezquital, Ayuquila y Lerma. *Margotrema bravoae* se encuentra parasitando al menos a una especie de las cuatro tribus de la subfamilia Goodeinae (tribu Chapalichthyini: tres hospederos, tribu Girardinichthyini: dos hospederos; tribus Allodontichthyini y Charachontini: un hospedero) (Figura 2.8). De acuerdo con la filogenia más reciente de los goodeidos (Webb *et al.*, 2004), el hospedero más ancestral para *M. bravoae* es *Characodon audax* (ver Figura 2.8), que pertenece a la tribu con edad de divergencia más antigua de los goodeinos (14.9 m. a.) y presenta el área de distribución más norteña para este grupo (Webb *et al.*, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa; Doadrio y Domínguez, 2004) (ver Figura 2.7).

Basándose en la especificidad hospedatoria del género *Margotrema* para con los goodeidos (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005) y en la posición basal de *C. audax* dentro de la subfamilia Goodeinae (Webb *et al.*, 2004), se infiere que la distribución amplia de *M. bravoae* se debe a que es una asociación antigua que se ha heredado en distintas especies de goodeinos derivadas de los ancestros norteños a través de su historia evolutiva. Es posible que la asociación *M. bravoae*-goodeino tuviera su origen en relación con *C. audax* en cuerpos de agua norteños de México hace 14.9 m. a. y que sucesivamente haya ampliando su área de distribución a partir del desplazamiento posterior de los hospederos ancestrales hacia el sur del Altiplano Mexicano. Al parecer, el hospedero ancestral de *M. bravoae* dio origen a nuevos taxones de peces goodeinos, algunos de los cuales heredaron la asociación en sucesivos eventos de especiación y que ampliaron el área de distribución del tremátodo al llevarlo consigo tanto al sur del Altiplano Mexicano como al Eje Neovolcánico y al centro occidente de México.

La afinidad neártica propuesta en este estudio para *M. bravoae*, es congruente con la teoría que propuso Parenti (1981) acerca del origen de los goodeidos, en la que sugiere que la divergencia de las dos subfamilias de goodeidos (Goodeinae y Empetrichthyinae), ocurrió en sistemas hidrológicos del norte de México debido al incremento de desecaciones graduales durante el Terciario Medio, desplazándose los goodeinos hacia el sur de México y los empetrichtinos hacia el suroeste de Estados Unidos de América. Esta propuesta sobre una afinidad norteña y edad antigua de la relación *M. bravoae*-goodeino, podría apoyarse en el futuro

con el hallazgo de tremátodos filogenéticamente relacionados con el género *Margotrema* en peces de la subfamilia Empetrichthyinae. Futuros estudios filogenéticos, así como nuevos registros helmintológicos, podrán ayudar también a esclarecer con mayor detalle los patrones de distribución de la asociación *M. bravoae*-goodeino.

De acuerdo con lo sugerido en este trabajo, la relación de *M. bravoae* con la subfamilia Goodeinae es antigua y estrechamente relacionada con la historia geológica del centro de México. La edad de la relación parasitológica es mayor a la que se había propuesto en trabajos previos (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005) donde se atribuye una antigüedad de unos 5 m. a. a las relaciones de los goodeidos con sus parásitos especialistas.

De las cinco áreas disyuntas que presenta *R. lichtenfelsi*, solo tres están realmente separadas. Un área se puede ubicar en el río Ayuquila, otra en el río Estórax y, la tercera formada de tres áreas relativamente continuas, pertenece al río Lerma y sus afluentes, por lo que es considerada como una sola área. El escenario histórico que puede explicar las tres áreas disyuntas de *R. lichtenfelsi* también involucra diferentes eventos relacionados con el área de distribución de sus hospederos.

El río Lerma, ubicado en el Eje Neovolcánico, incluye el área de mayor tamaño y continuidad para este nemátodo así como el mayor número de hospederos (*Alloophorus robustus*, *Allotoca diazi*, *Xenotoca variata*, *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Goodea atripinnis*, *Chapalichthys encaustus*, *Ameca splendens*, *Skiffia lermae* y *Skiffia multipunctata*).

Rhabdochona lichtenfelsi se encuentra parasitando a *G. atripinnis* en ocho localidades distintas que se ubican en afluentes de los ríos Lerma y Estórax, al centro-este de México (ver Tabla 2.1). *Goodea atripinnis* es una especie con alta capacidad de tolerancia ambiental (Barragán y Magallón-Barajas, 1994) y presenta la mayor área de distribución entre los goodeinos (Gesundheit, 2004; Webb *et al.*, 2004) (ver Figura 2.7). La distribución amplia disyunta actual de *R. lichtenfelsi* en el río Lerma y Estórax, en parte, se puede explicar con base en la amplia distribución de *G. atripinnis* en estos ríos.

El género *Rhabdochona* incluye 100 especies válidas registradas en todo el mundo para diferentes especies de peces dulceacuícolas de distintas familias (Moravec, 1994; Caspeta-Mandujano, 2000). En México han sido registradas ocho especies de este género (Moravec, 1998; Caspeta-Mandujano y Moravec, 2000; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2000, 2001, 2002; Mejía-Madrid y Pérez, 2003). Salgado-Maldonado *et al.* (2004a) propusieron que la riqueza de especies

del género *Rhabdochona* es producto de la diversidad ictiofaunística presente por cuenca, misma que facilita la asociación específica para cada especie de hospedero.

El hecho de que el género *Rhabdochona* presente una capacidad de diversificación, especialización y colonización extraordinaria para peces de diferentes familias y órdenes, así como una distribución amplia en distintos sistemas hidrológicos de México, puede indicar que la especialización de *R. lichtenfelsi* para goodeinos y su distribución disyunta fue causa de la activación o capacidad de invadir (colonizar) nuevos hospederos (host-switching). En este caso, quizá hace unos 8 m. a., el nemátodo ancestral del que divergió *R. lichtenfelsi* logró llegar por el desplazamiento de sus hospederos (pertenecientes a otras especies de peces), cuando ya estaban establecidos los goodeinos con edad de divergencia más antigua (*Goodea atripnnis* y *Zoogoneticus quitzeoensis*) (ver Figura 2.8). Al compartir el área de distribución, *R. lichtenfelsi* logró establecerse en distintos grupos de peces por activación de nuevos hospederos, al grado de especializarse exclusivamente para peces de la subfamilia Goodeinae. Sucesivamente, los hospederos ancestrales de *R. lichtenfelsi* heredaron la asociación al divergir en eventos de especiación determinados y por consecuencia *R. lichtenfelsi* logró llegar a los tres sistemas hidrológicos actualmente disyuntos (ríos Lerma, Ayuquila y Estórax).

Otro punto que apoya la teoría de la alta capacidad del género *Rhabdochona* para activarse en nuevos hospederos es la presencia del nemátodo *Rhabdochona ahuehuellensis* Mejía-Madrid y Pérez, 2003, descrito recientemente en el goodeino *Ilyodon whitei*, en un área de distribución restringida y periférica tanto para los goodeinos como para el área de distribución de *R. lichtenfelsi*. Cabe señalar que hasta el momento no se ha determinado ninguna relación filogenética directa con *R. lichtenfelsi*, lo que podría conducir a hipótesis más precisas.

Se pudieron observar dos áreas simpátricas en la distribución de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* sobre la zona occidental y centro del Eje Neovolcánico (ver Figura 2.5). La primer área simpátrica se ubica en el río Ayuquila, la segunda se sostiene por la continuidad que representa el manantial la Mintzita y el lago de Pátzcuaro.

Se ha propuesto que durante el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano (entre 23.4 m. a. y 5.3 m. a.) existió un gran sistema hidrológico en el centro de México formado por dos grandes ríos: Naranjo y Lerma, sucesivamente quedaron fragmentados por eventos de vulcanismo hace aproximadamente 0.9 m. a., formando la cuenca Armería, misma a la que pertenece el río Ayuquila, al centro occidente de México y los ríos Lerma y Santiago al centro de México (de

Cserna y Álvarez, 1995). Estos eventos separaron ambas cuencas dejando representantes goodeinos en ambas partes (Gesundheit y Macías-García, en prensa). El área de distribución simpátrida identificada en el río Ayuquila para *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*, quizá se deba al antiguo desplazamiento y divergencia de sus hospederos sobre sistemas hidrológicos ubicados al centro occidente de México.

Los helmintos *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* habitan en distintos cuerpos de agua distribuidos a lo largo de la cuenca del río Lerma. Esta distribución actualmente fragmentada pudo haber sido continua en el pasado, pues cuerpos de agua antiguos como el gran lago Jalisco que existió durante el Pleistoceno hace 1.8 m. a. sufrieron fragmentaciones continuas durante esa misma época por distintos eventos geomorfológicos (de Cserna y Álvarez, 1995). La evidencia sugiere que probablemente ambos taxones de helmintos ya existían antes de la formación de los paleolagos del centro de México y es posible que su distribución actual se deba a los eventos de vicarianza que fragmentaron ese antiguo lago. Por lo que, la edad de aparición de *R. lichtenfelsi* en goodeinos de los sistemas hidrológicos del centro de México probablemente se relacione con la edad de divergencia de sus hospederos ancestrales hace más de 8 m. a (ver Figura 2.8).

Un mayor esfuerzo de muestreo en el área de distribución de los hospederos definitivos para *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*, así como en otras especies de goodeinos, podría ampliar el área de distribución para ambos taxones. Futuros estudios biogeográficos como la filogeografía comparada, podrán ayudar a esclarecer con mayor precisión los patrones de distribución para ambos taxones helmintológicos, así como apoyar o contradecir las teorías propuestas en cuanto al área de distribución histórica de los helmintos se refiere.

Conclusiones

El tremátodo *Margotrema bravoae* es una especie ampliamente distribuida en el centro de México, principalmente en cuerpos de agua lénticos como manantiales, pertenecientes a afluentes de los Ríos Mezquital, Ayuquila y Lerma, los cuales se ubican en el Eje Neovolcánico y Altiplano Mexicano Sur.

Las explicaciones para el área de distribución de *M. bravoae* coinciden con la teoría de que los goodeinos divergieron en sistemas hidrológicos del norte de México.

Se sugiere que la asociación *M. bravoae*-goodeino se ha dado en la historia evolutiva de ambos linajes por procesos de descendencia y posiblemente se originó hace 14.9 m. a. junto con la divergencia del género *Characodon*.

El nemátodo *Rhabdochona lichtenfelsi* es una especie que se distribuye tanto en cuerpos de agua lénticos como lóticos pertenecientes a afluentes de los ríos Lerma, Ayuquila y Estórax, los cuales se ubican principalmente sobre el Eje Neovolcánico.

La asociación *R. lichtenfelsi*-goodeino posiblemente se debe a la capacidad de colonización y especialización del género *Rhabdochona* para distintas especies de peces dulceacuícolas y posiblemente presenta una edad de divergencia similar a sus hospederos ancestrales (hace más de 8 m. a.).

Existen dos áreas simpátricas entre el área de distribución de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*, la primera se ubica en el río Ayuquila en el estado de Jalisco y la segunda se determina por la continuidad entre el Lago de Páztcuaro y el manantial la Minzita en el estado de Michoacán.

Tabla 2.1 Especies de hospederos por localidad para *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*. Las abreviaturas y características de las localidades se refieren en la Tabla 1.4 (Capítulo I).

Helminto	Localidad	Hospedero
<i>Margotrema bravoae</i> Lamothe-Argumedo, 1970	Siem	<i>Allodontichthys zonistius</i>
	Pátz	<i>Allophorus robustus</i>
	Pátz	<i>Allotoca diazi</i>
	Lagu	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>
	Vict	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>
	Porv	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>
	Tobo	<i>Characodon audax</i>
	Mint	<i>Xenotoca variata</i>
	Mint	<i>Zoogoneticus quitzeensis</i>
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> Sánchez-Álvarez, García y Pérez, 1998	Cuit	<i>Allophorus robustus</i>
	Pátz	<i>Allophorus robustus</i>
	Pátz	<i>Allotoca diazi</i>
	Cuit	<i>Goodea atripinnis</i>
	Pátz	<i>Goodea atripinnis</i>
	Juam	<i>Goodea atripinnis</i>
	Esto	<i>Goodea atripinnis</i>
	Siem	<i>Ilyodon furcidens</i>
	Lcha	<i>Chapalichthys encaustus</i>
	Lcha	<i>Allophorus robustus</i>
	Mint	<i>Allophorus robustus</i>
	Baln	<i>Ameca splendens</i>
	Baln	<i>Goodea atripinnis</i>
	Chiq	<i>Goodea atripinnis</i>
	Lcha	<i>Goodea atripinnis</i>
	Mint	<i>Goodea atripinnis</i>
	Mint	<i>Skiffia lermæ</i>
	Duer	<i>Skiffia multipunctata</i>
	Cuza	<i>Xenotaenia resolanae</i>
	Mint	<i>Xenotoca variata</i>
Igna	<i>Xenotoca variata</i>	
Mint	<i>Zoogoneticus quitzeensis</i>	

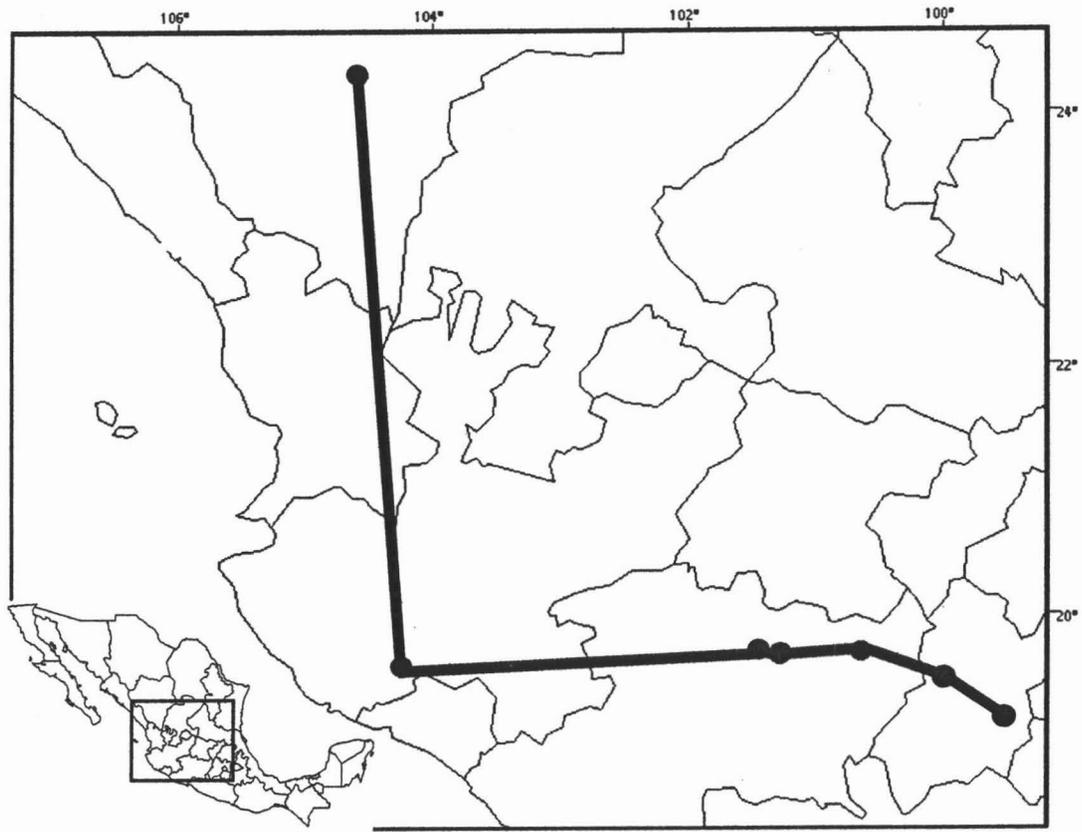


Fig. 2.1

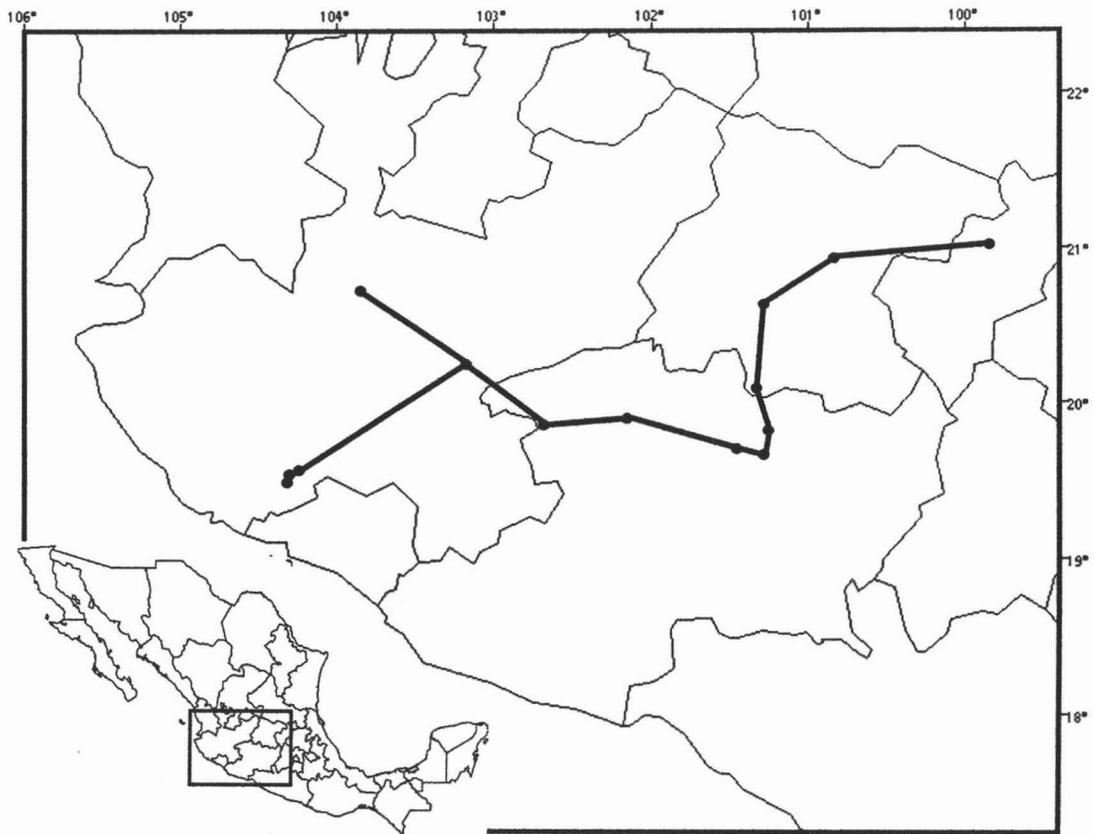


Fig. 2.2

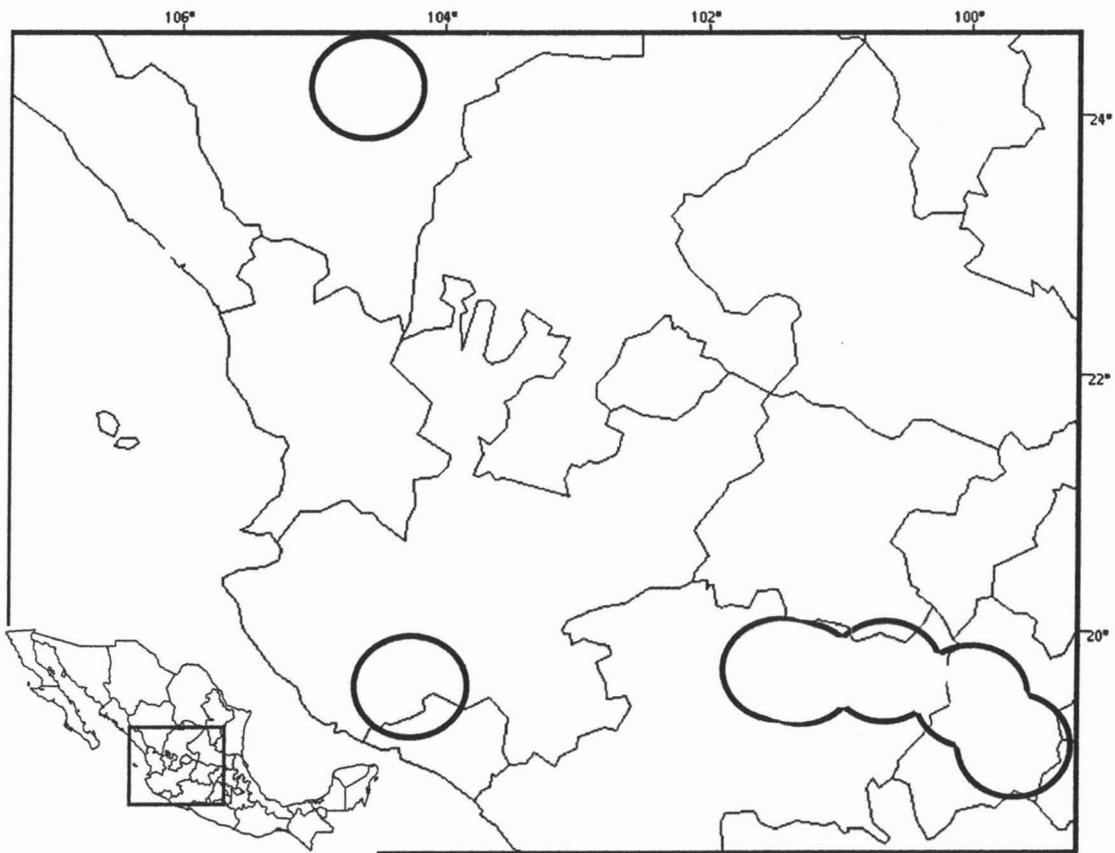


Fig. 2.3

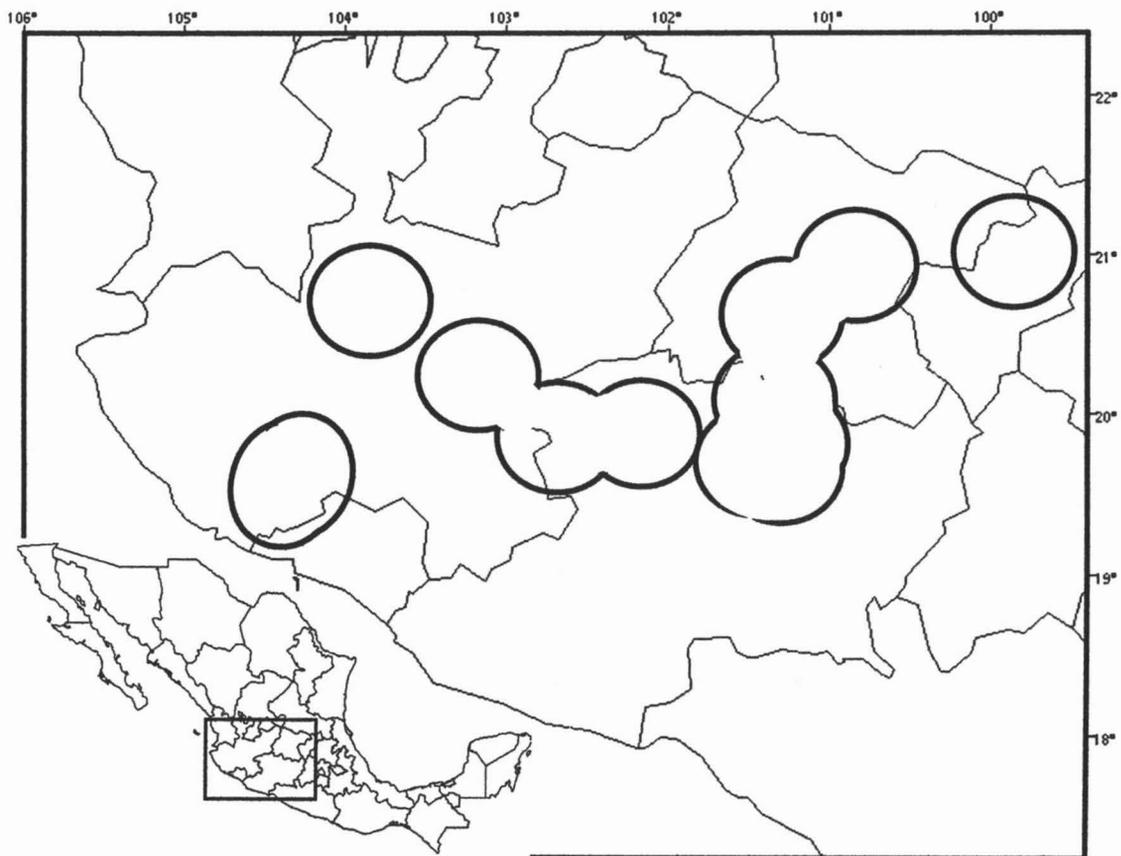


Fig. 2.4

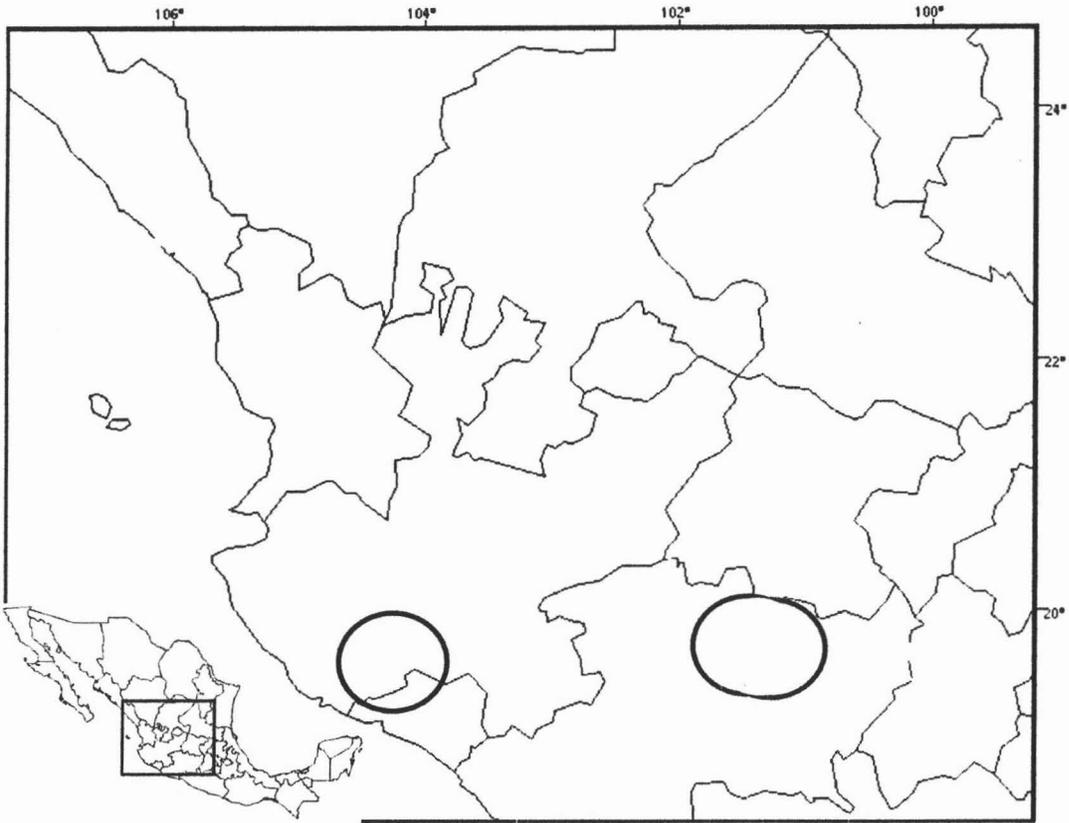


Fig. 2.5

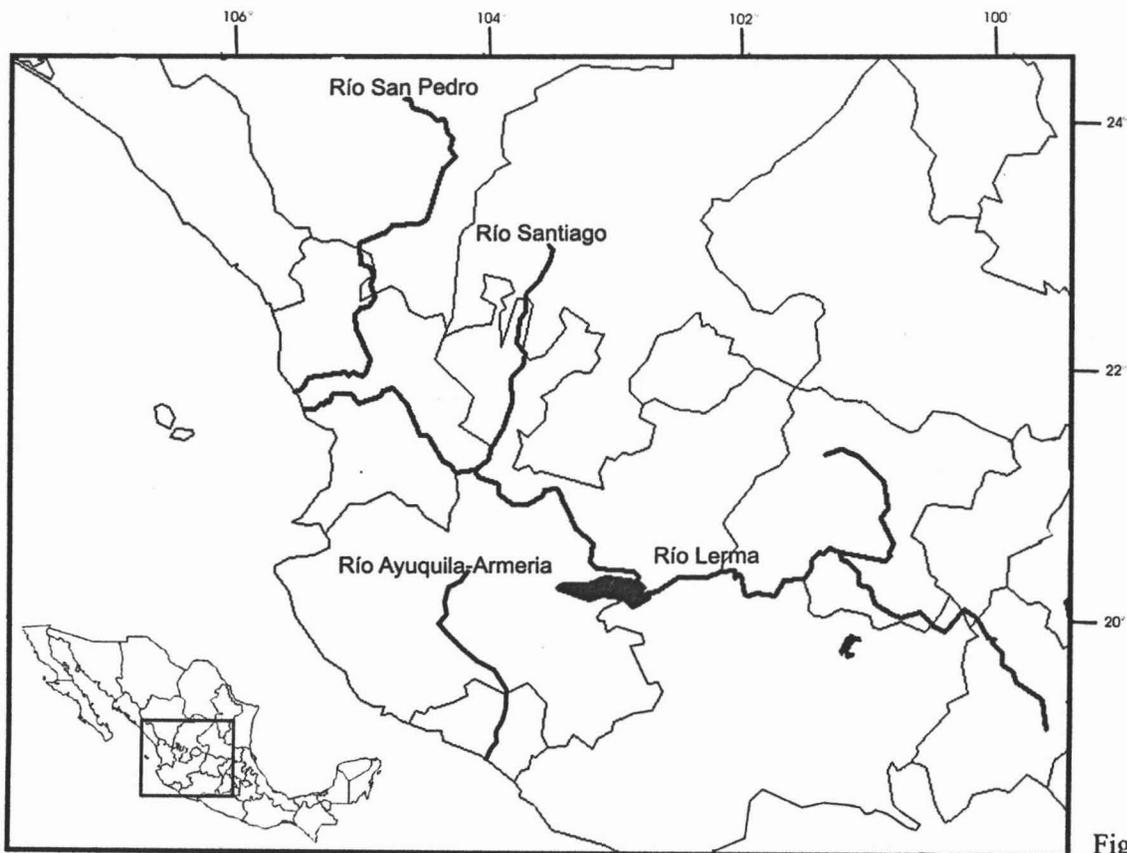


Fig. 2.6

Fig. 2.1 Líneas que definen el árbol de tendido mínimo para *Margotrema bravoae*.

Fig. 2.2 Líneas que definen el árbol de tendido mínimo para *Rhabdochona lichtenfelsi*.

Fig. 2.3 Área de distribución de *Margotrema bravoae*, de acuerdo con el método de propinuidad media.

Fig. 2.4 Área de distribución de *Rhabdochona lichtenfelsi*, de acuerdo con el método de propinuidad media.

Fig. 2.5 Regiones de simpatria en las áreas de distribución de *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*.

Fig. 2.6 Sistemas hidrológicos del centro de México donde se distribuyen *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*.

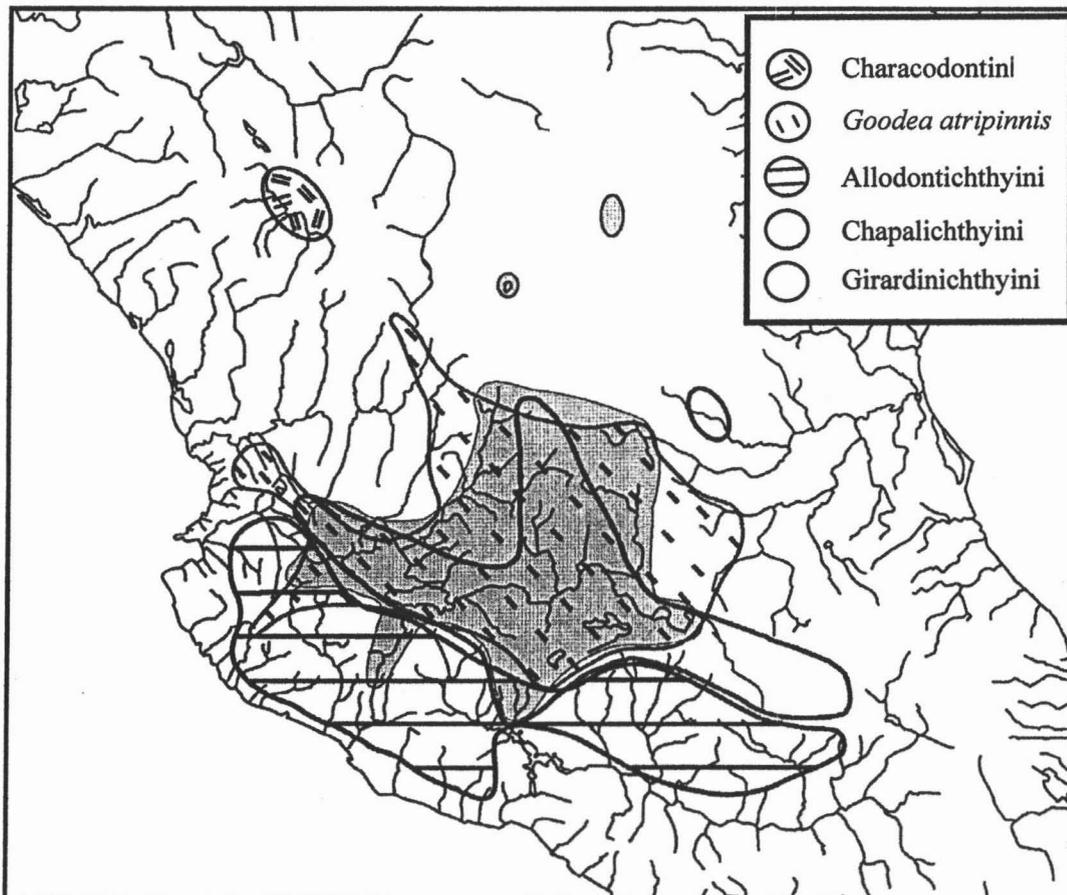


Figura 2.7 Área de distribución de las tribus de la subfamilia Goodeinae. Tomado y modificado de Webb *et al.* (2004).

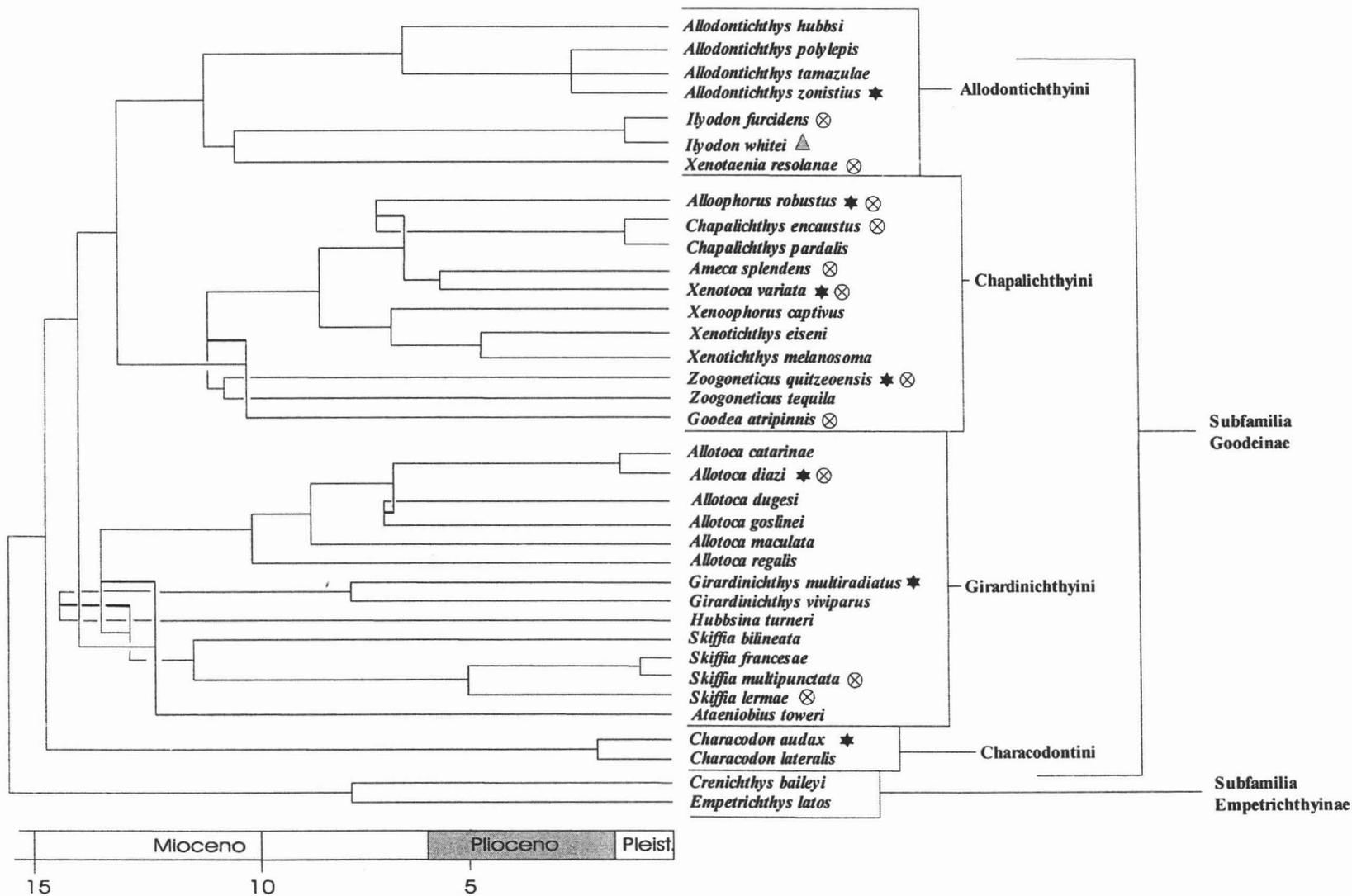


Figura 2.8 Ubicación de las especies especialistas de helmintos *Margotrema bravoae* ★, *Rhabdochona lichtenfelsi* ⊗ y *Rhabdochona ahuehuellensis* ▲, en la filogenia de la familia Goodeidae (tomado y modificado de Webb *et al.*, 2004).

CAPÍTULO III. Aplicación del Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) en sistemas hidrológicos del centro de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)

Resumen: Se analizó la distribución geográfica de la fauna helmintológica de los peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae con el objetivo de proponer una hipótesis general de las relaciones históricas de los sistemas hidrológicos del centro de México. Se aplicó un Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE), basado en los datos de presencia y ausencia de 38 taxones de helmintos parásitos (tremátodos, monogéneos, céstodos, nemátodos y acantocéfalos) en cinco áreas que incluyeron seis sistemas hidrológicos, utilizando el programa Winclada (Nixon, 2002). El cladograma obtenido representa una hipótesis de relación entre los cuerpos de agua de Durango, el río Lerma y afluentes de los ríos Balsas y Santiago, y el río Ayuquila. El presente trabajo es congruente con las relaciones propuestas para los sistemas hidrológicos del centro de México y el área de distribución de algunos taxones ictiológicos descritos en trabajos previos.

Introducción

Los objetivos de la biogeografía histórica son inferir las conexiones históricas entre áreas y biotas comunes sobre las cuales se distribuyen diferentes especies (Humpries y Parenti, 1999). Como consecuencia de estos objetivos, la biogeografía histórica puede aplicarse bajo la perspectiva de cualquiera de los dos enfoques, ya sea relacionando áreas o taxones (Brooks y Van Veller, 2003). Para ubicar estas relaciones han sido desarrollados diferentes métodos de análisis en biogeografía histórica (e. g. cladograma reducido de áreas, análisis de simplicidad de endemismos (PAE), análisis de simplicidad de Brooks (BPA), análisis de árboles reconciliados (RTA), análisis de vicarínza-dispersión (DIVA), entre otros) (Crisci, 2001).

El Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) (por sus siglas en inglés: Parsimony Analysis of Endemicity) fue propuesto originalmente por el paleontólogo Brian Rosen y permite descubrir los patrones de distribución de los organismos sin necesidad de que exista una filogenia previa (Rosen, 1988b). El PAE considera a las especies endémicas a algunas de las áreas muestreadas como análogos a caracteres comunes derivados (sinapomorfías) en sistemática filogenética generando cladogramas de áreas, indicando una relación común de la historia biótica entre las especies y sus áreas (Rosen, 1988b). Por lo tanto, el PAE se utiliza para agrupar áreas

que comparten especies comunes, y como un área de endemismo es un área de distribución congruente para diferentes taxones con afinidades comunes (Nelson y Platnick, 1981; Axelius, 1991; Platnick, 1991; Morrone, 1994), el PAE también se ha utilizado como herramienta para identificar áreas de endemismo (Morrone, 1994).

El PAE aplica un algoritmo de simplicidad a los datos de distribución de los taxones que habitan las áreas a analizar para obtener relaciones comunes entre éstas (Rosen, 1988b). La distribución geográfica de las especies se combina en una matriz binaria de áreas por taxones. A esta matriz se adhiere un área o localidad hipotética con ceros para enraizar el cladograma. Después se aplica un análisis de simplicidad (criterio de parsimonia), donde se obtienen cladogramas de áreas de mínima longitud (número de pasos) en los cuales las dicotomías terminales son interpretadas como áreas con conexiones bióticas recientes (Rosen, 1988b; Morrone y Crisci, 1995). De acuerdo con las unidades de estudio (taxones-áreas), el PAE comprende tres variantes principales: 1. PAE de áreas de endemismo; 2. PAE de localidades, y 3. PAE de cuadrículas (Crisci *et al.*, 2000; Escalante y Morrone, 2003).

Algunos autores no consideran al PAE como un método de la biogeografía histórica debido a que no utiliza filogenias (Humpries y Parenti, 1999; Brooks y Van Veller, 2003), sin embargo, se ha observado su capacidad para inferir relaciones entre las áreas por taxones compartidos (sinapomorfias) y proponer hipótesis preliminares para identificar relaciones históricas, áreas de endemismo y homologías biogeográficas (Rosen, 1988b; Morrone, 1994; Da Silva y Oren, 1996; Watanabe, 1998; Crisci *et al.*, 2000; Escalante y Morrone, 2003).

Brooks y Van Veller (2003) propusieron que el PAE puede proporcionar información histórica correcta e incorrecta bajo ciertas circunstancias. Por ejemplo, los resultados incorrectos pueden deberse a: 1. al no utilizar las relaciones filogenéticas de las especies y compararlas con las áreas, el PAE no puede identificar relaciones comunes entre las áreas en el caso de que correspondan perfectamente entre la historia del área y la diversificación filogenética que respondió ante eventos vicariantes, 2. al agrupar áreas cuando no se tiene un muestreo representativo del área de distribución de los taxones que se utilizan para relacionar las áreas, el PAE puede sugerir relaciones entre áreas falsas. 3. el PAE proporciona únicamente cladogramas de áreas que representan patrones divergentes de las relaciones entre las áreas, por lo tanto no puede inferir relaciones “reticuladas” entre las áreas que se deben a eventos de postespeciación por dispersión de los taxones que se encuentran en las áreas. Por otra parte, Brooks y Van Veller

(2003) sugirieron también que los resultados a partir del PAE pueden ser correctos en el caso de: 1. cuando el único proceso para explicar la distribución de las especies son eventos vicariantes, 2. cuando las especies que se identifican en cada clado, representan un patrón específico y no responden a los eventos vicariantes, y 3. cuando la distribución de las especies resulta de una combinación de eventos de extinción y afecta la distribución de las especies.

Actualmente el PAE es uno de los métodos más empleados en biogeografía para distintos grupos taxonómicos (Geraads, 1998; Luna *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1999; Bisconti *et al.*, 2001; De Grave, 2001; Morrone y Márquez, 2001; Cavieres *et al.*, 2002; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b, en prensa a; Espadas *et al.*, 2003; Escalante y Morrone, 2003) y diferentes áreas, principalmente de Latinoamérica (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b), con aplicaciones de enfoques, como de conservación (Cavieres *et al.*, 2002), regionalización (Morrone *et al.*, 1999), panbiogeografía (Morrone y Márquez, 2001), entre otros.

Los estudios recientes sobre helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en distintos sistemas hidrológicos de México (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b) sugieren que la composición de las comunidades de helmintos en diferentes especies de hospederos incluyen taxones con amplia distribución geográfica, y otros con distribución muy restringida (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b, en prensa a). Esto se observa en el Altiplano Mexicano, donde los ríos Lerma y Santiago son considerados como centros de endemismo (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). Además, algunas especies de helmintos, presentan una relación ecológica estrecha y cercana a las familias de peces dulceacuícolas por todo su intervalo de distribución como en los cíclidos tropicales y los peces carácidos (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004a). Por otra parte, la especificidad hospedatoria es determinante en la composición de las comunidades de helmintos en algunos peces tropicales, y pueden explicar los patrones de distribución geográfica de algunas especies de helmintos parásitos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b).

El área de distribución restringida que presenta la mayoría de los helmintos parásitos registrados para los peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (ver Capítulo I), ofrece una excelente oportunidad para estudiar sus distribuciones geográficas y compararlas con lo descrito previamente para otros grupos biológicos. El objetivo de este capítulo es proponer una hipótesis general de las relaciones de los sistemas hidrológicos del centro de México utilizando el análisis de simplicidad de endemismos (PAE) de cuadrículas basado en las áreas de distribución de los helmintos parásitos de goodeidos.

Material y Método

A partir de los registros helmintológicos aportados en este trabajo (ver Capítulo I), se elaboró una matriz de datos de áreas por taxones, donde los taxones se codificaron con (0) cuando estaban ausentes y con (1) cuando estaban presentes en cada área (ver Tabla 3.1). La matriz de datos contiene 38 taxones helmintológicos (incluyendo tremátodos, monogéneos, nemátodos, céstodos y acantocéfalos) de diferentes cuerpos hidrológicos ubicados en el centro de México (ver Tabla 3.2). Los registros utilizados en el presente análisis se validaron taxonómicamente mediante el estudio morfológico de ejemplares.

Las áreas de estudio se delimitaron después de realizar tres pruebas de acuerdo con dos variantes del análisis de simplicidad de endemismos: PAE de localidades y PAE de cuadrículas. En un primer intento por relacionar los datos de los registros helmintológicos con su área de distribución, se trabajó con las localidades de registro helmintológico como unidades de análisis. El cladograma de áreas que se obtuvo a partir del PAE de localidades resultó poco informativo al momento de identificar relaciones entre las localidades de registro helmintológico. Esto posiblemente se debió a que la mayoría de los taxones helmintológicos registrados para goodeidos presentan distribución amplia o bien distribución restringida. Por esta razón, se decidió trabajar con el PAE de cuadrículas para analizar desde otra perspectiva biogeográfica los datos helmintológicos. Para obtener mejores resultados con los datos de los registros helmintológicos, la escala geográfica y considerando la forma del área de estudio (sistemas hidrológicos), se decidió realizar dos pruebas en cuanto al tamaño de los cuadros de la gradilla a utilizar. Se utilizó una gradilla de cuadros de 1 grado de latitud por 1 grado de longitud y otra de cuadros de 0.5 grados de latitud por 0.5 grados de longitud. La gradilla de cuadros de 1 grado resultó poco informativa y con errores al delimitar las áreas de distribución de los taxones y los sistemas hidrológicos sobre los que se distribuyen. La gradilla de 1 grado sobrestimaba el espacio geográfico que presentaba tanto los registros helmintológicos como los sistemas hidrológicos en los que se distribuyen. La gradilla de 0.5 grados resultó más convincente y se adaptó de mejor manera al definir el área de distribución de los taxones helmintológicos y los sistemas hidrológicos. De este modo, se utilizaron como unidades de análisis cinco áreas (A, B, C, D y E) construidas a partir de una gradilla de cuadros de 0.5 grados de latitud por 0.5 grados de longitud que incluyó 23 cuadros enumerados de oeste a este y de norte a sur, seleccionados por la presencia en ellos de al menos una de las 38 especies de helmintos (ver Figura 3.1). Las áreas A,

B, C, D y E corresponden a los cuerpos de agua de Durango (área A); el río Moctezuma (área B); el río Lerma y afluentes del río Balsas y Santiago (área C); el río Estórax (cuenca Pánuco) (área D); y el río Ayuquila (área E) (ver Figura 3.2). Las unidades de estudio fueron delimitadas con base en los mapas de estados de la República Mexicana (escala 1: 4 000 000) que incluye el software del programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 2000) y con base en las coordenadas geográficas en donde se realizaron estudios helmintológicos locales. De esta forma, el nivel de resolución varió para cada área. El área C es mucho mayor que las otras cuatro áreas debido a que presenta mayores continuidades en la cuadrícula a causa de un mayor esfuerzo de muestreo sobre esa región. De esta forma, la continuidad que presenta la cuadrícula sobre esta área (C) también se debe al espacio geográfico que ocupó la gradilla sobre los sistemas hidrológicos analizados.

El análisis de simplicidad se realizó con una búsqueda heurística usando el programa Nona (Goloboff, 1999), a través de Winclada (Nixon, 2002). Los datos fueron sometidos a una estrategia múltiple TBR, en busca de 100 árboles inicialmente (mult*100), restringiendo a 10 árboles para su replicación. El cladograma fue enraizado con un área hipotética codificada con ceros. Posteriormente se mapearon las especies dentro del cladograma.

Resultados

El PAE produjo un solo cladograma más parsimonioso con 42 pasos, un índice de consistencia (ic) de 95 y un índice de retención (ir) de 88.

En el cladograma se reconoce un grupo más interno (áreas A, C y E) (Figura 3.2), el cual está apoyado por tres taxones de helmintos especialistas para la familia Goodeidae: *Margotrema bravoae*, *Salsuginus* sp. y *Rhabdochona lichtenfeldsi*. Este clado (A, C y E) representa una hipótesis de relación entre las tres áreas que incluye. Las áreas A, C y E corresponden a los cuerpos de agua de Durango (área A); el río Lerma y afluentes de los ríos Balsas y Santiago (área C) y; el río Ayuquila (área E) (Figura 3.2). Las áreas basales B (río Moctezuma) y D (río Estórax) representan poca relación con las áreas del clado interno. Los clados A, C y E presentan 2, 20 y 5 autopomorfias respectivamente (Figura 3.2). De los 38 taxones de helmintos, 26 son autapomórficos, ya que se restringen a una sola área (Tabla 3.3).

Discusión

El cladograma más parsimonioso obtenido por el PAE representa una hipótesis de relación entre los cuerpos de agua de Durango (área A), el río Lerma y afluentes de los ríos Balsas y Santiago (área C) y, el río Ayuquila (área E). Las áreas C y E se encuentran más relacionadas entre sí que con respecto al área A. El clado formado por las áreas A, C y E puede compararse con los modelos vicariantes que han sufrido los sistemas hidrológicos del centro de México de acuerdo con trabajos previos (Parenti, 1981; Smith y Miller, 1986; Miller, 1986; De Cserna y Álvarez, 1995; Webb *et al.*, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa). Las dos áreas basales que corresponden al río Moctezuma (área B) y al río Estórax (D), presentan poca relación con las áreas del clado interno (áreas A, C y E), lo cual puede deberse a los eventos vicariantes que fragmentaron a estos sistemas hidrológicos (ver Apéndice II) indicando una relación con las áreas del clado interno.

Los principales estudios que se han realizado para determinar algunas relaciones históricas entre los sistemas hidrológicos del centro de México pueden compararse con nuestros resultados. De Cserna y Álvarez (1995) propusieron que los sistemas hidrológicos del centro de México han estado conectados durante distintos tiempos geológicos y por eventos vicariantes han quedado fragmentados (ver Apéndice II). Smith y Miller (1986) y Miller (1986) determinaron con base en taxones ictiológicos de las familias Atherinidae y Goodeidae, que la fragmentación y el aislamiento de los sistemas hidrológicos del centro de México favorecieron las condiciones para el aislamiento geográfico de las poblaciones de peces y propiciaron sus patrones de distribución geográfica de tal modo que favorecieron la especiación, produciendo endemismos a nivel de familia, género y especie. Parenti (1981) propuso que la fragmentación de los sistemas hidrológicos del norte y centro de México se debió al incremento de las desecaciones graduales durante el Terciario Medio, a causa de esto, algunos taxones ictiológicos como los peces de la familia Goodeidae se desplazaron hacia el sur de México y otros hacia el suroeste de Estados Unidos de América. Webb *et al.* (2004) determinaron con base en la filogenia de la familia Goodeidae relaciones históricas entre los sistemas hidrológicos del centro de México y el área de distribución de las tribus de goodeidos. El área de distribución de la tribu más ancestral de la subfamilia Goodeinae se relaciona con los cuerpos de agua del norte de México, mientras que las más inclusivas y “recientes” se distribuían en los sistemas hidrológicos del centro de México (Webb *et al.*, 2004). Posteriormente Gesundheit y Macías-García (en prensa) realizaron un

análisis de simplicidad de Brooks (BPA) para determinar relaciones entre el área de distribución los peces de la familia Goodeidae, su filogenia y la historia hidrogeomorfológica de los sistemas hidrológicos del centro de México. Estos autores propusieron con base en el cladograma obtenido por el BPA que los sistemas hidrológicos del norte de México (Río Mezquital y afluentes) son áreas basales, lo que representan una menor relación con los sistemas hidrológicos del centro de México. Para los ríos Lerma, Balsas y Santiago encontraron que se agrupaban en un mismo clado, lo que indica que están más relacionados. También encontraron que las cuencas El Salado (que incluye al río Moctezuma) y Pánuco (que incluye al río Estórax), se encuentran relacionadas y ocupan un área basal para los ríos Lerma, Balsas y Santiago. La cuenca Armería (que incluye el río Ayuquila) se ubicó en un clado más relacionado con los ríos Lerma, Balsas y Santiago que con los sistemas hidrológicos del norte de México (Gesundheit y Macías-García, en prensa).

De acuerdo con nuestros resultados, se puede explicar que las áreas C (el río Lerma y afluentes de los ríos Santiago y Balsas) y E (el río Ayuquila) se encuentran más relacionadas debido a que presentan una mayor continuidad geográfica e histórica, lo cuál coincide con lo propuesto en trabajos previos para otros taxones (Parenti, 1981; Smith y Miller, 1986; Miller, 1986; Webb *et al.*, 2004; Gesundheit, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa). Del mismo modo, el área A (cuerpos de agua de Durango) se encuentra menos relacionado con las áreas C y E debido a que los eventos vicariantes que los separaron son más antiguos (ver Apéndice II). Al parecer, la relación de los ríos Estórax (área B) y Moctezuma (área D), y su separación con las áreas del clado interno (áreas A, C y E), se debe a los eventos vicariantes que ha sufrido el centro de México (ver Apéndice II). El número escaso de taxones que se registran para los ríos Moctezuma y Estórax, pueden influir en la relación de las áreas de este estudio, sin embargo, debido a que los taxones que definen estas áreas son de amplia distribución y no presentan relación evolutiva con los goodeidos (ver Tabla 3.2), futuros registros helmintológicos y de otros taxones sobre estas regiones podrán contradecir o apoyar la hipótesis de relación entre las áreas aquí definidas.

Las relaciones en el cladograma de áreas se definen por una matriz de datos que incluye todos los registros helmintológicos de goodeidos, y si bien no se ha estudiado la helmintofauna de 16 especies de goodeidos del centro de México y muchas de las especies cuentan con un registro helmintológico incompleto o que no incluye toda su área de distribución, consideramos

que al tener registrada helmintológicamente la mayor parte de los géneros de la familia (13 de 16), el inventario esta completo en su mayor parte.

La fauna helmintológica de los goodeidos se compone principalmente de taxones de amplia distribución y especies de distribución restringida. Entre las primeras se encuentran las larvas de tremátodos *Posthodiplostomum minimum* y *Clinostomum complanatum*, la larva del nemátodo *Contracaecum* sp., así como también el tremátodo adulto *Margotrema bravoae* y el monogéneo *Salsuginus* sp. Las especies de distribución restringida son los tremátodos adultos *Margotrema* sp., *Margotrema guillerminae* y Haploporidae. gen sp., y el nemátodo adulto *Rhabdochona ahuehuellensis*. Las especies *Bothriocephalus acheilognathi* y *Spiroxys* sp. no se recolectaron en una de las áreas estudiadas, sin embargo, es muy probable que en algún momento se registren ya que *B. acheilognathi* es una especie introducida que ha colonizado exitosamente múltiples cuerpos de agua de México (Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003), en tanto que *Spiroxys* sp. es una especie de amplia distribución en su fase larvaria y adopta una estrategia generalista en sus hospederos intermediarios (Moravec, 1998). De hecho una buena parte de las especies de amplia distribución en este estudio presenta estas características. En el cladograma de áreas (ver Figura 3.2), el área D se define por *B. acheilognathi* el cual representa una homoplasia al igual que *Spiroxys* sp. en el área B. Debido a su poca relación evolutiva con los goodeidos, y por ser especies generalistas con amplia distribución geográfica, no se consideran taxones válidos para relacionar las áreas en el cladograma.

La introducción antropogénica de distintas especies de peces dulceacuícolas y hospederos intermediarios a diferentes cuerpos de agua en México, ha derivado en la dispersión involuntaria de distintos helmintos exóticos presentes ahora en la helmintofauna de los goodeidos como *Gyrodactylus* cf. *elegans*, *Centrocestus formosanus*, *Bothriocephalus acheilognathi* y *Pseudocapillaria tomentosa* (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Moravec *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003).

Las especies especialistas son consideradas como restringidas y en estrecha relación con el área de distribución geográfica de sus hospederos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b, en prensa a). Tres helmintos especialistas de goodeidos definen los nodos 3 y 4: *Margotrema bravoae*, *Salsuginus* sp. y *Rhabdochona lichtenfeldsi* (ver Figura 3.3; Tabla 3.4), esto representa una distribución que puede considerarse amplia y que va de los cuerpos de agua de Durango (área A), el río Lerma y afluentes del río Santiago y Balsas (área C), y del río Ayuquila (E). Otros tres

taxones registrados en este estudio se consideran también especialistas de goodeidos (*Rhabdochona ahuehuellensis*, Haploporidae gen. sp. y *Margotrema* sp.) y presentan distribución restringida y aislada en sitios puntuales de las áreas C y E.

Una buena parte de las autopomorfías corresponde a especies que se encontraron en una sola área, como helmintos parásitos de goodeidos, pero que normalmente se distribuyen ampliamente parasitando a peces de otras familias. Así, el área A incluye al taxón autopomórfico *Serpinema trispinosum*, el cual es una larva de nemátodo que ha sido registrada para peces dulceacuícolas en varias cuencas neotropicales de México (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003a) y que es registrado por primera ocasión en una localidad neártica (Martínez-Aquino *et al.* en prep. ver Apéndice Ib).

Los taxones que se presentan únicamente en el clado E son especies de tremátodos generalistas que se desarrollan en peces dulceacuícolas (*Dendrorchis* sp., *Magnivitellinum simplex*) y larvas generalistas de céstodos (Dilepididae gen. sp., *Capillaria cyprinodonticola*) y nemátodos (*Spiroxys* sp.) que maduran en aves o tortugas.

El área C contiene en su mayoría localidades del río Lerma. En esta misma área se incluyeron dos localidades pertenecientes al río Balsas (Laguna de Zempoala, Estado de México-Morelos y el río Ahuehuello, Puebla), debido a la continuidad que se presenta en la cuadrícula de áreas utilizada (ver Figura 3.1) y a las conexiones históricas que distintos autores han sugerido para estos sistemas hidrológicos (De Cserna y Álvarez, 1995; Gesundheit, 2004).

Los taxones del área C: Haploporidae gen. sp., y *R. ahuehuellensis*, son especies especialistas de goodeidos y taxones endémicos para esta región (ver Capítulo I). La mayoría de los taxones del área C son especies de larvas generalistas de céstodos y nemátodos que se desarrollan y dispersan en aves (*Tylodelphys* sp., *Cyclusteria* cf. *ralli*, *Glossocercus auritus*, *Valipora campylancristrota*, *Ligula intestinalis*, *Eustrongylides* sp., *Polymorphus brevis*). Cinco especies generalistas de monogéneos, céstodos y nemátodos que se desarrollan en peces dulceacuícolas también se incluyen en este clado (*Gyrodactylus* cf. *elegans*, *Proteocephalus* cf. *pusillus*, *Camallanus* sp., *Pseudocapillaria tomentosa*, Proteocephalidae gen. sp.), así como dos larvas autogénicas generalistas de tremátodos y nemátodos que se desarrollan en reptiles y anfibios (*Ochetosoma brevicaecum*, *Falcaustra* sp.). Dos taxones más son larvas generalistas (Cyclophyllidae gen. sp., *Gnathostoma* sp.) que se desarrollan en anfibios, aves, reptiles o mamíferos.

Conclusiones

El presente estudio demuestra la utilidad del PAE para identificar relaciones entre los sistemas hidrológicos mexicanos. Estos resultados están basados en registros helmintológicos que, si bien son numerosos, distan de ser completos, pues aún existen 16 especies de goodeidos en los sistemas analizados para los que no existen registros helmintológicos. La hipótesis de relación entre los sistemas hidrológicos propuesta en este capítulo, puede ser contrastada en el futuro con un análisis formal de biogeografía cladística. Este análisis podría involucrar la comparación de cladogramas de áreas derivados de los cladogramas taxonómicos de los distintos grupos de helmintos especialistas de goodeidos como podrían ser las especies del género *Margotrema*.

Las áreas A (cuerpos de agua de Durango), C (río Lerma y afluentes de los ríos Balsas y Santiago) y E (río Ayuquila) se encuentran relacionados con base en taxones endémicos y especialistas de la familia Goodeidae, lo cual se ve apoyado por la relación evolutiva que presentan con la historia hidrogemorfológica del centro de México.

Las áreas C y E se encuentran mas relacionadas que con el área A. Estas relaciones coinciden con lo propuesto en trabajos previos para otros taxones como los peces de la familia Goodeidae.

Tabla 3.1 Matriz de datos área -taxón para helmintos parásitos de peces de la familia Goodeidae del centro de México. Los números consecutivos se refieren en la Tabla 3.2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Raíz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
E	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1

Tabla 3.1 Continuación

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Raíz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
C	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 3.2 Lista de taxones analizados.

Número	Taxón
Monogenea	
1	<i>Gyrodactylus</i> cf. <i>elegans</i> Nordman, 1832
2	<i>Salsuginus</i> sp.
Trematoda	
3	<i>Margotrema bravoae</i> Lamothe-Argumedo, 1970
4	<i>Margotrema</i> sp.
5	<i>Dendrorchis</i> sp.
6	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> Lumsden, 1961
7	Haploporidae gen. sp.
8	<i>Magnivitellinum simplex</i> Kloss, 1966
9	<i>Margotrema guillerminae</i> Pérez, 2001
10	<i>Clinostomun complanatum</i> (Rudolphi, 1814)
11	<i>Tylodelphys</i> sp.
12	<i>Posthodiplostomum minimum</i> (MacCallum, 1921)
13	<i>Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis</i> Price, 1935
14	<i>Centrocestus formosanus</i> (Nishigori, 1924)
15	<i>Ochetosoma brevicaecum</i> (Caballero y Caballero, 1941)
Cestoda	
16	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934
17	<i>Proteocephallus</i> cf. <i>pusillus</i> Ward, 1910
18	Cyclophyllidae gen. sp.
19	Dilepididae gen. sp.
20	<i>Cyclusteria</i> cf. <i>ralli</i> (Underwood y Dronnen, 1986)
21	<i>Glossocercus auritus</i> (Rudolphi, 1819)
22	Proteocephalidae gen. sp.
23	<i>Valipora camplyancristota</i> (Wedl, 1855)
24	<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758)
25	Caryophylloidea gen. sp.
Nematoda	
26	<i>Capillaria cyprinodonticola</i> Huffman y Bullock, 1973
27	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)
28	<i>Rhabdochona ahuehuellensis</i> Mejía-Madrid y Pérez, 2003
29	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> Sánchez-Álvarez, García y Pérez, 1998
30	<i>Rhabdochona kidderi</i> Paerse, 1936
31	<i>Contraecaecum</i> sp.
32	<i>Camallanus</i> sp.
33	<i>Serpinema trispinosum</i> (Leidy, 1852)
34	<i>Eustrongylides</i> sp.
35	<i>Gnathostoma</i> sp.
36	<i>Spiroxys</i> sp.
37	<i>Falcaustra</i> sp.
Acantocephala	
38	<i>Polymorphus brevis</i> Van Clave, 1916

Tabla 3.3 Lista de taxones encontrados en una sola área.

Taxón	Área
<i>Serpinema trispinosum</i> (Leidy, 1852)	A
Caryophylloidea gen. sp.	A
<i>Gyrodactylus elegans</i> Nordman, 1832	C
Haploporidae gen. sp.	C
<i>Margotrema guillerminae</i> Pérez, 2001	C
<i>Tylodelphys</i> sp.	C
<i>Ochetosoma breviaecum</i> (Caballero y Caballero, 1941)	C
<i>Ochetosoma</i> sp.	C
<i>Proteocephallus pusillus</i> Ward, 1910	C
Cyclophyllidae gen. sp.	C
<i>Cycluster</i> cf. <i>ralli</i> (Underwood y Dronnen, 1986)	C
<i>Glossocercus auritus</i> (Rudolphi, 1819)	C
Proteocephalidae gen. sp.	C
<i>Valipora camplyancristrota</i> (Wedl, 1855)	C
<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758)	C
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	C
<i>Rhabdochona ahuehuellensis</i> Mejía-Madrid y Pérez, 2003	C
<i>Rhabdochona kidderi</i> Paerse, 1936	C
<i>Camallanus</i> sp.	C
<i>Eustrongylides</i> sp.	C
<i>Gnathostoma</i> sp.	C
<i>Falcaustra</i> sp.	C
<i>Polymorphus brevis</i> Van Clave, 1916	C
<i>Margotrema</i> sp.	E
<i>Dendrorchis</i> sp.	E
<i>Magnivitellinum simplex</i> Kloss, 1966	E
<i>Capillaria cyprinodonticola</i> Huffman y Bullock, 1973	E

Tabla 3.4 Lista de los taxones que definen los nodos en el cladograma.

Nodo	Taxones
2	<i>Spiroxys</i> sp.
3	<i>Salsuginus</i> sp., <i>Margotrema bravoae</i> , <i>Clinostomun complanatum</i> , <i>Posthodiplostomum minimum</i> , <i>Contracaecum</i> sp.
4	<i>Saccocoelioides sogandaresi</i> , <i>Ascocotyle</i> (<i>Ascocotyle</i>) <i>tenuicollis</i> , <i>Centrocestus formosanus</i> , <i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>

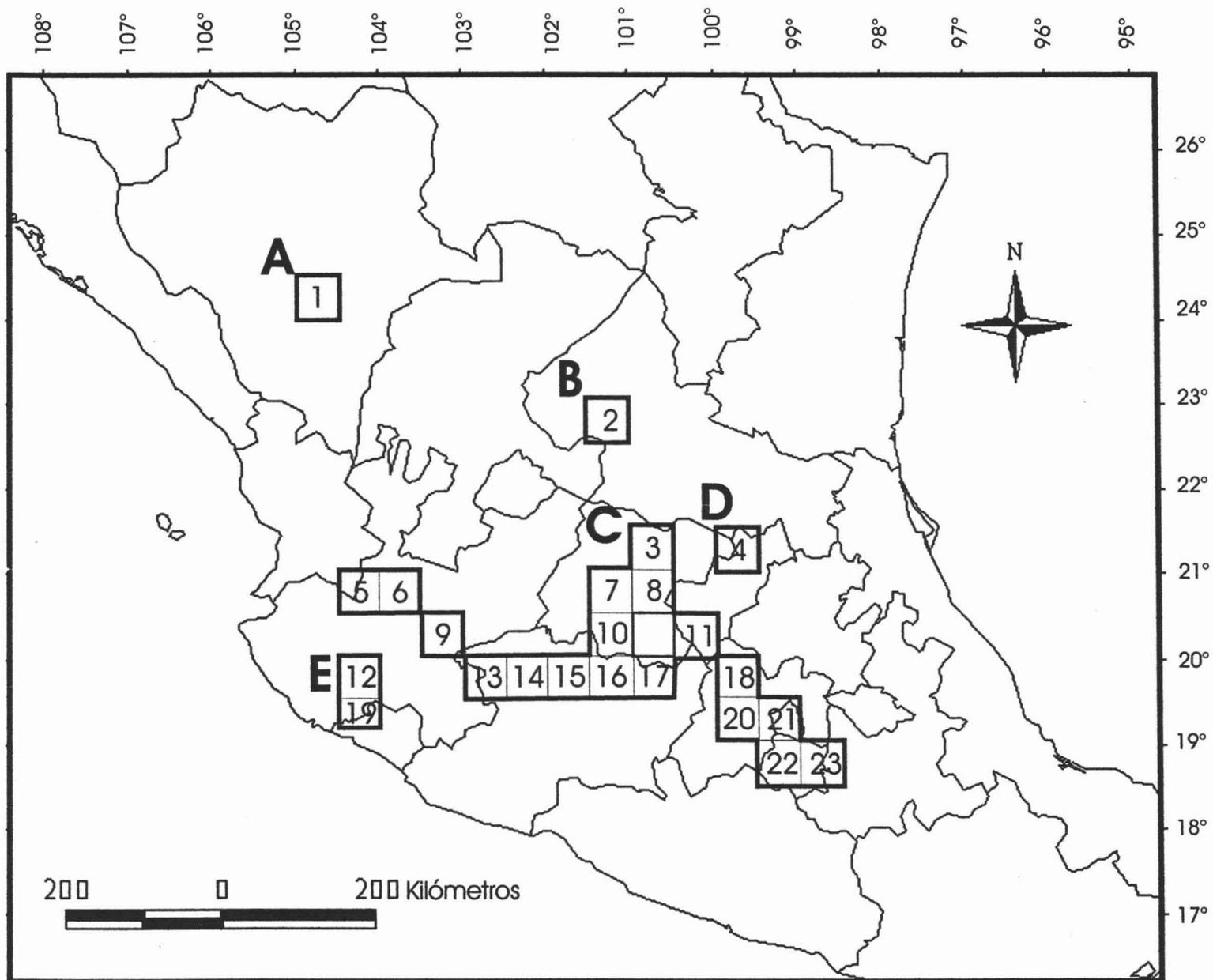
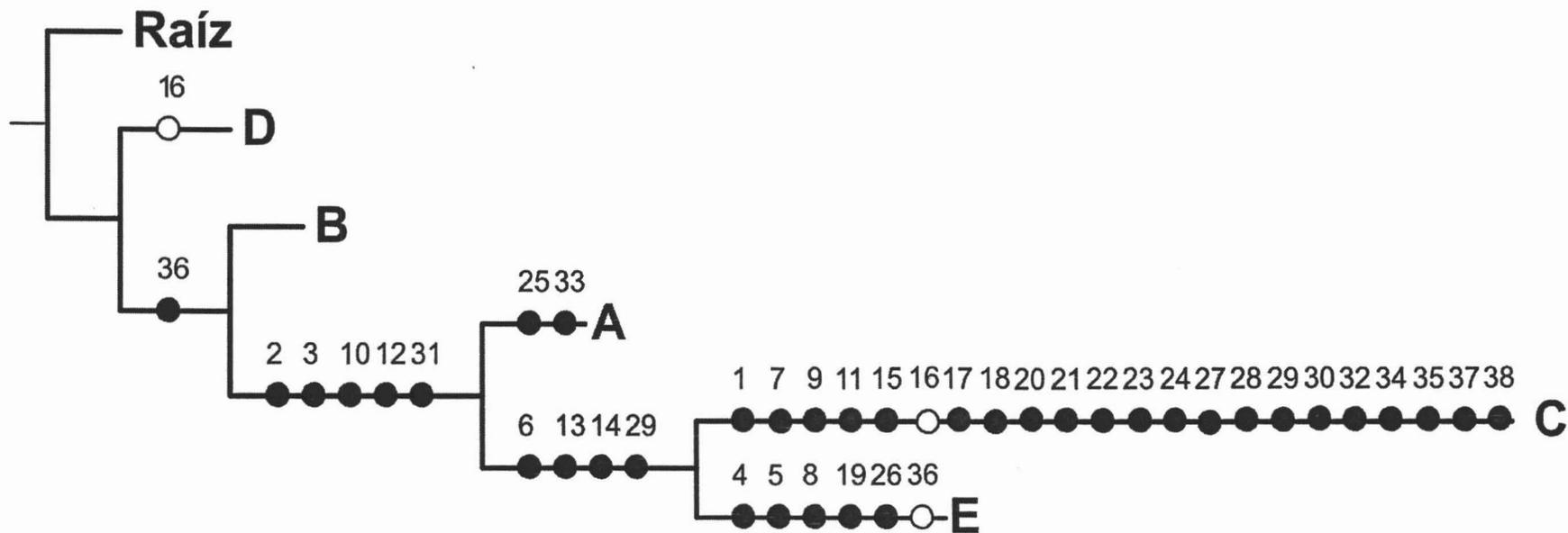


Figura 3.1. Unidades de análisis A, B, C, D y E construidas a partir de una gradilla de 0.5° de latitud por 0.5° de longitud.



Longitud = 42
 Ic = 95
 Ir = 88

Figura 3.2 Cladograma de áreas obtenido a partir del Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE). A = cuerpos de agua de Durango; B = Río Moctezuma; C = Río Lerma y afluentes de los ríos Balsas y Santiago; D = Río Estórax (cuenca del río Pánuco); E = Río Ayuquila. Los números representan los taxones analizados los cuáles están referidos en la Tabla 3.2.

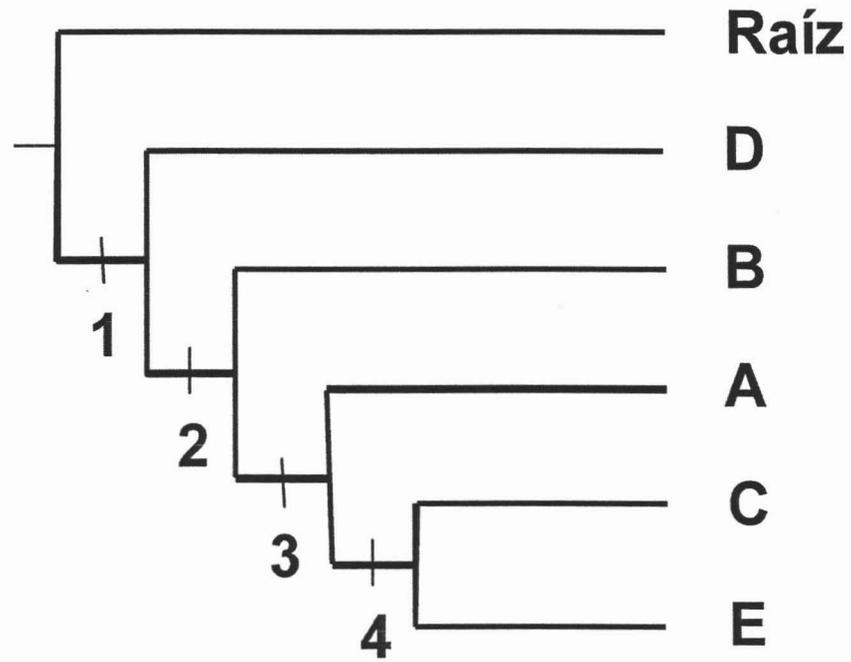


Figura 3.3 Cladograma de áreas obtenido a partir del *Án*alisis de Simplicidad de Endemismos (PAE). Las especies que definen a los nodos 2, 3 y 4 se detallan en la Tabla 3.4.

CAPÍTULO IV. Análisis preliminar de determinación de centros de endemismo basado en helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes)

Resumen: El presente estudio analiza el área de distribución simpátrida de *Margotrema bravoae* y *Rhabdcohona lichtenfelsi* para identificar áreas de endemismo y realizar un análisis preliminar de centros de endemismo utilizando helmintos parásitos especialistas de la familia Goodeidae y endémicos de México basado en un análisis de distribución geográfica. El estudio se basó en siete helmintos adultos por medio de una gradilla de 16 cuadros de 0.5 grados de latitud por 0.5 grados de longitud. Los centros de endemismo se calcularon al utilizar dos índices: el endemismo ponderado y el endemismo ponderado corregido. Además, se seleccionó a los centros de endemismo de acuerdo al área de distribución simpátrida de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*. Dos regiones con valores altos para el endemismo ponderado corregido se identifican como centros de endemismo. Un tercero se identifica con base al área de distribución simpátrida de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*. Este estudio preliminar propone tres centros de endemismos para taxones helmintológicos ubicados sobre la parte centro-occidental de México en el río Ayuquila y en el manantial El Rincón, Jalisco, y en el Lago de Pátzcuaro y en el manantial La Mintzita, Michoacán.

Introducción

El concepto de endemismo es central en el estudio de la biogeografía (Crisp *et al.*, 2001). Un taxón (e. g. especie) es considerado endémico a un área particular si sólo se encuentra en esa área (Major, 1988; Anderson, 1994). Las áreas de endemismo se consideran pequeñas áreas que tienen una alta concentración de especies de distribución restringida, independientemente de la riqueza de los taxones (Major, 1988; Anderson, 1994). El endemismo es un termino relativo, lo que ocasiona que al establecer áreas de endemismo estas puedan ser grandes (como un continente) o pequeñas (unos cuantos metros) (Major, 1988; Axelius, 1991; Platnick, 1991; Harold y Mooi, 1994; Morrone, 1994).

Los ecólogos se interesan en las áreas de endemismo por su importancia en la conservación, ya que las especies endémicas son definidas como raras y por lo general se encuentran en peligro de extinción (Crosby, 1994; Myers *et al.*, 2000; Ruggiero, 2001). Los

biogeógrafos se interesan en la explicación de cómo aparecieron las áreas de endemismo, sea ello por una única combinación de factores ecológicos que restringieron el espacio de los taxones o por una historia de vicarianza y especiación seguida del aislamiento por restricción espacial continua (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Major, 1988; Anderson, 1994; Brown y Lomolino, 1998; Humpries y Parenti, 1999).

Un área de endemismo se reconoce por la superposición parcial o total de las áreas de distribución de dos o más especies restringidas a una región (Nelson y Platnick, 1981). El grado de superposición o simpatria presentado entre las áreas de distribución se clasifica en homopatrias, en las que hay una superposición total de las áreas de distribución de dos o más especies; alelopatrias, cuando dos o más áreas tienen una superposición parcial y, endopatrias, cuando una o más áreas de distribución quedan anidadas dentro de otra de mayor tamaño (Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

Las áreas de endemismo pueden utilizarse para representar esquemas de jerarquización entre las áreas y con la finalidad de reconocer regiones, subregiones, dominios, provincias, subprovincias y distritos, dependiendo del nivel taxonómico que se utilice para ello (Llorente *et al.*, 2001; Morrone, 2001). De acuerdo con Müller (1973) (en Espinosa-Organista *et al.*, 2001) un área de endemismo debe cumplir tres condiciones básicas: 1. Las áreas de distribución de las especies bajo estudio deben de ser menores que el área de estudio; 2. Se deben de conocer apropiadamente los límites de distribución de cada especie; y 3. Que la validez de las especies utilizadas en el análisis no esté en disputa. El criterio para decidir si dos especies superponen sus distribuciones dependerá de la escala del mapa que se use (Rapoport, 1975). Debido a que el endemismo es sensible a los cambios de escala y a la selección de taxones, es frecuente observar que haya dos o más áreas de endemismo contenida en una de mayor tamaño, a lo que se le llama endemismo sucesivamente anidado (Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

La correspondencia en las distribuciones implica homología biogeográfica, es decir, que las especies que definen un área de endemismo comparten una historia común, la cual esta estrechamente relacionada con la historia de la región que habita (Morrone, 2001; Espinosa-Organista *et al.*, 2001).

Como el concepto de endemismo está limitado a un área en particular, el reconocimiento de éste es dependiente de la escala y de los errores de datos como: error de muestreo, carencia de exploración biológica que incluye áreas no habitadas o no muestreadas, efecto de mapa de

carreteras, estado taxonómico dudoso de los taxones en estudio, carencia de datos geológicos del área de estudio, entre otros (Major, 1988; Anderson, 1994; McAllister *et al.*, 1994; Ruggiero y Lawton, 1998; Vilkenkin y Chikatunov, 1998; Crisp *et al.*, 2001). Por otro lado, los avances en Sistemas de Información Geográfica o SIG permiten llevar a cabo un estudio adecuado de escala-tamaño en el que las variables como la riqueza de especies se mapean en una gradilla de cuadros y los centros de endemismos son usualmente identificados a simple vista (McAllister *et al.*, 1994; Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Rojas-Parra *et al.*, 2003; Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001).

La gradilla utilizada con el SIG es una metodología relativamente nueva que se ha empleado para varios taxones de distintas regiones geográficas con el objetivo de ubicar áreas de endemismo (McAllister *et al.*, 1994; Crisp *et al.*, 2001; Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Rojas-Parra *et al.*, 2003; Villaseñor *et al.*, 2003), pero debido a que la identificación de las mismas varía de acuerdo a criterios subjetivos, se ha propuesto aplicar métodos cuantitativos para validarlas de manera más objetiva (Morrone, 1994; Espinosa-Organista *et al.*, 2001). Para resolver estos problemas Crisp *et al.* (2001) y Linder (2001) propusieron dos métodos cuantitativos denominados endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido señalando que para aplicarlos es conveniente que los taxones tengan un bajo error de muestreo (Aguilar-Aguilar *et al.*, en prensa b).

El río Lerma, característico del centro de México, ha sido identificado como centro de endemismo en cuanto a vertebrados acuáticos y helmintofauna se refiere (Miller, 1986; Espinosa-Pérez *et al.*, 1993; Flores-Villela, 1998; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b), aunque solo uno de estos presenta un análisis formal para identificar la escala intermedia de centros de endemismo (ver Flores-Villela, 1998). El río Ayuquila, ubicado en el centro-oeste de México, también ha sido identificado como centro de endemismo para vertebrados acuáticos, aunque con una riqueza menor que el río Lerma (Miller, 1986; Miller y Smith, 1986; Guzmán-Arroyo, 1990; Lyons *et al.*, 1995; Lyons y Mercado-Silva, 1999). En esta región se han efectuado algunos estudios helmintológicos en los que no se ha sugerido que se trate de un centro de endemismo para este tipo de taxones (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004b).

Actualmente distintas especies de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas han sido identificadas como endémicas de México (ver Capítulo I). Entre estas se encuentran taxones como el tremátodo *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970 y el nemátodo *Rhabdochona*

lichtenfelsi Sánchez-Álvarez, García y Pérez, 1998, cuya historia natural esta estrechamente relacionada con la de sus hospederos y que puede ayudar a determinar centros de endemismo.

El presente estudio se plantea dos objetivos: analizar el área de distribución simpátrida de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* para identificar centros de endemismo, comparando las distribuciones obtenidas por el método de la gradilla y el método de propincuidad media (MPM) (ver Capítulo II: Figura 2.5), y realizar un análisis preliminar de centros de endemismo con base en los helmintos parásitos actualmente considerados como especies endémicas y especialistas de la familia Goodeidae aplicando los índices de endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido (Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001).

Material y Método

Para este estudio se determinó el área de distribución de seis especies especialistas adultos de la familia Goodeidae que incluyeron los tremátodos *Margotrema bravoae*, *Margotrema* sp. y Haploporidae gen. sp., el monogéneo *Salsuginus* sp., y los nemátodos *Rhabdochona lichtenfelsi* y *R. ahuehuellensis*. Los datos de registro y distribución geográfica de cada uno de estos taxones se obtuvieron a partir del inventario helmintológico que aportó el presente trabajo (ver Capítulo I). Se decidió trabajar con estos taxones porque presentan área de distribución restringida y son endémicos de los sistemas hidrológicos del centro de México, además presentan una estrecha relación evolutiva con la historia geomorfológica a esta área y con sus hospederos goodeidos (ver Capítulos I, II y III). El tremátodo *M. guillerminae* comparte algunas de estas características, por lo que se decidió incluirlo al presente estudio. No se decidió trabajar con los otros 32 taxones helmintológicos registrados para la familia Goodeidae debido a que son taxones de amplia distribución (ver Capítulos I y III). Los mapas de distribución de cada especie se realizaron utilizando el programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 2000) aplicando una gradilla de cuadros de 0.5 grados de latitud por 0.5 grados de longitud sobre un mapa de estados de la República Mexicana (escala 1: 4 000 000). Las dimensiones de los cuadros tuvieron un área aproximada de 53 km de norte a sur y 57 km de este a oeste. En ellos se mapearon las localidades de colecta para cada taxón y posteriormente se rellenó cada uno de los cuadros y celdas en donde se presentaron registros de colecta para cada especie de helminto. Para los propósitos de este estudio, se definió a un área de endemismo como aquel cuadro que incluyó dos o más especies de helmintos con área de distribución restringida, por lo que los cuadros que incluyeron únicamente una especie

fueron excluidos del análisis. Se consideraron como centros de endemismo las áreas en las cuales existe en simpatria un número alto de taxones con distribución restringida (Linder, 2001).

Para robustecer las propuestas de los centros de endemismo se calcularon dos índices cuantitativos de acuerdo con Crisp *et al.* (2001) y Linder (2001). Para calcular el primer índice (endemismo ponderado), cada especie tomó el valor del inverso del espacio, es decir, si una especie se encuentra sólo en un cuadro tiene un valor ponderado máximo de 1, si una especie aparece en cinco cuadros tiene un valor ponderado de 0.20, y si una especie aparece en 20 cuadros tiene un valor ponderado de 0.05. Para obtener el valor de cada cuadro dentro de la gradilla, los valores para todas las especies presentes en el cuadro se sumaron, de tal forma que los cuadros que presentaron muchas especies con distribución restringida muestran un valor mucho más alto que aquellos cuadros que presentaron pocas especies endémicas (Linder, 2001). El segundo método utilizado es denominado endemismo ponderado corregido, el cual divide al endemismo ponderado por el número total de especies en su cuadro.

En este estudio se considera como centro de endemismo aquel cuadro cuyo valor de endemismo ponderado corregido fue mayor o igual a 0.333 de acuerdo con Linder (2001).

Resultados

Con base en la información derivada de la gradilla, se determinaron 16 cuadros que incluyeron helmintos adultos especialistas de goodeinos. De estos, 10 presentaron un taxón por lo que fueron eliminados del análisis. El tremátodo *Margotrema bravoae* se registró en seis cuadros; el nemátodo *Rhabdochona lichtenfeldsi* en nueve, y el monogéneo *Salsuginus* sp. en seis cuadros, en tanto que los taxones *Rhabdochona ahuehuellensis*, *Margotrema guillerminae*, *Margotrema* sp. y Haploporidae gen. sp. se registraron en un solo cuadro (ver Figuras 4.1). Se identificaron tres centros de endemismo denominados cuadros A, B y C (Figura 4.2). Los taxones que incluyó cada centro son: A = *R. lichtenfeldsi*, Haploporidae gen. sp. y *Salsuginus* sp.; B = *M. bravoae*, *Margotrema* sp., *R. lichtenfeldsi* y *Salsuginus* sp.; C = *M. bravoae* y *R. lichtenfeldsi*. Los valores del índice de endemismo ponderado corregido para cada centro de endemismo se pueden ver en la Tabla 4.1. El tamaño de cada área de endemismo es de aproximadamente de 1510 km² y su ubicación se localiza en la cuenca del río Ayuquila en la parte occidental del centro de México (Cuadro B), en el manantial el Rincón en la cuenca del Santiago (Cuadro A) y en el Lago de Pátzcuaro y en el manantial La Mintzita sobre la parte centro-occidental de México ambas en la

cuenca del Lerma (Cuadro C) (ver Figura 4.2). El área de distribución de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* determinada con la gradilla, coincidió con la definida de acuerdo al método de propinuidad media (MPM) analizada en Capítulo II (ver Figura 2.5 y 4.1).

Discusión

Identificamos tres centros de endemismo para taxones helmintológicos con base en el método de la gradilla, la propinuidad media y el índice de endemismo ponderado corregido (Figura 4.2).

El tamaño de los cuadros se consideró adecuado para determinar centros de endemismo, pues en general, las localidades de colecta de los helmintos son espacios geográficos pequeños. Los cuadros analizados se encuentran principalmente en el centro de México y se separan por cuadros vacíos que pueden representar carencia de exploración helmintológica en cuerpos de agua pequeños como manantiales o bien ausencia de cuerpos de agua. De los 16 cuadros analizados, tres (19%) representaron centros de endemismo.

Al sobreponer los centros de endemismo sobre las áreas de simpatria definidas con el MPM para *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*, se observó gran coincidencia (ver Figura 4.3). Aún así, quedan ciertas especulaciones con respecto al tamaño aproximado de los centros de endemismo ya que algunos de los cuerpos de agua muestreados son mucho más pequeños que los cuadros analizados.

El índice de endemismo ponderado está correlacionado con la riqueza de especies, la cuál puede representar valores arbitrarios al determinar centros de endemismo debido a que puede incluir en un solo cuadro únicamente dos taxones con distribución restringida (Crisp *et al.*, 2001). Esto representar un centro de endemismo con una riqueza baja, quizá debido a errores de muestreo y no por aproximaciones reales. El endemismo ponderado corregido se encuentra poco influenciado por la riqueza, por tal motivo Crisp *et al.* (2001) y Linder (2001) propusieron que este índice es más robusto para determinar centros de endemismo. A partir de los valores obtenidos del índice del endemismo ponderado corregido, identificamos dos centros de endemismo: manantial el Rincón, Jalisco (Cuadro A) y el río Ayuquila, Jalisco (Cuadro B). Con base en la simpatria de *M. bravoae*, *R. lichtenfelsi* y *Salsuginus* sp., se propuso un centro de endemismo más que incluyó dos áreas: manantial La Mintzita y el Lago de Pátzcuaro, Michoacán (Cuadro C).

Las centros de endemismo son alelopátridos debido a que tienen una superposición parcial entre el área de distribución de *M. bravoae*, *R. lichtenfeldsi* y *Salsuginus* sp. Los centros de endemismos identificados se ubican en distintos cuerpos de agua aislados a una distancia (en línea recta) de: A → B = 139 km; A → C = 274 km; B → C = 190 km.

La localidad representada en el centro de endemismo A es el manantial el Rincón, cuerpo de agua no mayor a 500 m² y poco estudiado, si bien ha sido propuesto como área de conservación para resguardar a la especie de goodeido de distribución restringida *Ameca splendens* (López-López y Paulo-Maya, 2001; de la Vega-Salazar, 2003b). Los taxones helmintológicos Haploporidae gen. sp., *R. lichtenfeldsi*, junto con el taxón ictiológico *A. splendens*, permiten definir al manantial el Rincón como un centro de endemismo.

El centro de endemismo B, el río Ayuquila, se comporta como un endemismo anidado debido a que se ubica dentro de una región de endemismo de mayor extensión (1 395 770 km²) nombrada Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM). La RBSM resguarda un alto número de especies endémicas tanto de flora y fauna que se categorizan en su mayoría como especies en peligro de extinción (Arriaga-Cabrera *et al.*, 2000), por tal razón, el centro de endemismo B propuesto en este trabajo se confirma y se adhiere a la propuesta de la RBSM como un área de resguardo de alta diversidad.

El centro de endemismo C incluye dos localidades separadas aproximadamente 19 km (en línea recta) que pertenecen a la cuenca del Río Lerma: el Lago de Pátzcuaro y el manantial La Mintzita en el estado de Michoacán. El espacio geográfico que ocupan las localidades que definen al centro de endemismo C es muy diferente (Lago de Pátzcuaro = 116 km²; Manantial La Mintzita = menor a 1 km²), pero a pesar de esto y de la distancia que los separa es posible que los taxones que lo definen (*M. bravoae*, *R. lichtenfeldsi* y *Salsuginus* sp.) hayan compartido un espacio geográfico continuo en algún tiempo geológico, quizá durante el Pleistoceno hace 1.8 m. a. cuando se formó el gran Lago Jalisco (De Cserna y Álvarez, 1995) (ver Apéndice II), y por posteriores eventos de vicarianza quedaron fragmentados ambos cuerpos de agua, en los cuáles quedaron algunos taxones helmintológicos con afinidades comunes. Esto representa una homología biogeográfica que podría apoyarse con futuros estudios de biogeografía cladística utilizando otros taxones tanto de plantas como de animales.

El lago de Pátzcuaro se considera como área natural protegida que incluye una diversidad alta de taxones ictiológicos y herpetofaunísticos endémicos (Arriaga-Cabrera *et al.*, 2000). El

manantial la Mintzita por su parte, cuenta con recargas hidrológicas de aguas naturales y promueve la riqueza de especies por originar diversidad de hábitats (Medina-Nava *et al.*, 2003). Es un sitio escasamente estudiado a pesar de estar propuesto como un área para la conservación por contener una alta diversidad de peces endémicos (Soto-Galera *et al.*, 1999). El centro de endemismo C incluye al manantial la Mintzita y al Lago de Pátzcuaro, por lo que se suma a la propuesta de Soto-Galera *et al.* (1999) y Arriaga-Cabrera *et al.* (2000) para considerar estos cuerpos de agua como un área para conservación.

Otros taxones helmintológicos también se han encontrado en los centros de endemismos obtenidos en este trabajo. Los centros de endemismo B y C presentan al menos seis helmintos de distribución restringida que parasitan a peces dulceacuícolas de diversas familias: *Rhabdochona guerreroensis* Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar, Salgado-Maldonado, 2002 para el río Ayuquila, Jalisco (Área B), y *Allocreadium mexicanum* Osorio-Sarabia, Pérez y Salgado-Maldonado, 1986, *Octomacrum mexicanum* Lamothe-Argumedo, 1980, y *Spinitectus osorioi* Choudhury y Pérez, 2001 para el lago de Pátzcuaro, Michoacán (Área C).

En un estudio para determinar áreas de endemismo para helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en cuerpos de agua de México, Aguilar-Aguilar *et al.* (en prensa b) señalaron que los centros de endemismo estaban mejor sustentados con base al índice de endemismo ponderado, en contraste con lo sugerido por Crisp *et al.* (2001) y Linder (2001) y lo atribuyeron a que el endemismo ponderado corregido daba resultados confiables para taxones suficientemente muestreados, lo que no correspondía a los registros de los helmintos parásitos de México, donde el endemismo ponderado puede reconocer de mejor manera centros de endemismos en taxones en los que no se tiene la totalidad de especies muestreadas. Sin embargo, en este estudio los centros de endemismo identificados con el endemismo ponderado corregido son mas congruentes que los obtenidos con el endemismo ponderado. El presente estudio identifica centros de endemismo y posibles homologías biogeográficas entre helmintos parásitos especialistas y sus hospederos. Estos centros de endemismo pueden robustecerse al adherir taxones tanto de plantas como de otros animales y pueden servir de base para futuros análisis de biogeografía cladística.

Conclusiones

Los centros de endemismo fueron detectados con el índice de endemismo ponderado corregido y en general coincide con las zonas de simpatria de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*.

Los centros de endemismo reconocidos comparten por lo menos a los taxones *M. bravoae*, *R. lichtenfelsi* o *Salsuginus* sp.

Las áreas reconocidas en este estudio corresponden a zonas que previamente se habían sugerido como áreas de conservación para otros taxones.

Los centros de endemismo son alelopátridos debido a que tienen una superposición parcial entre el área de distribución de *M. bravoae*, *R. lichtenfelsi* y *Salsuginus* sp.

El centro de endemismo B, río Ayuquila, es un endemismo anidado y se adhiere a la propuesta de que la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán es una área de resguardo de alta diversidad.

La presencia de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* en el lago de Pátzcuaro y el manantial la Mintzita representa una homología biogeográfica que confirma la categorización como área natural protegida para el Lago de Pátzcuaro.

Tabla 4.1 Número de taxones presentes por cuadro y valores de endemismo ponderado corregido (E. P. C.). Se considera centro de endemismo a aquel E. P. C. igual o mayor a 0.333 (Linder, 2001).

Cuadro / Número de taxones	E. P. C.	Áreas de endemismo
1 / 2	0.15	
6 / 3	0.42	A
9 / 2	0.14	
12 / 4	0.35	B
14 / 2	0.14	
16 / 3	0.14	C

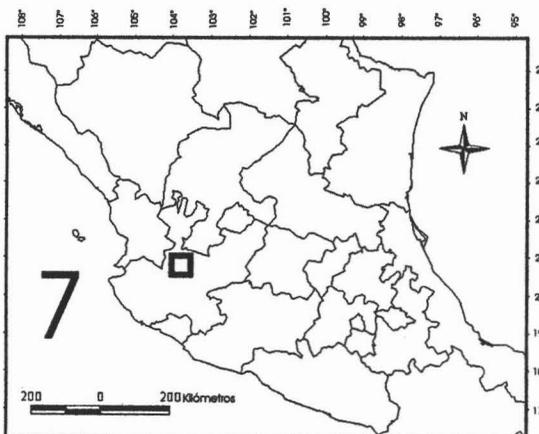
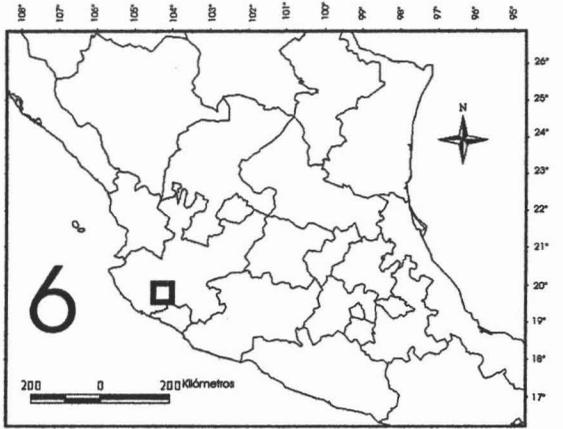
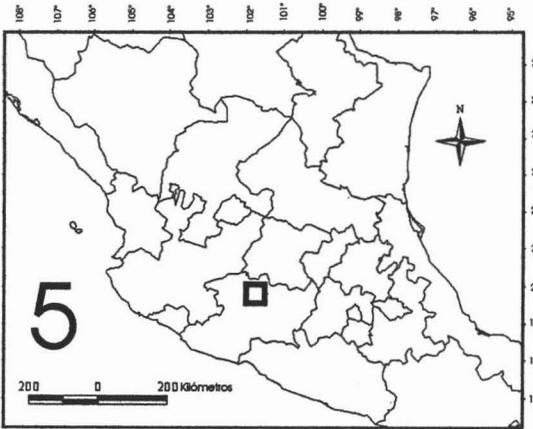
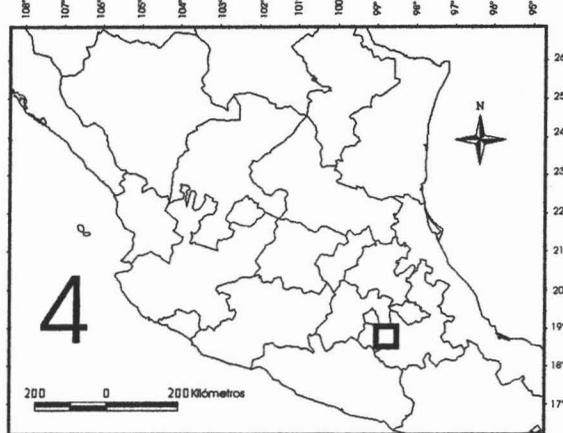
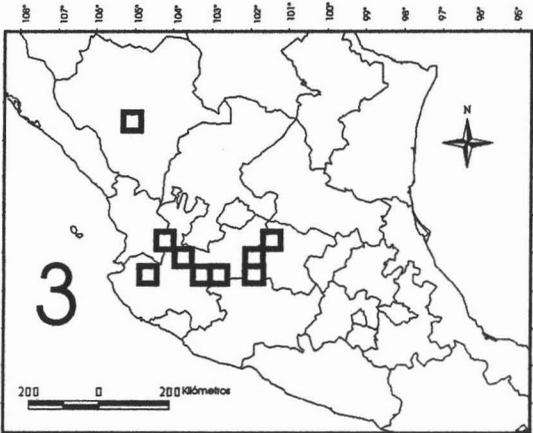
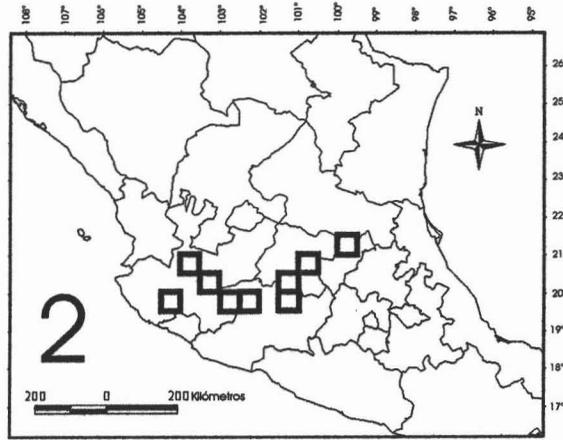
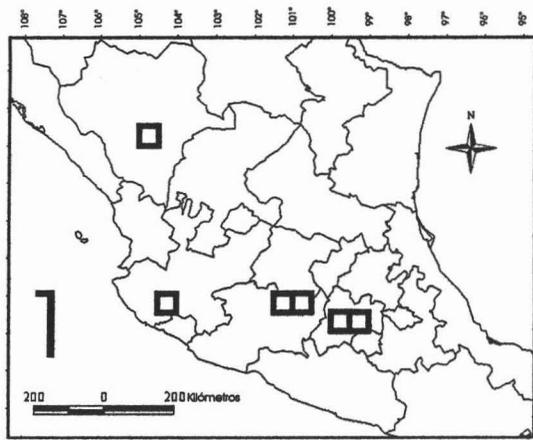


Figura 4.1 Área de distribución de:

- 1 = *Margotrema bravoae*
- 2 = *Rhabdochona lichtenfelsi*
- 3 = *Salsuginus* sp.
- 4 = *Rhabdochona ahuehuellensis*
- 5 = *Margotrema guillerminae*
- 6 = *Margotrema* sp.
- 7 = Haploporidae gen. sp.

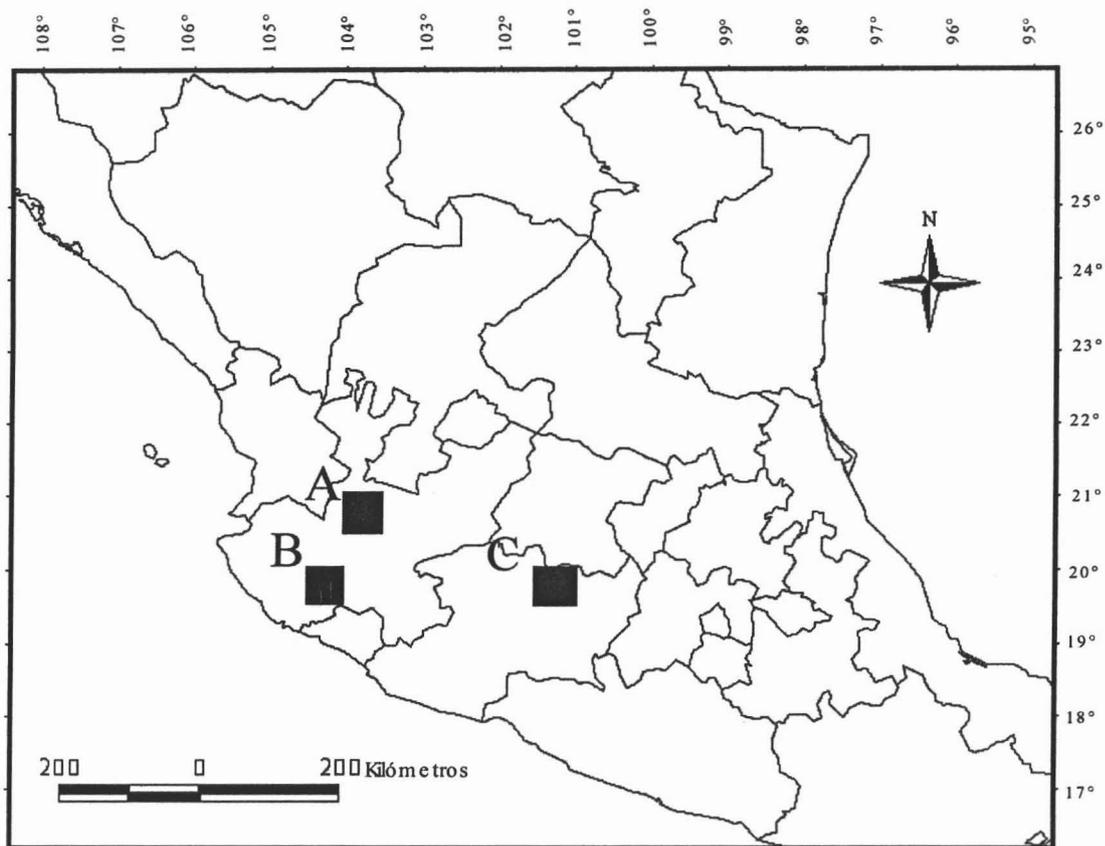


Fig. 4.2

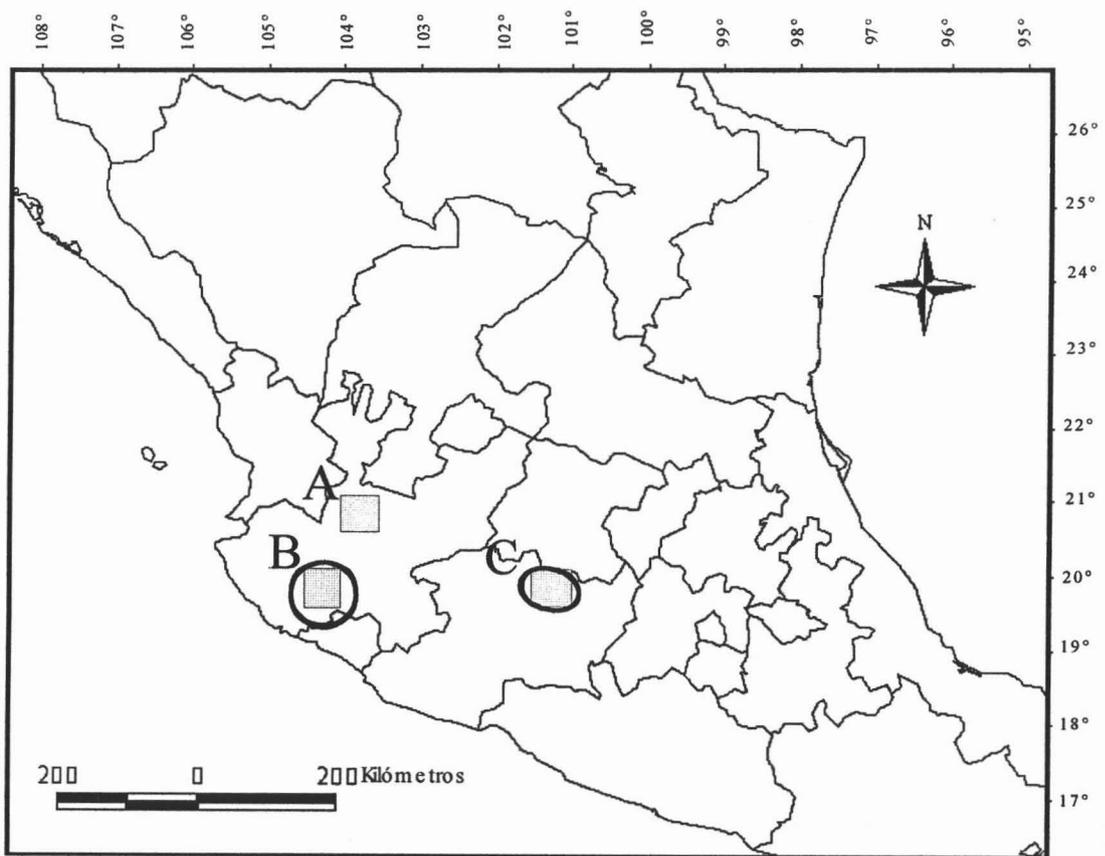


Fig. 4.3

Fig. 4.2 Centros de endemismo para helmintos parásitos de peces de la familia Goodeidae.

A = manantial El Rincón, Jalisco; B = manantial La Mintzita y Lago de Pátzcuaro, Michoacán; C = río Ayuquila, Jalisco.

Fig. 4.3 Coincidencia entre los centros de endemismo y las áreas de simpatría definidas con el método de propinquidad media para *Margotrema bravoae* y *Rhabdochona lichtenfelsi*.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Este trabajo tuvo como objetivo principal abordar algunos aspectos biogeográficos de los helmintos parásitos de goodeidos y proponer hipótesis sobre las causas que explican la distribución actual de las especies especialistas de helmintos de peces dulceacuícolas de la familia Goodeidae en sistemas hidrológicos del centro de México.

Los objetivos se alcanzaron en dos etapas: 1. Realizando un inventario helmintológico que permitiera identificar a las especies de helmintos que se encuentran parasitando a los goodeidos y determinar cuales se relacionan más estrechamente con estos peces, y 2. Aplicando métodos de biogeografía contemporánea como: a) método de propinquidad media (MPM) (Capítulo II), b) análisis de simplicidad de endemismos (PAE) (Capítulo III), y c) un análisis preliminar de endemismos basado en índices cuantitativos (Capítulo IV).

Por primera vez se realizó un examen helmintológico para nueve especies de goodeidos y se proporcionó un total de siete nuevos registros helmintológicos para esta familia. Tres taxones se identificaron como especies especialistas y otras tres presentaron problemas taxonómicos para adjudicarles correctamente esta categorización. La baja riqueza de especies especialistas para goodeidos sugiere que las comunidades de helmintos parásitos son sujetas a invasión por especies de helmintos introducidas antropogénicamente (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). Las especies *Centrocestus formosanus* y *Bothriocephalus acheilognathi* han sido introducidas por el hombre (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Salgado-Maldonado y Pineda-López *et al.*, 2003). En el presente estudio se detectaron tres nuevos registros de hospederos para *B. acheilognathi* y un registro para una nueva localidad de *C. formosanus*. El hallazgo de estos parásitos señala aspectos de gran importancia, ya que los dos helmintos constituyen un grave peligro para la acuicultura y el acuarismo, así como para la conservación de especies de peces endémicas de México (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Salgado-Maldonado y Pineda-López *et al.*, 2003).

El MPM mostró que *Margotrema bravoae* presentó una distribución amplia y disyunta y que probablemente se relacione históricamente con el área de distribución de sus hospederos específicos. El área de distribución identificada en el presente trabajo para este taxón se considera amplia en relación a las propuestas previas que sugerían una distribución restringida (Lamothe-Argumedo, 1970; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b, 2004b; Pérez, 2001; Pineda-López *et al.*, 2005; Sánchez-Nava *et al.*, 2004). Este resultado derivó de que en tres de las 14 nuevas

localidades muestreadas se recolectó al trematodo *M. bravoae*, lo que sugiere, que al realizar nuevos muestreos el área de distribución puede redefinirse de este u otros taxones considerados con área de distribución restringida.

Por otra parte, se corroboró la distribución amplia de *Rhabdchona lichtenfelsi*, que había sido registrada previamente en los sistemas de los ríos Lerma, Ayuquila y Estórax (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; 2004a, b; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). Esta distribución se encuentra relacionada con el área de distribución de sus hospederos definitivos.

El PAE que se realizó para proponer una hipótesis general de las relaciones de los sistemas hidrológicos del centro de México, utilizando las áreas de distribución de los helmintos parásitos de goodeidos, mostró resultados que sugieren una relación entre los cuerpos de agua de Durango, el río Lerma y afluentes del río Balsas y Santiago, y el río Ayuquila. Se sugiere que los ríos Lerma y afluentes del río Balsas y Santiago, y el río Ayuquila se encuentran en mayor relación que con respecto a los cuerpos de agua de Durango.

Los resultados obtenidos a partir de la gradilla, las áreas de distribución simpátridas de *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi* determinadas por el MPM, y por los valores de los índices cuantitativos del endemismo ponderado corregido, definimos tres centros de endemismo ubicados sobre la parte centro-occidental de México en el río Ayuquila y en el manantial El Rincón, Jalisco, y en el Lago de Pátzcuaro y en el manantial La Mintzita, Michoacán. Estos resultados sugieren al aplicar distintos métodos biogeográficos se puede definir con mayor detalle centros de endemismo.

La estrecha relación entre la historia hidrogeomorfológica del centro de México, la historia evolutiva de goodeidos y el área de distribución de sus especies especialistas de helmintos, implica homología biogeográfica entre ambos linajes sobre una misma región. Basándose en la edad geológica de los cuerpos de agua dulce y a la diferenciación evolutiva de los goodeidos del centro de México, Pineda-López *et al.* (2005) propusieron una estrecha relación evolutiva entre los goodeidos y dos de sus especies especialistas: *M. bravoae* y *R. lichtenfelsi*. Estos autores sugirieron que la edad de la asociación de estos helmintos con los goodeidos, es de unos 5 m. a. Ellos asignaron esta edad considerando que la historia biogeográfica de los goodeidos en el centro de México correspondía con lo descrito para el género de peces dulceacuícolas *Chirostoma* (Barbour, 1973; Echelle y Echelle, 1984). Sin embargo, la filogenia propuesta para la familia Goodeidae sugiere una edad de divergencia de 23.8 m. a. para la misma

(Webb *et al.*, 2004). Con base en la edad de divergencia del hospedero más ancestral de *M. bravoae* y a su estrecha relación evolutiva con la familia Goodeidae (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b; Pineda-López *et al.*, 2005), se sugiere que la asociación *M. bravoae*-goodeino podría corresponder a la edad de divergencia de su hospedero más ancestral (14.9 m.a.). Por otra parte, la asociación *R. lichtenfelsi*-goodeino posiblemente se debe a la capacidad de colonización y especialización del género *Rhabdochona* para distintas especies de peces dulceacuícolas (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004b), y posiblemente presenta una edad de divergencia similar a sus hospederos ancestrales (hace más de 8 m. a.).

Se sabe que los eventos de coevolución involucran relaciones parásito-hospedero, depredador-presa, herbívoro-planta-hospedero, mutualismo, mimetismo y competencia (Futuyma y Slatkin, 1983; Futuyma, 1986; Brooks y McLennan, 1991; Mitter *et al.*, 1991; Farrell *et al.*, 1991). Si analizamos las posibles relaciones evolutivas de *M. bravoae*, *R. lichtenfelsi* y *R. ahuehuellensis* con sus hospederos específicos goodeidos sobreponiendo los taxones helmintológicos como caracteres dentro de la filogenia de la familia Goodeidae, y tomando en cuenta la distribución de los peces e infiriendo la edad de divergencia de los helmintos de acuerdo con la edad de divergencia específica de los principales clados de goodeidos, es posible postular algunas teorías acerca de las asociaciones evolutivas entre ambos linajes como relaciones ancestrales entre la asociación *Margotrema*-goodeino la alta capacidad parasitaria del género *Rhabdochona* para peces goodeidos. Esta hipótesis puede ser apoyada en futuros estudios de coevolución (coespeciación y coadaptación) entre ambos linajes. Por ejemplo, para identificar los patrones de asociación geográfica y/o ecológica entre clados, Brooks (1979) y Brooks y McLennan (1991) propusieron cuatro reglas generales: regla de Szidat, reglas de Manter, regla de Fahrenholz, y regla de Eichler. Los helmintos parásitos especialistas estudiados en este trabajo se pueden ajustar como modelos de estudio para los supuestos de las dos primeras reglas, por lo que no mencionaremos los supuestos para las reglas de Fahrenholz y Eichler (ver Brooks, 1979; Brooks y McLennan, 1991).

La regla de Szidat propone que en cuanto más primitivo es un hospedero, más primitivos son los parásitos que aloja (Brooks, 1979; Brooks y McLennan, 1991). La alta especificidad hospedatoria de *M. bravoae*, su área de distribución y la posible asociación ancestral propuesta en este trabajo con los goodeidos, podría ser congruente con lo propuesto por la regla de Szidat.

La regla de Manter incluye tres variantes, una de ellas propone que los parásitos evolucionan más lentamente que sus hospederos (Brooks, 1979; Brooks y McLennan, 1991). Las tasas de especiación calculadas para goodeidos proponen que es una familia de peces dulceacuícolas con alta radiación adaptativa ya que cuenta con 37 taxones actualmente identificados como especies válidas (Webb *et al.*, 2004). Actualmente se han registrado 38 especies de helmintos en peces goodeidos (Capítulo I), sin embargo, solo tres de estas especies se pueden claramente definir como especialistas de la familia: *Margotrema bravoae*, *Rhabdochona lichtenfelsi* y *R. ahuehuellensis*. La característica de presentar pocas especies especialistas y abundantes generalistas permitió a Pineda-López *et al.* (2005) considerar que las comunidades de helmintos en estos peces dulceacuícolas son jóvenes y relacionarlas con la edad geológica temprana de los cuerpos de agua dulce del centro de México. Sin embargo, la baja riqueza de especies del género *Margotrema* en goodeidos sugiere una baja tasa de especiación en la asociación histórica de *Margotrema*-goodeino. Algo similar ha sido registrado en las especies de monogéneos de cíclidos de México, donde se ha sugerido que las tasas evolutivas de sus hospederos han sido más rápidas que las de sus parásitos, por lo que el patrón de distribución parásito/hospedero es desigual, es decir, pocas especies de monogéneos en muchas especies de hospederos (Vidal-Martínez *et al.*, 2001).

Las explicaciones para el área de distribución de *M. bravoae* coinciden con la teoría de que los goodeidos divergieron en sistemas hidrológicos del norte de México (Parenti, 1981). Los eventos de vicarianza que sufrieron los sistemas hidrológicos del norte de México durante el Mioceno Temprano (16.8 m. a.) y que dividieron a la familia Goodeidae en dos subfamilias (Goodeinae y Empetrichthyinae) (Webb *et al.*, 2004), posiblemente se apoyen en el futuro con la presencia de tremátodos especialistas relacionados con el género *Margotrema* en peces empetrichtinos.

La asociación *R. lichtenfelsi*-goodeino se debe probablemente a la capacidad de colonización y especialización del género *Rhabdochona* en distintas especies de peces dulceacuícolas en simpatria. Al parecer la activación ó colonización de nuevos hospederos (host-switching), es una estrategia recurrente en la evolución de las asociaciones hospedero-parásito (Mitter y Brooks, 1983; Barker, 1991; Brooks y McLennan, 1991, 1993, 2002; Poulin, 1992, 1998; Page, 1994; Hoberg *et al.*, 1997; Paterson y Gray, 1997). Futuros estudios filogenéticos del

género *Rhabdochona* también podrán ayudar a comprender los procesos biogeográficos y evolutivos entre linajes afines.

Las relaciones biogeográficas y evolutivas sugeridas en el presente trabajo para taxones helmintológicos con sus hospederos goodeidos, dan pauta para generar nuevas preguntas. Por ejemplo, es muy posible que al agregar datos acerca del área de distribución actual e histórica de otros taxones endémicos para esta región se puedan identificar homologías biogeográficas y explicar con mejor detalle el área de distribución de los taxones helmintológicos. Por otra parte, sería de gran interés realizar estudios para conocer cuales taxones están involucrados con los ciclos de vida de los helmintos especialistas de goodeidos y delimitar su área de distribución, de esta forma se podrían identificar patrones biogeográficos entre el área de distribución de los hospederos intermediarios, definitivos y de sus helmintos parásitos. A partir de que los procesos ecológicos y evolutivos están íntimamente relacionados (Poulin, 1998) resultaría importante conocer cuales fueron los factores ecológicos o evolutivos que intervinieron en el establecimiento de las asociaciones entre los goodeidos y sus helmintos. Para conocer esto podrían formularse distintas preguntas como: ¿existió flujo génico interrumpido entre hospederos y no entre las poblaciones de parásitos?, ¿cómo influyen los hábitos alimenticios en las vías de infección de los helmintos parásitos?, ¿cómo son los procesos de hibridación entre las especies de hospederos y si estas poblaciones híbridas pueden desplazar consigo las asociaciones helmintológicas?, ¿existe o no una pérdida de la capacidad de parasitar a distintos hospederos por parte de un helminto parásito?, ¿existió uno o varios procesos de aislamiento de poblaciones de parásitos y hospederos a causa de los eventos vicariantes del centro de México?, ¿existe una preferencia del helminto por el hábitat del hospedero?, ¿que tanto afecta el número de especies de hospederos que parasita el helminto en cada estadio del ciclo de vida para definir el área de distribución de un helminto parásito?. Los futuros estudios aplicando metodologías de biogeografía contemporánea y biología evolutiva, así como nuevos registros y análisis ecológicos, podrán ayudar a esclarecer los procesos históricos que han sufrido las asociaciones parásito-goodeido sobre un escenario particular como es el centro de México y permitirán refutar o apoyar algunas de las hipótesis aquí expuestas.

REFERENCIAS

- Aguayo-Camargo, J. E., S. Martín-Córdova y P. Sánchez-Días. 1989. Evolución geológica de la Cuenca de México. En: Sociedad Mexicana de Mecánica de Suelos, A. C. Simposio Sobre Tópicos Geológicos de la Cuenca del Valle de México. México, D. F. pp. 25-41.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Báez-Valé, C. Mendoza-Palmero, G. Salgado-Maldonado y G. Barrios-Quiroz. 2003a. Nuevos registros de *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae) para México. *Universidad y Ciencia* 19:62-65.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina, A. Martínez-Aquino, G. Salgado-Maldonado y A. González-Zamora. En prensa a. Aplicación del Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Editores). Biogeografía en Iberoamérica. Regionalización: aspectos históricos, metodológicos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado. 2003b. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30:1861-1872.
- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R. Contreras-Medina y C. A. Ruíz-Jiménez. En prensa b. Diversity and endemism of adult helminth parasites of freshwater fishes in Mexico. *Journal of Biogeography*.
- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R. G. Moreno-Navarrete, y G. Cabañas-Carranza. 2004. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Luna-Vega, I., J. J. Morrone y D. Espinosa-Organista (Editores). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 261-270.

- Anderson, S. 1984. Areography of North American Fishes, Amphibians, and Reptiles. *American Museum Novitates* 2802:1-16.
- Anderson, S. 1994. Area and endemism. *Quarterly Review of Biology* 69:451-471.
- Arriaga-Cabrera, L., J. M. Espinosa-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loa-Loza. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. 609 p.
- Axelius, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics* 7:197-199.
- Barbour, C. D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3:533-556.
- Barker, S. C. 1991. Evolution of host-parasite associations among species of lice and rock-wallabies: coevolution? *International Journal for Parasitology* 21:1047-1064.
- Barragán, J. y S. Magallón-Barajas. 1994. Peces dulceacuícolas mexicanos X. *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *Zoología Informa* 28:27-36.
- Berra, T. M. 2001. Freshwater fish distribution. Academic Press, San Diego. 604 p.
- Bisconti M., W. Landini, G. Bianucci, G. Cantalamessa, G. Carnevale, L. Ragaini y G. Valleri. 2001. Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analyses of endemism based on reptiles, land birds and Scalesia land plants. *Journal of Biogeography* 28:495-510.
- Brooks, D. R. 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology* 28:299-307.

- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior. A Research Program in Comparative Biology*. The University of Chicago Press. 434 p.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 1993. *Parascript. Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres. 429 p.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 2002. *The Nature of Diversity. An Evolutionary Voyage of Discovery*. The University of Chicago Press. 668 p.
- Brooks, D. R. y M. G. P. Van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*. 30:819-825.
- Brown, J. H. y H. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, Mariland. pp. 691.
- Caspeta-Mandujano, J. M. 1996. Helminths parasites of *Ilyodon whitei* (Pisces: Goodeidae) in the río Amacuzac, locality "El Chisco" Municipio de Jojutla, Morelos, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 62 p.
- Caspeta-Mandujano, J. M. 2000. The nematode fauna of freshwater fishes in Central Mexico. A taxonomic-faunistic study. C. Sc. (Ph. D.) Thesis. Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic. 127 p.
- Caspeta-Mandujano, J. M., R. Aguilar-Aguilar y G. Salgado-Maldonado. 2002. *Rhabdochona guerreroensis* sp. n. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the intestine of the Gobiid *Sicydium multipunctatum* from freshwaters in Mexico. *Folia Parasitologica* 47:211-215.
- Caspeta-Mandujano, J. M. y F. Moravec. 2000. Two new intestinal nematodes of *Profundulus labialis* (Pisces, Cyprinodontidae) from fresh waters in Mexico. *Acta Parasitologica* 45:285-292.

- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec y G. Salgado-Maldonado. 2000. *Rhabdochona mexicana* sp. n. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the intestine of characid fishes in Mexico. *Folia Parasitologica* 47:211-215.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec y G. Salgado-Maldonado. 2001. Two new species of Rhabdochonids (Nematoda: Rhabdochonidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. *Journal of Parasitology* 87:139-143.
- Cavieres, L. A., M. T. K. Arroyo, P. Posadas, C. Marticorena, O. Matthei, R. Rodríguez, F. A. Squeo y G. Arancio. 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone: Application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation* 11:1301-1311.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. *Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad* 847 p.
- Contreras-Medina, R., I. Luna y J. J. Morrone. 2001. Conceptos biogeográficos. *Elementos* 41:33-37.
- Crisci J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28:157-168.
- Crisci J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. pp. 250.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder y A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28:183-198.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Publicado por el autor. Caracas. 1018 p.

- Crosby, M. J. 1994. Mapping the distribution of restricted-range birds to identify global conservations priorities. En: Miller, R. I. (Editor). Mapping the diversity of nature. Chapman and Hall, Londres. pp. 145-144.
- da Silva, J. M. C. y D. C. Oren. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59:427-437.
- De Cserna, Z. y R. Álvarez. 1995. Quaternary drainage development in Central Mexico and the threat of an environmental disaster; a geological appraisal. *Environmental and Engineering Geoscience* 1:29-34.
- De Grave, S. 2001. Biogeography of Indo-Pacific *Potoniinae* (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography* 28:1239-1254.
- de la Vega-Salazar, M. Y. 2003a. Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*. 72:20-30.
- de la Vega-Salazar M. Y. 2003b. Factores Limnológicos y Ecológicos asociados a la extinción de las especies de peces *Skiffia francesae* y *Zoogoneticus tequila*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 123 p.
- de la Vega-Salazar M. Y., E. Ávila-Luna y C. Macías-García. 2003a. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* 12:2043-2056.
- de la Vega-Salazar M. Y., E. Ávila-Luna y C. Macías-García. 2003b. Threatened fishes of the world: *Zoogoneticus tequila* Webb & Miller 1998 (Goodeidae). *Environmental Biology of Fishes* 68:14.

- Díaz-Pardo, E., M. A. Godínez-Rodríguez, E. López-López y E. Soto-Galera. 1993. Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 39:103-127.
- Doadrio, I. y O. Domínguez. 2004. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:416-430.
- Dybdahl, M. F. y M. C. Lively. 1996. The geography of coevolution: Comparative population structures for snail and its trematode parasite. *Evolution* 50:2264-2275.
- Echelle, A. A. y A. F. Echelle. 1984. Evolutionary genetics of a “species flock” atherinid fishes on the Mesa Central of Mexico. En: Echelle, A. A. and I. Kornfield (Editores). *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Marine at Orono Press, Maine. USA. pp. 93-110.
- Escalante, T. y J. J. Morrone. 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? En: Morrone J. J. y J. Llorente (Editores). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 167-172.
- Esch, G. W., C. R. Kennedy, A. O. Bush y J. M. Aho. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: Alternative strategies for colonization. *Parasitology* 96: 519-532.
- Espadas M. C., R. Durán y J. Argáez. 2003. Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distributions* 9:313-330.
- Espinosa-Organista, D., C. Aguilar y T. Escalante. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización geográfica. En: Llorente J. y J. J. Morrone (Editores). *Introducción a la*

biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 31-37.

Espinosa-Pérez, H., P. Fuentes-Mata, M. T. Gaspar-Dillantes y V. Arenas. 1993. Notes on Mexican ichthyofauna. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye., A. Lot. and J. Fa. (Editores). Biological diversity of Mexico: Origins and distributions. Oxford University Press, Nueva York. pp. 229-251.

Espinosa-Pineda, G. 1996. El embrujo del Lago: El sistema lacustre de la cuenca de México en la cosmovisión mexicana. Instituto de Investigaciones Históricas, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. 432 p.

ESRI, 2000. Arc View GIS Version 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc., Nueva York, E. E. U. U.

Farrell, B. D., T. E. Mitter y D. J. Futuyma. 1991. Diversification and the insect-plant interface: Insights from phylogenetics. *Bioscience* 42:34-42.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy T. P., R. Bay, A. Lot y J. Fa (Editores). Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 792 p.

Flores-Villela, O. 1998. Herpetofauna de México: Distribución y Endemismo. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye., A. Lot., y J. Fa. (Editores). Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 271-278.

Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary biology. Sunderland, Mas. Sinauer Associates. 590 p.

Futuyma, D. J. y M. Slatkin. 1983. Coevolution. Sunderland, Mas. Sinauer Associates. 555 p.

- Geraads, D. 1998. Biogeography of circum-Mediterranean Miocene-Pliocene rodents: a revision using factor analysis and parsimony analysis of endemism. *Palaeogeography-Palaeoclimatology-Palaeoecology* 137: 273-288.
- Gesundheit, M. P. 2004. Biogeografía evolutiva de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 72 p.
- Gesundheit, M. P. y Macías-García, C. En prensa. Biogeografía de la familia Goodeidae. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Editores). Biogeografía en Iberoamérica. Regionalización: aspectos históricos, metodológicos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Grant, E. C. y B. R. Riddle. 1995. Are the endangered springfish (*Crenichthys* Hubbs) and poolfish (*Empetrichthys* Gilbert) fundulines or goodeids? A mitochondrial DNA assessment. *Copeia* 1:209-212.
- Grudzien, T. A., M. M. White y B. J. Turner. 1992. Biochemical systematic of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology* 40:801-814.
- Guzmán-Arroyo, M. 1990. La fauna acuática de la Nueva Galicia. Una aproximación a la problemática de su estudio y conservación. *Tiempos de Ciencias* 20:1-47.
- Harold, A. S. y R. D. Mooi. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43:261-266.
- Hanzelová, V. y T. Scholz. 1999. Species of *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of coregonid and salmonid fishes from North America: Taxonomic reappraisal. *Journal of Parasitology* 85:94-101.

- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plants and animals distributions. Segunda Edición. Oxford University Press. Nueva York. 187 p.
- Hoberg E. P., D. R. Brooks y D. Siegel-Causey. 1997. Host-parasite co-speciation: history, principles, and prospects. En: Clayton, D. H. y J. Moore. (Editores). Host-Parasite Evolution. General Principles and Avian Models. Oxford University Press. Nueva York. pp. 212-235.
- Kohlmann, B. y S. Sánchez. 1984. Estudio areografico del género *Bursera* Jack. Ex. L. (Burceraceae) en México: Una síntesis de métodos. Métodos cuantitativos en Biogeografía. En: Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlman y S. Sánchez (Editores). Métodos cuantitativos en Biogeografía. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 41-115.
- Lamothe-Argumedo, R. 1970. Tremátodos de peces VI. *Margotrema bravoae* gen. nov. sp. nov. (Trematoda: Allocreadiidae) parásito de *Lermichthys multiradiatus* Meek. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 41:87-92.
- Linder, H. P. 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* 28:169-182.
- Llorente, J., N. Papavero y A. Bueno. 2001. Síntesis histórica de la Biogeografía. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Editores). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 1-14.
- López-López E. y J. Paulo-Maya. 2001. Changes in the fish assemblages in the upper Río Ameca, México. *Journal of Freshwater Ecology* 16:179-187.

- López-Jiménez, S. 1981. Céstodos de peces. I. *Bothriocephalus (Clestobothrium) acheilognathi* (Cestoda: Bothriocephalidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 51:69-84.
- López-Ramos, E. 1982. Geología de México. Tomos II y III. México, D.F. 454 p.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa-Organista y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26:1299-1305.
- Lyons, J. y N. Mercado-Silva. 1999. Patrones taxonómicos y ecológicos entre comunidades de peces en ríos y arroyos en el Oeste de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 70:169-190.
- Lyons, J. y N. Mercado-Silva. 2000. Peces dulceacuícolas mexicanos XVIII. *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *Zoología Informa* 43:3-16.
- Lyons, J., S. Navarro-Pérez, P. A. Cochran, E. C. Santana y M. Guzmán-Arroyo. 1995. Index of Biotic Integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in Wets-Central Mexico. *Conservation Biology*. 9: 569-584.
- Major, J. 1988. Endemism: A Botanical Perspective. En: Myers, A. y P. S. Giller. (Editores). *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall. Londres. pp. 117-146.
- Margolis L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris y G. A. Schad. 1982. The use ecological terms in Parasitology (Report of *and hoc* committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68:131-133.

- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza y M. P. Ortega-Olivares. 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, México. *Journal of Parasitology* 90:889-890.
- McAllister D. E., S. P. Platania, F. W. Schueler, M. E. Baldwin y D. S. Lee. 1986. Ichthyofaunal patterns on a geographic grid. En: Hocutt, C. H. y E. O. Wiley (Editores). *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York. pp. 17-51.
- McAllister, D. E., F. W. Schueler, C. M. Roberts y J. P. Hawkins. 1994. Mapping and GIS analysis of the global distribution of the coral reef fishes on a equal-area grid. En: Miller, R. I. *Mapping the Diversity of Nature*. Chapman and Hall, Londres. pp. 155-175.
- Medina-Nava, M. T., L. E. Zubieta-Rojas y J. P. Ramírez-Herrejón. 2003. Estructura de la comunidad de peces de La Mintzita, Morelia Michoacán, Cuenca Lerma-Chapala. *Biológicas* 5:19-25.
- Mejía-Madrid, H. y G. Pérez. 2003. *Rhabdochona ahuehuellensis* n. sp. (Nematoda: *Rhabdochonidae*) from the balsas goodeid, *Ilyodon whitei* (Osteichthyes: Goodeidae), in Mexico. *Journal of Parasitology* 89:356-361.
- Mendoza-Franco, E. F., T. Scholz y G. Cabañas-Carranza. 2003. *Guavinella tropica* n. gen., n. sp. (Monogenea: Dactylogyridae) from the Gills of the Bigmouth Sleeper, *Gobiomorus dormitor* (Perciformes: Eleotridae), from Mexico. *Comparative Parasitology* 70: 26-31.
- Mendoza-Franco, E. F. y V. Vidal-Martínez. 2001. *Salsuginus neotropicalis* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the pike killifish *Belonesox belizanus* (Atheriniformes: Poeciliidae) from Southeastern Mexico. *Systematic Parasitology* 48:41-45.

- Miller, R. R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 30:121-153.
- Miller, R. R. y M. L. Smith. 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. En: Hocutt, C. H. y E. O. Wiley (Editores). *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York. pp. 487-517.
- Minckley, W. L., D. A. Hendrickson y C. E. Bond. 1986. Geography of Western North American freshwater fishes: description and relationships to intercontinental tectonics. En: Hocutt, C. H. y E. O. Wiley. (Editores). *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York. Pp. 519-613.
- Mitter, C. y D. R. Brooks. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En: Futuyma, D. J. y M. Slatkyn. (Editores). *Coevolution*. Sinauer Publications, Sunderland. pp. 65-98.
- Mitter, C., B. Farrell y D. J. Futuyma. 1991. Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *Tree* 6:290-293.
- Moravec, F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia and Kluwer Academic Publishers. Praga and Dordrecht, Boston, Londres. 473 p.
- Moravec, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region. Academia, Praga. 464 p.
- Moravec, F., R. Aguilar-Aguilar y G. Salgado-Maldonado. 2001. Systematic status of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León et Salgado-Maldonado, 1986 (Nematoda: Capillariidae) from freshwater fishes in Mexico. *Acta Parasitologica* 46:8-11.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.

- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and distributions* 7:297-300.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995 Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic* 26:373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar-Zuñiga y J. Llorente. 1999. Preliminary Clasification of the Mexican Biogeographic provinces: A Parsimony Analysis of Endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44:507-514.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente. 1996. Manual de biogeografía histórica. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 155 p.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* 85:83-108.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28:635-650.
- Myers, A. y P. S. Giller. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. En: Myers, A. y P. S. Giller (Editores). *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall. Londres. pp. 3-12.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematic and biogeography. Cladistics and vicariance*. Columbia University Press. Nueva York. 567 p.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada. 1.00.08. Publicado por el autor, Ithaca, NuevaYork. E. U. A.

- Page, R. D. M. 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10:155-173.
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 168:340-557.
- Paterson A. M. y R. D. Gray. 1997. Host-parasite co-speciation, host switching, and missing the boat. En: Clayton, D. H. y J. Moore (Editores). *Host-Parasite Evolution. General Principles and Avian Models*. Oxford University Press, Nueva York. pp. 236-252.
- Peresbarbosa-Rojas, R. E., G. Pérez y L. García. 1994. Helmintos parásitos de tres especies de peces (Goodeidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 65:201-204.
- Pérez, P. G. 2001. *Margotrema guillerminae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) from two species of freshwaters fishes in lake Zacapu, Michoacán state, Mexico, and new records of *Margotrema bravoae* Lamothe, 1970. *Journal of Parasitology* 87:1112-1114.
- Pérez, P. G. 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa central of México: Insights from host-parasite systems. *Journal of Parasitology* (Suppl) pp. S126-S133.
- Pérez, P. G. y A. Choudhury. 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69:10-19.
- Pérez, P. G. y A. Choudhury. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the research for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32:645-659.

- Pérez, P. G., L. García-Prieto, V. León-Régagnon y A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. *Journal of Fish Biology* 57:303-325.
- Pineda-López, R., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera, N. Hernández-Camacho, A. Orozco-Zamorano, S. Contreras-Robledo, G. Cabañas-Carranza y R. Aguilar-Aguilar. 2005. Helminth parasites of viviparous fishes in Mexico. En: H. Grier y M. C. Uribe (Editores). *Viviparous Fishes: Genetics, Ecology, and Conservation*. New Life Publications Homestead, Florida. pp. 437-456.
- Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* Vol. 4.
- Poulin, R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. *Australian Society of Parasitology* 22:753-758.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites. From individuals to communities*. Chapman and Hall, Londres. pp. 212.
- Rapoport, E. 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 214 p.
- Rapoport, E. y J. A. Monjeau. 2001. *Areografía*. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Editores). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 23-27.
- Rhode, K. 1993. *Ecology of marine parasites. Segunda Edición*. CAB International, Willingford, Reino Unido. pp. 298.

- Rojas-Parra, C. A., I. C. Poveda-Matallana, A. Prieto-Cruz, A. Ruedas-Lleras y M. A. Luis Martínez. 2003. El tamaño de celda en el análisis de patrones espaciales de la biodiversidad utilizando Sistemas de Información Geográfica: ¿Un problema de escalas? En: J. J. Morrone y J. Llorente. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 123-132.
- Rosen, B. R. 1988a. Biogeographic patterns: a perceptual overview. En: Myers, A. y P. S. Giller (Editores). Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall. Londres. pp. 22-55.
- Rosen, B. R. 1988b. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En Myers, A. y P. S. Giller (Editores). Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall. Londres. pp. 437-481.
- Ruggiero, A. 2001. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: Aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Editores). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 81-94.
- Ruggiero, M. y J. H. Lawton. 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographical ranges of Andean passerine birds?. *Biological Journal of the Linnean Society* 63:283-304.
- Ruggiero, M., J. H. Lawton y J. M. Blackburn. 1998. The geographic ranges of mammalian species in South American: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography* 25:1093-1103.

- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Mayén-Peña, D. Brailosvky y R. Báez-Valé. 2001a. Helminth parasites of freshwater fishes of the balsas River Drainage Basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68:196-203.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, J. M. Caspeta-Mandujano, R. G. Moreno-Navarrete, P. Sánchez-Nava y R. Aguilar-Aguilar. 2001b. A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago River Basin, México. *Comparative Parasitology* 68:204-218.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R. Pineda-López, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva. 2004a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Panúco river basin, East Central México. *Comparative Parasitology* 71:190-202.
- Salgado-Maldonado, G., M. I. Jiménez-García y V. León-Régagnon. 1992. Presence of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 in *Heterandria bimaculata* from Catemaco, Veracruz and considerations about the acanthocephalans of freshwater fishes of Mexico. *Memorias do instituto Oswaldo Cruz* 87:239-240.
- Salgado-Maldonado, G. y C. R. Kennedy. 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology* 114:691-695.
- Salgado-Maldonado, G., N. Mercado-Silva, G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, R. Aguilar-Aguilar y L. I. Iñiguez-Dávalos. 2004b. Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Ayuquila River, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71:67-72.

- Salgado-Maldonado, G. y R. Pineda-López. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5:261-268.
- Salinas-Moreno, Y., Ma. G. Mendoza, M. A. Barrios, R. Cisneros, J. Macías-Sámamo y G. Zúñiga. 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Cucurilionidae: Scolytinae) in Mexico. *Journal of Biogeography* 31:1163-1177.
- Sánchez-Álvarez, A., L. García-Prieto y G. Pérez. 1998. A new species of *Rhabdochona* Railliet, 1916. (Nematoda: Rhabdochonidae) from endemic goodeids (Cyprinodontiformes) from two Mexican lakes. *Journal of Parasitology* 84: 840-845.
- Sánchez-Nava, P., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera y B. Jaimes-Cruz. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the Upper River sub-sain, Mexico. *Parasitology Research* 93:396-402
- Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: A Review. *The American Midland Naturalist* 143:185-200.
- Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2001. Metacestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidae) parasitising fishes in Mexico. *Systematic Parasitology* 49:23-40.
- Scholz, T., J. Vargas-Vázquez, F. Moravec, C. Vivas-Rodríguez y E. Mendoza-Franco. 1996. Cestoda and acanthocephala of fishes from cenotes of Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica* 43:141-152.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México y de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario oficial de la Federación. México, 6 de marzo. pp, 1-80.

- Sereno-Uribe, A. 2004. Ciclo de vida de *Ochetosoma bravicaecum* Caballero y Caballero, 1941 y *Posthodiplostomum minimum* MacCallum, 1921 en condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 64 p.
- Smith, M. L. y R. R. Miller. 1986. Mexican Goodeid fishes of the genus *Characodon*, with description of a new species. *American Museum Novitates* 2851:1-14.
- Soto-Galera, E., J. Paulo-Maya, E. López-López y J. A. Serna-Hernández. 1999. Change in Fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río Grande de Morelia-Lago de Cuitzeo Basin, Mexico. *Environmental Management* 24:133-140.
- Udvardy, M. F. D. 1969. Dynamic zoogeography. Van Nostrand Reinhold, Nueva York. 445 p.
- Vidal-Martínez, V. M. y C. R. Kennedy. 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. En: Salgado-Maldonado, G., A. N. García-Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (Editores). Metazoan parasites in the neotropics: a systematic and ecological perspective. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF. pp. 227-290.
- Vidal-Martínez, V. M., T. Scholz y L. Aguirre-Macedo. 2001. Dactylogyridae of cichlid fishes from Nicaragua, Central America, with descriptions of *Gussevia herotilapiae* sp. n. and three new species of *Sciadicleithrum* (Monogenea: Ancyrocephalydae). *Comparative Parasitology* 68:76-86.
- Vilkenkin, B. Y. y V. I. Chikatunov. 1998. Co-occurrence of species various geographical ranges and correlation between area size and number of species in geographical scale. *Journal of Biogeography* 25:275-284.

- Villaseñor, J. L., J. A. Meave, E. Ortiz y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Biogeografía y conservación de los Bosques tropicales húmedos de México. En: J. J. Morrone y J. Llorente (Editores). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 216-209.
- Watanabe, K. 1998. Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research* 45:259-270.
- Webb, S. A. 1998. A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). (Ph. D.) Thesis. University Michigan Ann Arbor. 280 p.
- Webb, S. A., J. A. Graves, C. Macías-García, A. E. Magurran, D. O. Foighil y M. G. Ritchie. 2004. Molecular phylogeny of the live-bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogeny and Evolution* 30:527-544.
- Webb, S. A. y R. R. Miller. 1998. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *University Michigan, Ann Arbor* 725:1-23.
- West, R. C. 1964. Surface configuration and associated geology of Middle America. En: R. Wauchope y R. C. West (Editores). Handbook of Middle American Indians, Vol. 1. Natural Environment and Early Cultures. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematic. John Wiley y Sons, Nueva York. pp 439 p.

MAPAS.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (1997).
"Provincias biogeográficas de México". Escala 1:4 000 000. México.

Maderey-R, L. E. y Torres-Ruata, C. (1990), "Hidrografía e hidrometría", IV.6.1 (A). Atlas
Nacional de México. Vol. II. Escala 1: 4 000 000. Instituto de Geografía, UNAM.
México.

Información en línea: <http://www.conabio.gob.mx/>

Helminth Parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an Endemic Freshwater Fish From Lake Chapala, Jalisco, Mexico

Andrés Martínez-Aquino, Guillermo Salgado-Maldonado*, Rogelio Aguilar-Aguilar, Guillermina Cabañas-Carranza, and Mirza P. Ortega-Olivares, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, CP 04510 México, D. F., México; *to whom correspondence should be addressed. e-mail: gsalgado@mail.ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: A total of 6 helminth species were recorded during helminthological examination of 50 *Chapalichthys encaustus* from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. Helminth species identified included: *Salsuginus* sp. (an undescribed monogenean); *Posthodiplostomum minimum* (metacercariae); *Cyclastera ralli* (metacestode); *Polymorphus brevis* (cystacanth); *Contracaecum* sp. (nematode larvae); and *Rhabdochona lichtenfelsi* (adult nematode). Of these, 2 (*Salsuginus* sp. and *R. lichtenfelsi*) are specialist species. The observed species richness, individual parasite abundance, and diversity were low. Data suggest that host specificity is an important factor contributing to observed community composition and richness. Host feeding habits and helminth species availability seem to determine the characteristics of these helminth assemblages.

Freshwater fishes of the Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiforms) include Empechtrynidae and Goodeinae (Webb et al., 2004). Goodeinae includes 17 genera and 36 species, primarily restricted to the Mexican Highland Plateau (Berra, 2001; Webb et al., 2004). *Chapalichthys encaustus* is endemic to a single locality, Lake Chapala, Jalisco, in the Lerma River basin in Central Mexico. *Chapalichthys encaustus* and other endemic taxa are seriously endangered by Lake Chapala's dramatic pollution levels and decreasing water volume (Guzmán-Arroyo et al., 2002). To date, 9 goodeid species have been examined for helminth parasites (Salgado-Maldonado et al., 2001; Pineda-López et al., 2004), but there are still no data on the helminth parasites of *C. encaustus*. This report provides the first information regarding the helminths of *C. encaustus* from its only known geographic locality, Lake Chapala.

In March 2003, 50 specimens of *C. encaustus* caught by fishermen in Lake Chapala (20°14'95"N, 103°10'19"W) were examined for helminth parasites. The fish were taken live to the laboratory and examined within 24 hr of capture using standard procedures (see Sánchez-Nava et al., 2004). All the external surfaces, gills, eyes, viscera, and musculature of each fish were examined using a stereomicroscope. All helminths encountered in each fish were counted and then fixed with hot 4% formalin. Monogeneans, metacercariae, metacestodes, and acanthocephalan cystacanth were stained with Meyer's paracarmine or Ehrlich's hematoxylin, dehydrated using a graded alcohol series, cleared in methyl salicylate, and whole-mounted. Nematodes were cleared with glycerin for light microscopy and stored in 70% ethanol. Voucher specimens of all taxa are on deposit in the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Instituto de Biología, National Autonomous University of Mexico, Mexico City. Infection parameters used are those proposed by Bush et al. (1997), i.e., prevalence (percent infected) and mean infection intensity (mean number of parasites per infected fish).

A species richness sample effort curve was used to determine whether sample size was sufficient to produce an accurate estimate of the pool of helminths parasitizing *C. encaustus* in Lake Chapala (Aho et al., 1991; Salgado-Maldonado et al., 2004). A cumulative species curve was plotted, and the observed values were fitted to the Clench model to assess an asymptotic trend (Clench, 1979). The nonparametric species richness estimator bootstrap was calculated from the observed data to extrapolate the number of missing species at the component community level (Poulin, 1998). Numerical dominance was determined using the Berger-Parker dominance index (Southwood, 1978).

Lengths of the *C. encaustus* examined in this study ranged from 16 to 83 mm (mean 59 ± 13 SD). Examination of the gonads demonstrated that all the collected host specimens were sexually mature adults. A total of 3,560 helminth individuals were collected from the 50 fishes. Six helminth species were identified. These include *Salsuginus* sp., an undescribed monogenean; metacercariae of *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921); metacestode of *Cyclastera ralli* (Underwood and Dronen, 1986); the adult nematode *Rhabdochona lichtenfelsi* Sán-

chez-Álvarez, García, and Pérez, 1998; and larvae of *Contracaecum* sp. Cystacanth of the acanthocephalan *Polymorphus brevis* Van Cleave, 1916, were also present. Two of these helminth species, *Salsuginus* sp. and *R. lichtenfelsi*, are considered goodeid specialists, the latter being found only in the intestine. *Posthodiplostomum minimum* was the most numerous helminth recovered, accounting for about 95% of the worms collected, followed by *Contracaecum* sp. larvae, which accounted for 2%, and by *R. lichtenfelsi*, which accounted for 1.5%. The remaining species were very infrequent and at low mean intensities. Infection site, number of infected fish, prevalence, and mean intensity of each helminth species are shown in Table I.

Based on the cumulative species curve and the value obtained from the nonparametric species richness estimator (bootstrap = 6.49), indicating a minimum number of missing species remaining to be found at the component community level, the inventory presented here can be said to be complete.

No difference in helminth infection prevalences or mean intensity was observed between host sexes for any of the recorded helminth species. No significant correlation was observed between host size and total number of helminth species or total number of individual helminths for each species.

All hosts were infected with at least 1 helminth species. The number of helminth species per host ranged from 1 to 4. Twenty-one hosts had only a single helminth species, 21 had 2 helminth species, 7 had 3, and just 1 had a maximum of 4 helminth species. The total number of helminth individuals of all species per host varied from 1 to 776, with a mean number of helminths per host of 71.2 ± 125. The mean number of species per host was 1.8 ± 0.8. The Brillouin index varied from 0.318 to 0.593, with a mean diversity value of 0.144 ± 0.181. The Berger-Parker dominance index values varied from 0.56 to 1, with a mean value of 0.9 ± 0.1. The metacercariae of *P. minimum* were the most abundant parasites in 84% of the hosts. Intestines of most hosts were empty because only 14 of the 50 hosts examined possessed the enteric parasite, *R. lichtenfelsi*.

Most helminth species parasitizing *C. encaustus* were larval stages. All these helminth species have been previously recorded in freshwater goodeids of the Lerma-Santiago River basin, as well as from other freshwater fish species in Mexico (Pérez et al., 2000; Salgado-Maldonado et al., 2001; Aguilar-Aguilar et al., 2003; Pineda-López et al., 2004; Sánchez-Nava et al., 2004). The predominance of allogenic larval stages suggests that *C. encaustus* occupies an intermediate level in the local trophic web.

Concomitant with low richness, a second characteristic of the helminth community of *C. encaustus* is dominance by a single helminth species. The dominant *P. minimum* is a common parasite of freshwater fishes from a number of aquatic systems in Mexico. Indeed, it is 1 of the most widely distributed helminth parasites in the freshwater fish of Mexico (Aguilar-Aguilar et al., 2003).

The pool of available helminth species combined with a broad host diet seem to be important factors determining helminth community composition and richness. Pineda-López et al. (2004) reported a pool of 28 helminth species parasitizing 9 goodeid species in the Lerma River basin. Twenty-five of these species are generalists, widely distributed throughout this drainage basin, and would be thus available to any goodeid in this geographic area. However, the presence of all these 25 helminth species in Chapala is unknown. Local availability versus regional availability of parasites might be an important factor determining this characteristic. The opportunistic diet of fishes has been related to high richness in some tropical species (Salgado-Maldonado and Kennedy, 1997; Salgado-Maldonado et al., 2004). *Chapalichthys encaustus* is a generalist feeder, and observations of the gastrointestinal contents of the studied specimens showed their diet to consist principally of algae, insect larvae, and the eggs of *Chirostoma* sp. Four of 6 helminth species recorded in this report enter the host via its food. Therefore, the

TABLE I. Helminth of *Chapalichthys encaustus* (n = 50) in Lake Chapala, Mexico.

Helminth	Infection site(s)*	Number infected	Prevalence (%)	Mean intensity \pm SD	CNHE catalog no.
Monogenea					
<i>Salsuginus</i> sp.	G	8	16	3.13 \pm 1.55	Not deposited
Larval Digenea					
<i>Posthodiplostomum minimum</i>	L, M, E, Bc	44	88	77.18 \pm 130.3	4824
Metacestodes					
<i>Cyclusera ralli</i>	M	1	2	1	4822
Larval Acanthocephala					
<i>Polymorphus brevis</i>	M	3	6	1	4823
Adult Nematoda					
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	I	14	28	3.93 \pm 2.92	4825
Larval Nematoda					
<i>Contracaecum</i> sp.	M, Bc	20	40	4.05 \pm 4.9	4826

* Bc, body cavity; E, eyes; G, gills; I, intestine; L, liver; M, mesentery.

observed richness might be explained because availability of infective stages of parasites to this host can be related to a wide diet. This report confirms the depauperate and dominated nature of the helminth communities of goodeid fishes inhabiting the Mexican Highland Plateau (see Choudhury and Dick, 2000; Pineda-López et al., 2004) and suggests host specificity as an important factor contributing to observed community composition and richness. It also suggests that helminth species availability, together with a host's broad diet, determines helminth species richness.

We thank Miriam Erandi Reina Fabián, Rafael Magaña, and Carlos Mendoza for technical assistance in the field. This study was partially supported by a grant CN-02-81 from the UC-MEXUS-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México. This study is part of Bachelor and Ph.D. thesis of A.M.-A. and R.A.-A., respectively. R.A.-A. was supported by Research Doctoral Fellowship 138534 from CONACyT, Mexico.

LITERATURE CITED

- AGUILAR-AGUILAR, R., R. CONTRERAS-MEDINA, AND G. SALGADO-MALDONADO. 2003. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861–1872.
- AHO, J. M., A. O. BUSH, AND R. W. WOLFE. 1991. Helminth parasites of bowfin (*Amia calva*) from South California. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 58: 171–175.
- BERRA, T. M. 2001. Freshwater fish distribution. Academic Press, San Diego, California, 604 p.
- BUSH, A. O., K. D. LAFFERTY, J. M. LOTZ, AND A. W. SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 65: 667–669.
- CHOUDHURY, A., AND T. A. DICK. 2000. Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: Empirical evidence. *Journal of Biogeography* 27: 935–956.
- CLENCH, H. K. 1979. How to make regional lists of butterflies: Some thoughts. *Journal of the Lepidopterological Society* 33: 215–231.
- GUZMÁN-ARROYO, M., S. PENICHE, AND M. VILLAGOMEZ. 2002. Lake Chapala. In 7th International Living Lakes Conference. Johannesburg, South Africa.
- PÉREZ, P. L. G., L. GARCÍA-PRÍETO, V. LEÓN-RÉGAGNON, AND A. CHOUDHURY. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. *Journal of Fish Biology* 57: 303–325.
- PINEDA-LÓPEZ, R. F., G. SALGADO-MALDONADO, E. SOTO-GALERA, N. HERNÁNDEZ-CAMACHO, A. OROZCO-ZAMORANO, S. CONTRERAS-ROBLEDOS, G. CABAÑAS-CARRANZA, AND R. AGUILAR-AGUILAR. 2004. Helminth parasites of viviparous fishes of Mexico. In International symposium of livebearing fishes, H. Grier and M. C. Uribe (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. [In press.]
- POULIN, R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84: 485–490.
- SALGADO-MALDONADO, G., G. CABAÑAS-CARRANZA, E. SOTO-GALERA, J. M. CASPETA-MANDUJANO, R. G. MORENO-NAVARRETE, P. SÁNCHEZ-NAVA, AND R. AGUILAR-AGUILAR. 2001. A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, México. *Comparative Parasitology* 68: 204–218.
- , AND C. R. KENNEDY. 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology* 114: 581–590.
- , F. MORAVEC, G. CABAÑAS-CARRANZA, R. AGUILAR-AGUILAR, P. SÁNCHEZ-NAVA, R. BÁEZ-VALÉ, AND T. SCHOLZ. 2004. Helminth parasites of the tropical gar, *Atractosteus tropicus* Gill from Tabasco, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 260–265.
- SÁNCHEZ-NAVA, P., G. SALGADO-MALDONADO, E. SOTO-GALERA, AND B. JAIMES-CRUZ. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the Upper Lerma River subbasin, Mexico. *Parasitology Research*. [In press.]
- SOUTHWOOD, T. R. 1978. Ecological methods, 2nd ed. Chapman and Hall, London, U.K., 524 p.
- WEBB, S. A., J. A. GRAVES, C. MACÍAS-GARCÍA, A. E. MAGURRAN, D. O. FOIGHILL, AND M. G. RITCHIE. 2004. Molecular phylogeny of the live-bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogeny and Evolution* 30: 527–544.

APÉNDICE Ib. Trabajos científicos derivados del presente trabajo. Sometido a la revista *Southwestern Naturalist*.

HELMINTH PARASITES OF *Characodon audax* AND *Characodon lateralis* (PISCES: GOODEIDAE), TWO ENDEMIC FRESHWATER FISH SPECIES FROM THE STATE OF DURANGO, MEXICO

ANDRÉS MARTÍNEZ-AQUINO, ROGELIO AGUILAR-AGUILAR, GUILLERMO SALGADO-MALDONADO*, GUILLERMINA CABAÑAS-CARRANZA AND CARLOS MENDOZA-PALMERO.

Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Laboratorio de Helmintología, Apartado Postal 70-153, CP 04510, México, D. F., Mexico.

*Correspondent: gسالgado@ibiologia.unam.mx

Freshwater fishes of the family Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) include the subfamilies Empetrichthyinae and Goodeinae (Webb et al., 2004). The subfamily Goodeinae includes 17 genera and 36 species primarily restricted to the Mexican Highland Plateau (Berra, 2001; Webb et al., 2004). To date only 10 Goodeinae species have been examined for helminth parasites (Salgado-Maldonado et al., 2001a, b, 2004a; Martínez-Aquino et al., 2004; Pineda-López et al., 2004). However, data on helminth parasites of this fish subfamily can be useful to approach questions about the composition, ecology, zoogeography, origin and evolution of helminth communities of freshwater fishes of the Mexican Highland Plateau and other Nearctic areas of Mexico.

The genus *Characodon* Günther (Goodeinae) includes 2 species, *Characodon audax* Smith and Miller and *C. lateralis* Günther, actually restricted to small springs in the states of Coahuila and Durango, Northern Mexico. Both these species are currently listed as on risk (Contreras-Balderas et al., 2003). A third species of this genus, *C. germani* Jordan and Evermann, formerly inhabiting the Río Nazas basin in the state of Coahuila, Mexico is now considered extinct (Espinosa-Pérez et al., 1993). There are no data on the helminth parasites of these fishes. The present report provides the first data on the helminth parasites of both extant species of the

genus *Characodon* from their current area of distribution, including taxonomical composition, richness and diversity characteristics.

In November 2003, 30 specimens of *Characodon audax* were fished by gill nets in the spring El Toboso (24°16'45'' N, 104°34'41''W); 27 specimens of *C. lateralis* were also collected from a second spring, Abraham González (24°12'45''N, 104°31'48''W), both localities in the state of Durango, Mexico. These springs are independent, far apart about 9 km, but belong to a same watershed. The fishes were taken alive to the laboratory and examined within 24 hours after capture using standard procedures. All the external surfaces, mouth, gills, eyes, viscera, including liver, kidney, gut, mesenteries, body cavity and musculature of each host were examined under a stereomicroscope. All helminths encountered in each fish were counted and then fixed with hot 4% formalin. Monogeneans, digeneans and cestodes were stained with Meyer's paracarmine or Ehrlich's haematoxylin, dehydrated using a graded alcohol series, cleared in methyl salicylate, and whole-mounted. Nematodes were cleared with glycerin for light microscopy, and stored in 70% ethanol. Voucher specimens of all taxa were deposited in the Colección Nacional de Helminths (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City.

Terminology of parasite infections follows definitions given by Bush et al. (1997), i.e., prevalence (% infected), and mean intensity of infection (mean number of parasites per infected fish).

Analyses were carried out at the component community level (i. e. all the helminths in all of the individuals of each species of *Characodon*), and at the infracommunity level (i. e. all the helminths in each single fish individual) (Holmes and Price, 1986). A species richness sample effort curve was used to determine if sample size was sufficient to produce an accurate estimate of the pool of helminths parasitizing *C. audax* and *C. lateralis* from each locality (Salgado-Maldonado et al., 2004b). A cumulative species curve was plotted, and the observed values fitted to the Clench model to assess an asymptotic trend (Clench, 1979). The non-parametric species richness estimator bootstrap was calculated from the observed data to extrapolate the number of missing species at the component community level (Poulin, 1998). The helminth species were separated as dominant (high prevalence and abundance) and rare (low prevalence and abundance) plotting an Olmstead-Tukey corner test of association (Steel and Torrie, 1981). Moreover, numerical dominance at the component community as well as at the infracommunity level, was

determined using the Berger-Parker dominance index (Southwood, 1978). Infracommunities within individual fish species were compared qualitatively within localities using the Jaccard similarity index, and quantitatively using the Morisita-Horn index, as calculated in Magurran (1998). All correlations were carried out using Spearman's Rank test (Zar, 1996).

Lengths of the *C. audax* examined in this study ranged from 27 to 79 mm (mean 39 ± 9.74 sd). Lengths of the *C. lateralis* examined ranged from 25 to 49 mm (mean 36 ± 6.44 sd). Examination of the gonads demonstrated that all the collected host specimens were sexually mature adults. A total of 1713 individuals of 8 helminth species were recorded from *C. audax*, meanwhile only 10 nematode larvae of a single species were collected from *C. lateralis*.

The helminth species recovered from *C. audax* include a yet undescribed species of monogenean, *Salsuginus* sp., the adult digenea *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970; the metacercariae of *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) and *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814); an unidentified metacestode of the order Caryophylloidea; and the larvae of nematodes *Spiroxys* sp., *Contraecaecum* sp., and *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852). Two of these helminth species, *Salsuginus* sp. and *M. bravoae*, are considered goodeid specialists, the latter is the only helminth species found in the intestine of this fish species. Larvae of *Spiroxys* sp. was the only species collected from *C. lateralis*. Infection sites, number of helminths recovered, prevalence and mean intensity of each helminth species are shown in Table I.

Based on the cumulative species curve and the value obtained from the non-parametric species richness estimator from *C. audax* and *C. laetralis* (bootstrap = 8.7 and 1.8 respectively), inventory presented for *C. audax* and *C. laetralis* can be nearly to be completed, suggesting at least one more missing species remaining to be found at the component community level.

The Olmstead-Tukey corner test shown that 4 of the 8 helminth species recovered from *C. audax* were frequent and abundant. The metacercarie of *P. minimum* was the most abundant accounting for 94 % of the collected individual helminths, it is the dominant species in the component community (Berger-Parker index = 0.94). The monogenean *Salsuginus* sp., as well as *M. bravoae* and *Spiroxys* sp. were species frequent (prevalence > 36.6 %) and abundant (log abundance + 1 > 0.71). The remaining species were rare, unfrequent and had low abundance.

All *C. audax* were infected with at least one helminth species. The number of helminth species per host ranged from 1 to 6. Six hosts had only a single helminth species, 3 had 2

helminth species, 13 had 3, 4 had 4, 3 had 5 and just one had the maximum of 6 helminth species. The total number of helminth individuals of all species per host varied from 1 to 152, with a mean number of helminth individuals per host was 57.13 ± 42.37 . Mean number of species per host of 2.93 ± 1.34 . The Brillouin index varied from 0.05 to 1.1, with a mean diversity value of 0.26 ± 0.26 . The Berger-Parker dominance index values varied from 0.43 to 1, with a mean Berger-Parker index value of 0.9 ± 0.126 . The metacercariae of *P. minimum* was the most abundant species in 100 % of the hosts. Intestine of many hosts were empty, as only 19 of the 30 hosts examined had the intestinal helminth *M. bravoae*.

The helminth infracommunities of *C. audax* found at the spring El Toboso display a relatively high similarity, Jaccard index varied from 0.14 to 1 with a mean of 0.49 ± 0.22 ; Morisita-Horn index varied from 0.68 to 1, with a mean value of 0.96 ± 0.06 . However, the infracommunities of *C. lateralis* at the spring Abraham González display a very low similitud because 19 of these infracommunities were free of infection for any helminth species, while remaining infracommunities only were infected for *Spiroxys* sp. Comparing the component communities between *C. audax* from El Toboso and *C. lateralis* from Abraham González, a very low similitud is recorded (Jaccard index = 0.125, Morisita-Horn index = 0.017). No differences in helminth richness were observed between host sexes. No significant correlation was observed between host size and total number of individual helminths, however, we found significant differences between infracommunities respect to richness (Sperman's Rank; $r = 0.199$; $t = 0.05$ (1), $\alpha = 1.08 < 1.7$).

Data presented in this work constitutes a relatively complete helminthological record at least for *C. audax*. All helminths found, except *S. trispinosum*, have previously been recorded in goodeids from other Mexican water bodies (Pérez et al., 2000; Salgado-Maldonado et al., 2001b, 2004a; Martínez-Aquino et al., 2004; Pineda-López et al., 2004). The nematode *S. trispinosum* has been recorded parasitizing freshwater fishes in several Neotropical basins of Mexico (Aguilar-Aguilar et al., 2003) though the present finding constitute its first recording from a Nearctic locality.

Our data confirms host specificity as an important feature for explain the composition of helminth community, because 25% of the taxa recorded (2 of 8) are specialist to goodeid fishes. Most species however, are generalists. This pattern have been previously recorded for helminth communities of Mexican freshwater fishes (Salgado-Maldonado et al., 1997, 2001a, b, 2004a, b;

Martínez-Aquino et al., 2004; Sánchez-Nava et al., 2004). The pattern suggest an opportunistic colonization of available habitats by generalist parasites with a wide distribution range, generally transported by fish eating birds.

The helminth communities of the two species of *Characodon* studied are depauperate and dominated by single generalist helminth species. Indeed, the intestine of both host species is empty or hosts only a single helminth species in low densities. Very rich helminth communities parasitizing freshwater Neotropical fishes of Mexico have been reported (Salgado-Maldonado and Kennedy, 1997; Vidal-Martínez and Kennedy, 2000). Meanwhile present findings confirms the general impoverish nature of helminth communities of Nearctic freshwater fishes of Mexico (Choudhury and Dick, 2000; Pérez et al., 2000; Martínez-Aquino et al., 2004). That suggest different processes operating in Nearctic and Neotropical areas of Mexico. However, dominance pattern exerted by single helminth species is a common one to fishes of both Neotropical and Nearctic areas of Mexico, notwithstanding the richness characteristics of the community. *Posthodiplostomum minimum* is one of the most abundant and wide distributed helminth species not only in the Mexican Highland Plateau (Salgado-Maldonado et al., 2001a) but in whole Mexico.

Although both host species examined in this work inhabit in nearness localities, their helminthological communities were very different. Four of 8 helminth species recorded from *C. audax* infects the host via its foods, thus part of the dissimilitude between helminthological fauna recorded can be explained regarding feeding habits of each host species. *C. audax* is an omnivorous species (www.fishbase.org), while *C. lateralis* is an herbivorous species (Fitzsimons, 1972), thus potentially is less exposed to intermediate hosts. Therefore, host feeding habits, seem to determine at least in part the characteristics of these helminth assemblages. Other important factors must relay on habitat characteristics such as availability of appropriate intermediate hosts, size of habitat and hosts populations.

This study was supported by Project no. CN-02-82 from UC MEXUS - Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Mexico to GSM. We thank Edgar Ávila-Luna (Instituto de Ecología, UNAM) for suggestions to get the hosts, to Eduardo Soto-Galera (Instituto Politécnico Nacional, México) and John Lyons of Wisconsin Department of Natural Resources for identification of hosts. To R. Griselda Moreno-Navarrete, Norman Mercado-Silva, Henry L.

Bart. Jr. and Mario Cabañas for technical assistance in the field. This study is part of Bachelor thesis of the first author.

Resumen- Los peces del género *Characodon* (Goodeidae) son endémicos del norte de México. Hasta la fecha no existen datos sobre las especies de helmintos que los parasitan. Con el objetivo de establecer el inventario helmintológico de estos peces, en noviembre de 2003 se examinaron 30 ejemplares de *Characodon audax* y 27 de *C. lateralis*, se recolectó un total de ocho especies de helmintos que incluyó una especie de monógeneo, tres de tremátodos, un metacésto y tres nemátodos. La mayor parte de las especies registradas corresponde a estadios larvarios. A excepción de la larva del nemátodo *Serpinema trispinosum*, todas las especies de helmintos recuperadas han sido registradas previamente para peces de la familia Goodeidae. La similitud entre la fauna helmintológica de estos dos hospederos resultó muy baja a pesar de que se trata de dos especies cogenéricas provenientes de localidades muy cercanas entre sí y puede explicarse de acuerdo a los hábitos alimenticios de cada hospedero. Los helmintos parásitos encontrados se dividen en tres grupos principales: los especialistas para la familia goodeidae, los generalistas que se presentan en estadios larvarios y las especies introducidas por acción antropogénica.

LITERATURE CITED

- AGUILAR-AGUILAR, R., R. BÁEZ-VALÉ, C. MENDOZA-PALMERO, G. SALGADO-MALDONADO, AND G. BARRIOS-QUIROZ. 2003. Nuevos registros de *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae) para México. *Universidad y Ciencia* 19:62-65.
- BERRA, T. M. 2001. *Freshwater fish distribution*. Academic Press, San Diego.
- BUSH, A. O., K. D. LAFFERTY, J. M. LOTZ, AND A. W. SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 65:667-669.
- CHOUDHURY, A. AND T. A. DICK. 2000. Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: empirical evidence. *Journal of Biogeography* 27:935-956.
- CLENCH, H. K. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterological Society* 33:215-231.
- CONTRERAS-BALDERAS, S., P. ALMADA-VILLELA, M. L. LOZANO-VILANO, AND M. E. GARCÍA-RAMÍREZ. 2003. Freshwater fish at risk or extinct in México. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:241-251.
- ESPINOSA-PÉREZ, H., M. T. GASPAR-DILLANÉS, AND P. FUENTES-MATA. 1993. *Listados Faunísticos de México III. Los peces dulceacuícolas mexicanos*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- FITZSIMONS, J. M. 1972. A Revision of Two Genera of Goodeid Fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. COPEIA 2:729-757.
- HOLMES, J. C. AND P. W. PRICE. 1986. Communities of parasites. In: Kikkawa, J., D. J. Anderson, editors. Community Ecology: Patterns and Processes. Blackwell Scientific Publications, London. Pp. 187-213.
- MAGURRAN, A. E. 1998. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London, United Kingdom.
- MARTÍNEZ-AQUINO, A., G. SALGADO-MALDONADO, R. AGUILAR-AGUILAR, G. CABAÑAS-CARRANZA, AND M. P. ORTEGA-OLIVARES. 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. Journal of Parasitology. 90:889-890.
- PÉREZ, P. L. G., L. GARCÍA-PRIETO, V. LEÓN-RÈGAGNON, AND A. CHOUDHURY. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. Journal of Fish Biology 57:303-325.
- PINEDA-LÓPEZ, R., G. SALGADO-MALDONADO, E. SOTO-GALERA, N. HERNÁNDEZ-CAMACHO, A. OROZCO-ZAMORANO, S. CONTRERAS-ROBLEDO, G. CABAÑAS-CARRANZA, AND R. AGUILAR-AGUILAR. 2004. Helminth parasites of viviparous fishes in Mexico. In: Uribe M. C., and H. Grier, editors. Viviparus Fishes: Genetics, Ecology, and Conservation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. Pp. 1-19.
- POULIN, R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. Journal of Parasitology 84:485-490.

- SALGADO-MALDONADO, G., G. CABAÑAS-CARRANZA, E. SOTO-GALERA, J. M., CASPETA-MANDUJANO, E. MAYÉN-PEÑA, D. BRAILOSVKY, AND R. BÁEZ-VALÉ. 2001a. Helminth Parasites of Freshwaters Fishes of the Balsas River Drainage Basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68:196-203.
- SALGADO-MALDONADO, G., G. CABAÑAS-CARRANZA, E. SOTO-GALERA, J. M., CASPETA-MANDUJANO, R. G. MORENO-NAVARRETE, P. SÁNCHEZ-NAVA, AND R. AGUILAR-AGUILAR. 2001b. A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, México. *Comparative Parasitology* 68:204-218.
- SALGADO-MALDONADO, G. AND C. R. KENNEDY. 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology* 114:581-590.
- SALGADO-MALDONADO, G., N. MERCADO-SILVA, G. CABAÑAS-CARRANZA, J. M. CASPETA-MANDUJANO, R. AGUILAR-AGUILAR AND L. I. IÑIGUEZ-DÁVALOS. 2004a. Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Ayuquila River, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71:67-72.
- SALGADO-MALDONADO, G., F. MORAVEC, G. CABAÑAS-CARRANZA, R. AGUILAR-AGUILAR, P. SÁNCHEZ-NAVA, R. BÁEZ-VALÉ AND T. SCHOLZ. 2004b. Helminth parasites of the tropical gar, *Atractosteus tropicus* Gill from Tabasco, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 260-265.

- SÁNCHEZ-NAVA P., G. SALGADO-MALDONADO, E. SOTO-GALERA, AND B. JAIMES CRUZ. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the upper Lerma River sub-basin, Mexico. *Parasitology Research*. 93:396-402
- SOUTHWOOD, T. R. 1978. *Ecological methods*, second edition. Chapman and Hall, London.
- STEEL, R. G. D., AND J. H. TORRIE. 1981. *Principles and procedures of Statistics: A Biometrical approach*, second edition. McGraw-Hill International Book Company, London.
- VIDAL-MARTÍNEZ., V. M., AND C. R. KENNEDY. 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. In: Salgado-Maldonado, G., A. N. García-Aldrete, and V. M. Vidal-Martínez, editors. *Metazoan parasites in the neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. Pp. 227-290.
- WEBB, S. A., J. A. GRAVES, C. MACIAS-GARCÍA, A. E. MAGURRAN, D. Ó. FOIGHIL, AND M. G. RITCHIE. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30:527-544.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*, third edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Table 1. Prevalence (%), mean intensity (MI) and infection site (s) of helminth parasites of two *Characodon* species from Durango, Mexico (N = number of host examined; n = number of helminth recovered).

Helminth (s)*	<i>C. audax</i>			<i>C. lateralis</i>		
	El Toboso, Dgo.			Abraham González, Dgo.		
	n	%	MI ± sd	n	%	MI ± sd
Monogenea						
Family Dactylogiridae						
<i>Salsuginus</i> sp. (g)	24	43.3	1.85 ± 0.99	x	x	x
Adult trematodes						
Family Macroderoididae						
<i>Margotrema bravoae</i> (i)	35	63.3	1.84 ± 1.21	x	x	x
Metacercarie						
Family Clinostomidae						
<i>Clinostomum complanatum</i> (l, m)	2	6.7	1	x	x	x
Family Diplostomidae						
<i>Posthodiplostomum minimum</i> (l, m)	1609	100	53.63 ± 41.2	x	x	x
Metacestodes						
Family Proteocephalidea						
Caryophylloidea gen. sp. (m)	10	20	1.67 ± 0.84	x	x	x
Larval nematodes						
Family Anisakidae						
<i>Contraecum</i> sp. (l, m)	4	6.7	2 ± 1.41	x	x	x
Family Camallanidae						
<i>Serpinema trispinosum</i> (i)	1	3.3	1	x	x	x
Family Gnathostomatidae						
<i>Spiroxys</i> sp. (bc)	28	50	1.87 ± 1.51	11	29.6	1.38 ± 1.06

* bc = body cavity; g = gills; i = intestine; l = liver; m = mesentery

APÉNDICE II. Historia hidrológica del centro de México

De Cserna y Álvarez (1995) sugirieron que durante el Mioceno la zona centro-oeste de México era drenada principalmente por tres sistemas fluviales: el Tepalcatepec-Balsas-Mexcala, el Verde-Naranjo y el Armería (Figura II. I). Hacia el Mioceno Tardío y Plioceno Temprano la actividad volcánica en la zona provocó la separación del río Verde y el nacimiento del río Grande de Santiago al bloquear el cauce del sistema Verde-Naranjo. La continua actividad volcánica en el área provocó el bloqueo de un gran número de corrientes que fluían hacia el sur (incluyendo tributarios del antiguo balsas), dando origen al río Lerma. Esta nueva corriente fluía hacia el oeste, drenando la zona aislada por el vulcanismo y finalmente se conectaba en el río Naranjo (Figura II. II). Posteriormente, el vulcanismo volvería a transformar la hidrografía del área. Hace menos de un millón de años el cauce del antiguo Lerma fue bloqueado justo al este de donde hoy se encuentra la ciudad de Sayula. La barrera separó las cuencas del río Naranjo-Coahuayana y del río Lerma y convirtió a esta última en una cuenca cerrada (en etapas semi-cerradas) donde apareció un lago de enorme extensión, el lago de Jalisco (Figura II. III). Este lago tuvo comunicación con los ríos Ameca y Armería que lo alcanzaron mediante erosión regresiva, y de manera más importante con un tributario río Verde que lo capturó, provocó su retroceso y desaparición y la formación del sistema Lerma-Santiago como hoy lo conocemos (De Cserna y Álvarez, 1995; Gesundheit, 2004; Gesundheit y Macías-García, en prensa) (Figura II. IV).

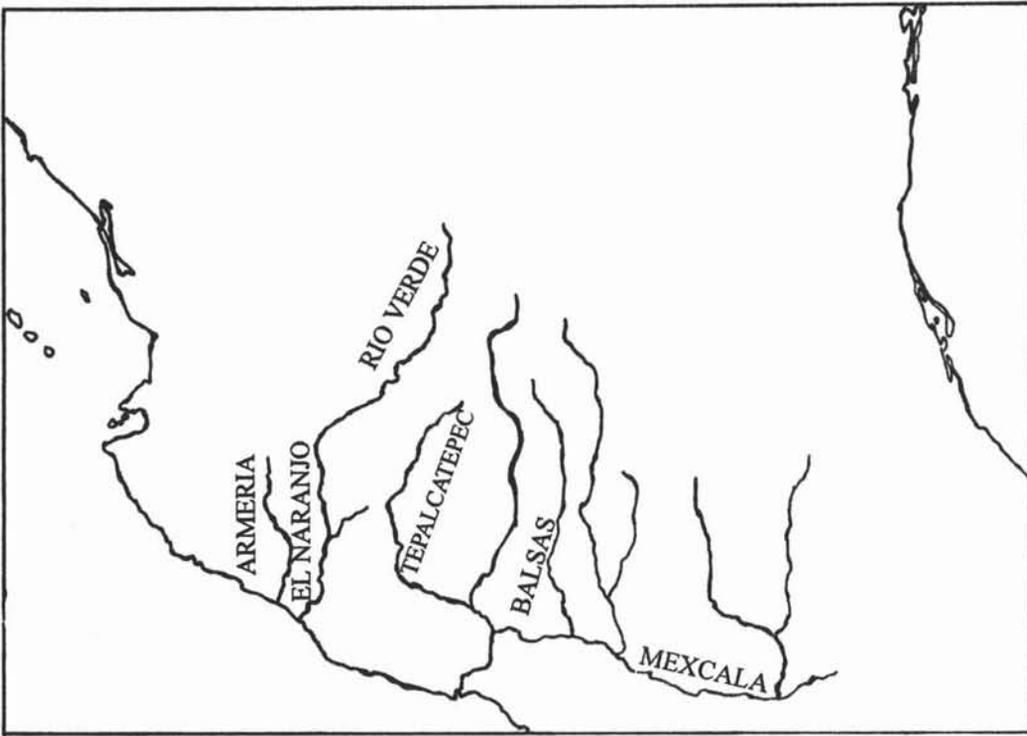


Figura II. I Paleohidrografía parcial del Centro de México en el Mioceno Temprano-Medio, según De Cserna y Álvarez (1995). Tomado de Gesundheit (2004).

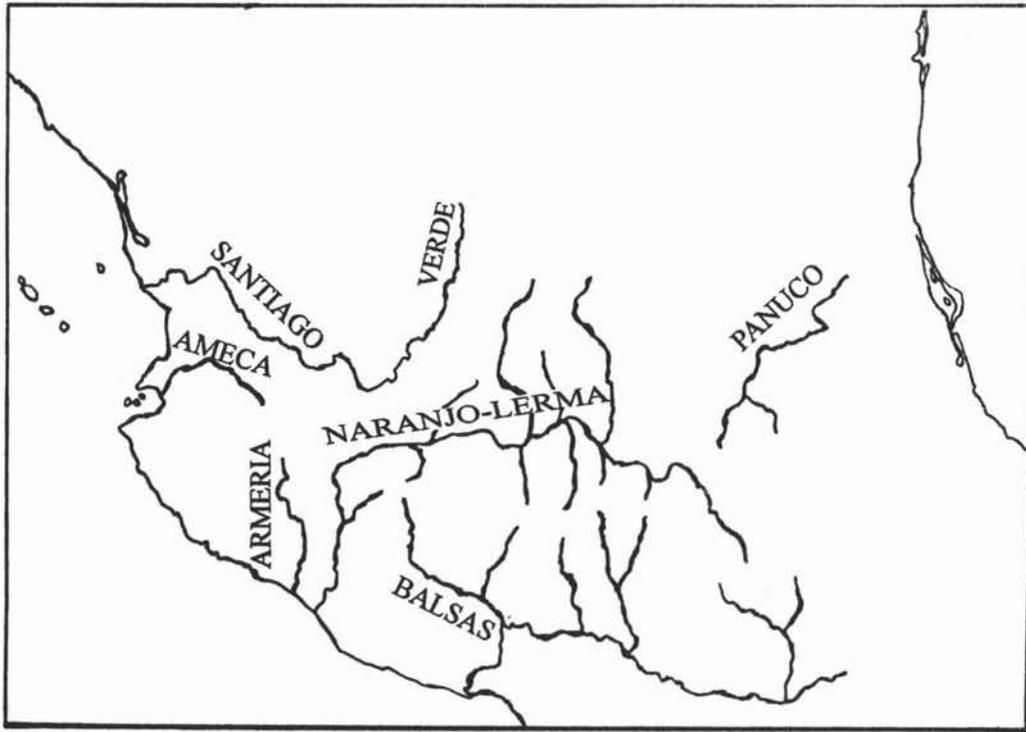


Figura II. II Paleohidrografía parcial del Centro de México en el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano, según De Cserna y Álvarez (1995). Tomado de Gesundheit (2004).

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

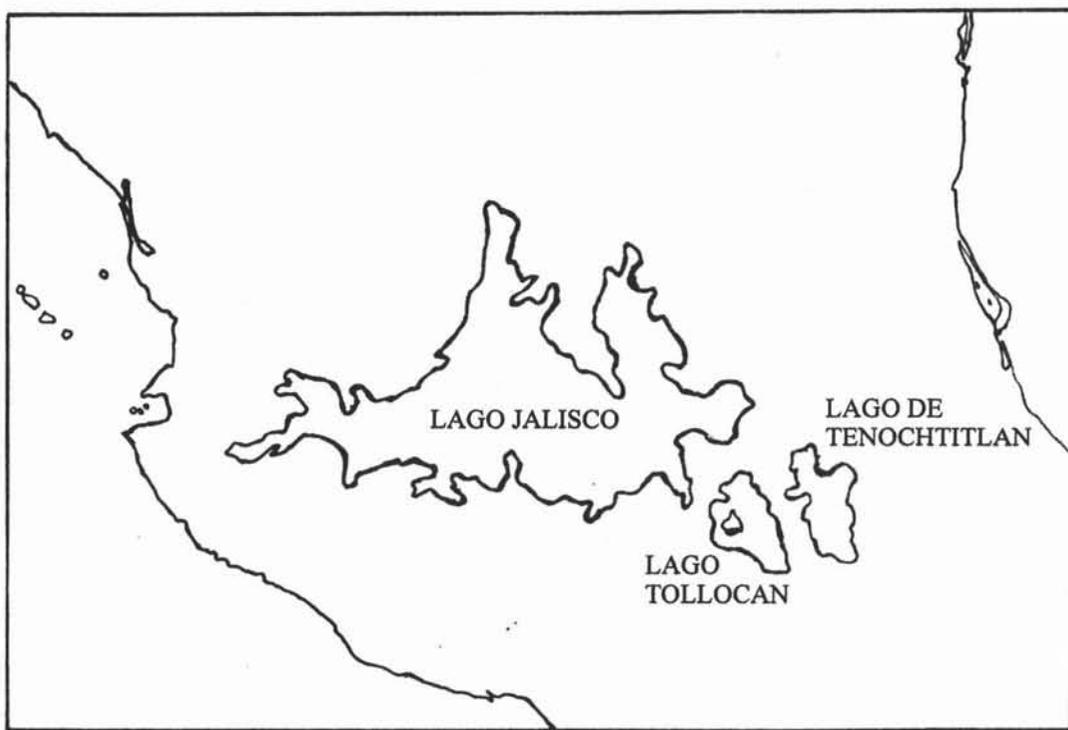


Figura II. III Contorno aproximado de los paleolagos Jalisco, Tollocan y Tenochtitlan en el Pleistoceno, según De Cserna y Álvarez (1995). Tomado de Gesundheit (2004).

APÉNDICE III. Técnicas de tinción y procesamiento de helmintos.

Tricrómica de Gomori

Fijar en formol 4%

Conservar en alcohol 70%

Hidratar en alcoholes graduales: 50% 10 min. → 30% 10 min. → Agua destilada 10 min.

Teñir con colorante Tricrómica de Gomori (1-5 min.)

Diferenciar en agua acidulada al 2% con ácido clorhídrico.

Lavar en agua destilada.

Deshidratar en alcoholes graduales: Alcohol 30% 15 min. → Alcohol 50% 15 min. → Alcohol 70% 15 min. → Alcohol 80% 15 min. → Alcohol 90% 15 min. → Alcohol 96% 15 min. → Alcohol absoluto 15 min. → Alcohol absoluto 10 min.

Aclarar en salicilato de metilo o en aceite de clavo.

Montar en bálsamo de Canadá

Hematoxilina de Delafield o de Herlich

Fijar en formol 4%

Conservar en alcohol al 70%

Hidratar en alcoholes graduales: Alcohol 50% 10 min. → Alcohol 30% 10 min. → Agua destilada 10 min.

Teñir con colorante hematoxilina (2-3 min.)

Diferenciar en agua acidulada al 2% con ácido clorhídrico.

Lavar en agua destilada.

Virar a color violeta en agua común o carbonato de litio saturado.

Lavar en agua destilada.

Deshidratar en alcoholes graduales: Alcohol 30% 15 min. → Alcohol 50% 15 min. → Alcohol 70% 15 min. → Alcohol 80% 15 min. → Alcohol 90% 15 min. → Alcohol 96% 15 min. → Alcohol absoluto (15-20 min.)

Aclarar en salicilato de metilo o en aceite de clavo.

Montar en bálsamo de Canadá.

Paracarmín de Mayer

Fijar en formol 4%

Conservar en alcohol 70%

Teñir con colorante paracarmín (30 seg.-1 min.)

Lavar en alcohol 70%

Diferenciar en alcohol acidulado al 2% con ácido clorhídrico

Lavar en: Alcohol 70% 10 min. → Alcohol 80% 15 min. → Alcohol 90% 15 min. → Alcohol 96% 15 min. → Alcohol absoluto (20 min.)

Aclarar en salicilato de metilo o en aceite de clavo.

Montar en bálsamo de Canadá