

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

"COMPARACIÓN DE LA HELMINTOFAUNA DE PECES
DE UN SISTEMA DEL ALTIPLANO MEXICANO (CUENCA
DEL LERMA-SANTIAGO) CON LA DE REGIONES
NEOTROPICALES (CUENCA DEL PAPALOAPAN)"

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

ROGELIO AGUILAR AGUILAR

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO SALGADO MALDONADO

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE, 2005



0350093



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de septiembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **AGUILAR AGUILAR ROGELIO** con número de cuenta **86047366** y número de expediente **3992007**, con la tesis titulada: "**Comparación de la helmintofauna de peces de un sistema del Altiplano Mexicano (Cuenca del Lerma-Santiago) con la de regiones neotropicales (Cuenca del Papaloapan)**", bajo la dirección del Dr. **Guillermo Salgado Maldonado**.

Presidente:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal:	Dr. Fernando Álvarez Noguera
Vocal:	Dr. Edmundo Díaz Pardo
Vocal:	Dra. Rosaura Mayén Estrada
Secretario:	Dr. Guillermo Salgado Maldonado
Suplente:	Dra. Mercedes Isolda Luna Vega
Suplente:	Dr. Raúl Francisco Pineda López

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria D.F., a 1 de noviembre del 2005



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Para el desarrollo de este trabajo gocé del beneficio de una beca crédito (138534) durante cinco años (1999-2004), otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

De la misma forma conté con apoyo económico del Posgrado en Ciencias Biológicas para asistir al curso y realizar la estancia internacional que a continuación se detalla.

- Asistencia al curso teórico práctico “Biología de tremátodos de peces”. CINVESTAV, unidad Mérida, del 25 al 29 de octubre de 1999.
- Estancia en el Instituto de Parasitología de la Academia de Ciencias de la República Checa, abril-mayo de 2000.

Este trabajo contó con la asesoría de los siguientes miembros del Comité Tutorial:

Dr. Guillermo Salgado Maldonado

Dr. Fernando Álvarez Noguera

Dr. Raúl Francisco Pineda López

CONTENIDO

Introducción.....	1
Objetivos.....	3
Materiales y Métodos.....	5
Capítulo I. Inventarios y registros helmintológicos en los peces dulceacuícolas de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan.....	8
Anexo 1.....	10
Anexo 2.....	13
Anexo 3.....	17
Anexo 4.....	32
Anexo 5.....	41
Anexo 6.....	45
Anexo 7.....	46
Anexo 8.....	50
Anexo 9.....	52
Anexo 10.....	72
Anexo 11.....	93
Capítulo II. Comunidades de helmintos parásitos de los peces de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan.....	117
Capítulo III. Análisis de beta diversidad.....	176
Anexo 12.....	179
Capítulo IV. Aspectos biogeográficos.....	205
Anexo 13.....	207
Anexo 14.....	219
Anexo 15.....	233
Discusión General.....	263
Literatura Citada.....	270
Apéndice I.....	280
Apéndice II.....	282
Apéndice III.....	284

RESUMEN

En el presente trabajo se compara la fauna helmintológica de los peces de las cuencas hidrológicas del los ríos Lerma-Santiago y Papaloapan. Ambas cuencas son relativamente cercanas, pero por su posición geográfica y la afinidad biogeográfica de su fauna dulceacuícola, se ha considerado que la del río Lerma-Santiago es una cuenca Neártica, en tanto que la del río Papaloapan es Neotropical. Tomando en cuenta esta situación se planteó el objetivo de determinar si existen diferencias en la composición y riqueza helmintológica en los peces de cada región, y en su caso, proponer generalizaciones sobre los distintos patrones que intervienen en la formación de los ensamblajes de helmintos en los peces de cada cuenca.

Para realizar la comparación, se elaboraron inventarios de los helmintos que se encuentran parasitando a los peces de cada cuenca, enriqueciéndolos con los datos de prevalencia, abundancia e intensidad promedio de las infecciones, entre otros. Estos datos permitieron hacer una descripción de las comunidades de helmintos de los peces en cada cuenca, determinando cómo se estructuran las comunidades en cuanto a su composición taxonómica, riqueza y distribución de abundancias (diversidad y dominancia). Los datos muestran que las comunidades de helmintos en los peces de la cuenca del río Papaloapan por lo general son más ricas, presentan una mayor cantidad de especies autógenas y especialistas, están menos dominadas y por tanto exhiben una mayor diversidad, en comparación con las comunidades de helmintos de los peces de la cuenca del río Lerma-Santiago, las cuales se constituyen principalmente por estadios larvarios generalistas, presentan pocas especies, están muy dominadas y tienen una diversidad baja.

Dadas las diferencias observadas en las comunidades de los helmintos de los peces de las cuencas estudiadas, se realizó un análisis de betadiversidad en las distintas localidades dentro de cada cuenca para determinar el grado de homogeneidad de las especies de helmintos

en cada región, resultando la cuenca del río Papaloapan muy diversa, debido a que exhibió los valores más altos de diversidad beta, en tanto que en la cuenca del río Lerma-Santiago las distintas localidades analizadas resultaron más parecidas entre sí.

Los datos generados en ambas cuencas se integraron a estudios a una escala mayor, donde se analizaron en su totalidad los datos existentes para México desde una perspectiva biogeográfica. Se realizaron dos análisis de simplicidad de endemismos (PAE) basados en helmintos de peces dulceacuícolas, donde las cuencas bajo estudio se ubicaron en posiciones lejanas, confirmando que están poco relacionadas. Por otra parte, se realizó un estudio para determinar el nivel de endemismo de helmintos de peces dulceacuícolas en México, basándose en los índices de endemismo denominados ponderado y ponderado corregido, resultando particularmente interesante que las cuencas bajo estudio presentaron altos valores de endemismo, lo que nuevamente sugirió que en cada región se presentaron eventos independientes, que originaron faunas helmintológicas diferentes.

A partir de cada estudio realizado, se obtuvieron conclusiones similares respecto a la fauna helmintológica de los peces de las cuencas estudiadas. Se determinó que no existe evidencia de relación en la conformación de cada fauna helmintológica, de lo cual se infiere que los eventos históricos que conformaron las faunas ictiológicas y helmintológicas de cada región fueron diferentes y relativamente independientes, pudiéndose reconocer actualmente faunas helmintológicas con marcadas afinidades templadas (Neárticas) y Neotropicales, a pesar de que las regiones bajo estudio se encuentran en la denominada zona de transición mexicana entre las regiones Neártica y Neotropical.

ABSTRACT

A comparison between the helminthological fauna of freshwater fishes from the Lerma-Santiago and Papaloapan hydrological basins was done. These hydrological basins are relatively near, however, each freshwater fauna has been considered different in terms of biogeographic affinities. The aim of this work is to evaluate the differences in composition and richness of fish helminthological fauna from each region, and to detect the patterns that explain the structure of helminth assemblages in the fishes of each river basin.

In order to undertake this comparison, inventories of helminth parasites of fishes from both river basins were carried out, including values of prevalence, abundance and mean intensity of the infections. These data were used for description of the helminth communities in terms of taxonomic composition, richness, diversity and dominance. Results shown that communities of helminth parasites of fishes from the Papaloapan river basin are rich and diverse, and mainly include autogenic specialist species. On the other hand, the communities from the Lerma-Santiago river basin has low values of richness and diversity, and mainly include alogenic generalist species.

Due to the differences noted in the helminth communities of these basins, an additional analysis of betadiversity was applied to the data, in order to detect the homogeneity degree of helminth species of each region. The Papaloapan basin result very diverse, due that show the high values of beta diversity, whereas Lerma-Santiago basin has several localities with value of beta diversity more similar among them.

The data derived of this investigation were integrated in a more general applying a biogeographical approach including several Mexican hydrological systems. Two studies were done applying a parsimony analysis of endemism (PAE) to the Mexican helminth fauna of freshwater fishes data. The position of each hydrological basin in the

resultant cladograms suggest a weak relation. This suggestion was supported with an analysis of endemism based on two indices named weighted endemism and corrected weighted endemism, where Lerma-Santiago and Papaloapan showed a high level of endemism, which also suggest independent events on each basin, that originate their own and characteristic helminthological faunas.

Notwithstanding the Lerma-Santiago and Papaloapan river basins are located in the Mexican transition zone, the analyses applied not show a relation in the conformation of the helminthological assemblages in each basin, which suggest that the historical events that conformed the ictiological and helminthological faunas in each region were different and independent, and currently we can found helminth faunas with remarkable Nearctic or Neotropical affinities.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una de las formas de vida más comunes en el reino Animal. Entre el conjunto de seres vivos, una parte importante de la diversidad la constituyen las especies de parásitos, no obstante frecuentemente son subestimadas en términos del recuento de la diversidad biológica y la biología de la conservación (Windsor, 1995, 1998; Poulin y Morand, 2000). En casi todos los phyla de animales se han descrito miembros que han adoptado un estilo de vida parasitario (ver Bush et al., 2001), sin embargo, la mayor cantidad de animales parásitos se encuentra incluida en un conjunto al que comúnmente se le denomina helmintos, en el cual se incluye a representantes de los phyla Plathyhelminthes, Acanthocephala y Nematoda.

Los helmintos son parásitos frecuentes en los peces marinos y de agua dulce. Numerosas especies viven alguna fase de su ciclo biológico asociadas con estos vertebrados. Esta asociación se ha estudiado desde distintos enfoques y recientemente resulta de creciente interés su estudio abordado desde perspectivas ecológicas, evolutivas, biogeográficas y de biodiversidad (Poulin, 1998; Bush et al., 2001).

El estudio de los helmintos parásitos de peces ha tenido un mayor desarrollo en los países de latitudes templadas, donde se han llevado a cabo amplias investigaciones sobre la historia natural de estos organismos. Sin embargo, en las naciones de América Tropical la mayor parte de los estudios sobre parásitos de peces se ha concentrado en descripciones taxonómicas y estudios faunísticos (inventarios, listados parásito-huésped). Otros aspectos de la biología de estos organismos como los ecológicos, biogeográficos, evolutivos o de biología molecular prácticamente no han sido abordados (Vidal-Martínez y Salgado-Maldonado, 2000; Salgado-Maldonado et al., 2000).

Entre los distintos aspectos de la historia natural de los helmintos parásitos de peces se encuentra el estudio de sus comunidades. Estos estudios se han enfocado en establecer cuáles son los factores que determinan el arreglo de especies de cada comunidad y recientemente se han relacionado con el estudio de la diversidad biológica. El estudio de las comunidades de helmintos de peces en México inició con la descripción de la comunidad de helmintos del cíclido

Cichlasoma urophthalmus realizada por Salgado-Maldonado (1993) y Salgado-Maldonado y Kennedy (1997), y posteriormente se ha desarrollado considerando a los peces dulceacuícolas como huéspedes en la mayor parte de los casos (Vidal-Martínez et al., 1998; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000a; Pérez et al., 2000; Vidal-Martínez y Poulin, 2003; Salgado-Maldonado et al., 2004b).

Recientemente los estudios sobre medición de la biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas (Moreno, 2001). El análisis de la relación entre la riqueza de especies en diferentes escalas de estudio ha sido utilizado para comprender la importancia de los procesos que intervienen en la determinación de la estructura de una comunidad (Ricklefs, 1987). A su vez, los datos generados acerca de las comunidades de helmintos de peces en regiones tropicales, han permitido elaborar las primeras hipótesis sobre la relación que éstas guardan con la diversidad biológica, a través de análisis con enfoques biogeográficos (ver Vidal-Martínez y Kennedy, 2000b).

El conocimiento actual sobre los helmintos que parasitan peces de agua dulce de una amplia región de México se ha incrementado recientemente debido a la elaboración de distintos inventarios regionales (Salgado-Maldonado, 2001a, b, 2004a, b, en prensa; Aguilar-Aguilar et al., 2004), que han permitido iniciar diversos tratamientos que intentan integrar los aspectos ecológicos de las comunidades de parásitos desde el ámbito de la biodiversidad. Este tipo de enfoques se ha desarrollado con relativo éxito en regiones templadas, sin embargo, parece que las generalizaciones derivadas de estos estudios no son del todo aplicables a las condiciones que prevalecen en regiones tropicales, por lo que es probable que un incremento en la investigación en estas regiones resulte en la identificación de patrones y procesos diferentes a los descritos para regiones templadas.

México es considerado un país megadiverso, con una complejidad biológica resultado de una combinación de factores (Koleff y Moreno, 2005), entre los que se considera su ubicación geográfica por ser la zona de confluencia de las regiones Neártica y Neotropical (Morrone, 2001).

Esta complejidad se refleja en la gran diversidad de peces dulceacuícolas que habita en sus aguas continentales (Espinosa et al., 1998) y a la que se le pueden atribuir diferentes afinidades biogeográficas (Álvarez y de Lachica, 1974). De la misma forma, es posible que la fauna helmintológica asociada a estos peces pueda estar influenciada por distintos factores que condicionan el arreglo de especies en comunidades dentro de cada especie de huésped en cada región.

Con base en lo anterior el presente proyecto pretende comparar la helmintofauna de los peces de una cuenca hidrológica que presenta condiciones similares a las de regiones templadas (cuenca del río Lerma), con la establecida en peces que habitan en una cuenca con condiciones más bien tropicales (cuenca del río Papaloapan), para explorar la hipótesis de que la fauna helmintológica de cada cuenca posee características propias, distintivas de cada región y que cada una contribuye de manera particular a la complejidad biológica de México, en relación con las condiciones templadas o tropicales con las que se encuentran asociadas.

Las distintas condiciones presentes en México ofrecen la oportunidad de estudiar la forma en que se estructuran las comunidades helmintológicas de los peces que habitan en cuerpos de agua Neárticos o Neotropicales, y comparar cada situación para establecer diferencias, o en su caso similitudes con lo registrado para otras zonas templadas y tropicales del mundo. Para realizar esta comparación, en el presente estudio se han planteado los siguientes objetivos:

OBJETIVOS GENERALES

1. Comparar la composición y riqueza de las comunidades de helmintos de las especies de peces propias de las cuencas de los ríos Lerma-Santiago con las del Papaloapan.
2. Describir la composición, riqueza y estructura de las comunidades de helmintos de peces de estas cuencas.
3. Comparar el arreglo de las comunidades de los helmintos de peces en las cuencas seleccionadas, bajo enfoques biogeográficos y del estudio de la biodiversidad.

4. Proponer generalizaciones sobre los patrones y procesos que intervienen en el arreglo de especies de las comunidades de helmintos en los peces de las regiones estudiadas.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Elaborar un inventario regional de helmintos parásitos de los peces de cada cuenca.
2. Proponer una hipótesis que explique la presencia de especies raras en cada cuenca.
3. Discernir el papel que juegan las distintas especies de helmintos en la estructura de cada comunidad.
4. Discernir los procesos que operan en ambientes tropicales, respecto a los que suceden en zonas templadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para abordar los objetivos planteados, el presente trabajo se divide en cuatro capítulos. El capítulo I incluye artículos publicados o manuscritos a manera de artículo a publicar, en donde se describe la fauna helmintológica de las cuencas bajo estudio, integrada en inventarios regionales generados en el transcurso de la investigación. En este capítulo se presentan los registros helmintológicos que en su momento fueron objeto de estudios particulares.

En el capítulo II se describen las comunidades de helmintos de los peces de las cuencas bajo estudio, a nivel de infracomunidad y de comunidad componente, en términos de composición taxonómica, riqueza específica y distribución de abundancias. En este capítulo se presenta un manuscrito en preparación sobre los métodos seguidos en esta investigación para describir las comunidades helmintológicas, sin embargo, el resto del capítulo se presenta de manera convencional, incluyendo una breve discusión acerca de las características más relevantes de las comunidades analizadas.

Los capítulos III y IV también incluyen artículos publicados o enviados. En el capítulo III se realiza un análisis de biodiversidad basado en los helmintos parásitos de peces de las cuencas estudiadas. En el capítulo IV se presentan estudios biogeográficos en los cuales fueron utilizados los registros helmintológicos generados para cada cuenca.

I. Áreas de estudio. Los huéspedes examinados en el presente estudio provienen de cuerpos de agua de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan. La cuenca del río Lerma se ubica en el centro de México, entre los 19° - 21° 30' N y 99° - 103° O. Constituye un sistema hidrológico mayor denominado Lerma-Santiago, por referirse a la continuidad de las cuencas de los ríos Lerma y Santiago a través del Lago de Chapala. En el título de este trabajo se refiere el nombre completo del sistema, sin embargo, los registros helmintológicos utilizados provienen de localidades ubicadas en el sistema hidrológico del río Lerma, incluyendo al lago de Chapala, por lo cual, con fines de precisar sobre la región de México que fue estudiada, a través del presente documento se utilizará la denominación de Cuenca del río Lerma. Las características particulares

de esta cuenca se describen en el Apéndice II. Las localidades donde los peces fueron recolectados se muestran en los documentos anexos referentes al inventario helmintológico regional de la cuenca del Lerma-Santiago (ver Capítulo I).

La cuenca del río Papaloapan se ubica en el sureste de México, entre las coordenadas 17° - 19° N y 95° - 97° 40' O. Las características de esta cuenca son descritas en el Apéndice III. Las localidades visitadas en esta cuenca son referidas en el inventario helmintológico regional de la cuenca del Papaloapan, que se encuentra como documento anexo (ver Capítulo I).

II. Examen helmintológico y determinación taxonómica. Durante los años 1999-2003 se efectuaron diversas recolectas de peces dulceacuícolas en diferentes localidades de las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Papaloapan. Los peces fueron capturados mediante el uso de redes o equipo de electropesca, transportados vivos al laboratorio y mantenidos en condiciones adecuadas durante las 24 horas siguientes a su captura, tiempo máximo en el que se les sacrificó para practicar a cada pez un examen helmintológico general. Este examen incluyó la revisión de escamas, aletas, ojos, orificios genitales y ano, así como los opérculos, arcos y filamentos branquiales, que se separaron del pez y se colocaron en cajas de Petri con agua del medio para su observación bajo el microscopio estereoscópico. El examen de órganos y tejidos internos de cada huésped se desarrolló mediante la disección del pez y la separación de cada órgano. Los tejidos y órganos sólidos como la musculatura, grasa, mesenterios, gónadas, hígado, bazo y riñones se inspeccionaron mediante la compresión entre dos vidrios de tamaño adecuado, en tanto que el aparato digestivo completo se retiró del pez y se colocó en una caja de Petri con solución salina al 0.7%, para inspeccionarlo por desgarramiento bajo el microscopio estereoscópico. Todos los helmintos se contaron y retiraron de los tejidos y órganos del huésped para su fijación y posterior procesamiento. A las metacercarias, metacéstodos y larvas de nemátodos enquistados se les retiraron las cubiertas del quiste, dejándolos libres antes de la fijación. Los monogéneos, digéneos y céstodos fueron fijados en formol al 4% caliente; eventualmente, algunos monogéneos se fijaron con una mezcla de glicerina-picrato de amonio (GAP) de acuerdo con el método sugerido

por Ergens (1969). Los nemátodos se fijaron en formol salino al 4% y se preservaron en alcohol al 70%.

Para su estudio morfológico y determinación taxonómica, los tremátodos y céstodos se tiñeron con paracarmín de Mayer, se deshidrataron en una serie de alcoholes graduales, se aclararon con salicilato de metilo y se montaron en preparaciones totales permanentes con bálsamo de Canadá. Para su estudio, los nemátodos se aclararon en preparaciones temporales en glicerina, y después se conservaron en alcohol al 70%. La determinación taxonómica se llevó a cabo utilizando claves taxonómicas y literatura especializada. Los ejemplares de referencia se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) del Instituto de Biología de la UNAM.

III. Caracterización de las infecciones y análisis de comunidades. Los métodos utilizados describir las comunidades de helmintos parásitos de los peces de las cuencas estudiadas en términos de composición taxonómica, riqueza y distribución de abundancias se detallan en el capítulo II.

IV. Enfoques complementarios. Los métodos que complementan la información sobre los patrones y procesos que estructuran las comunidades de helmintos de peces en las cuencas seleccionadas, y que involucran enfoques de biodiversidad y biogeográficos, se detallan en los documentos anexos a los capítulos III y IV.

CAPÍTULO I

Inventarios y registros helmintológicos en los peces dulceacuícolas de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan

El primer objetivo particular de este estudio se refiere a la elaboración de inventarios regionales de helmintos parásitos en las cuencas estudiadas. Los datos sobre helmintos parásitos de peces obtenidos en la primera parte del proyecto de investigación permitieron, en primer lugar, realizar estudios particulares sobre aspectos taxonómicos de algunos de los helmintos encontrados, que junto con el resto de los registros permitió posteriormente la elaboración de los inventarios regionales. La mayor parte de los estudios fueron publicados formalmente durante el transcurso de la investigación y constituyen los primeros resultados del presente proyecto. Las publicaciones generadas se pueden dividir en cinco tipos principales de acuerdo con el aspecto taxonómico que abordan: a) **Estudios helmintológicos realizados en un grupo particular de huéspedes** (Martínez-Aquino et al., 2004; Pineda-López, et al., 2005); b) **Nuevos registros helmintológicos** (Aguilar-Aguilar et al., 2003); c) **Estudios donde se resuelven problemas taxonómicos** (Moravec et al., 2001, 2002a, 2002b); d) **Estudios donde se describen nuevos taxones** (Caspeta-Mandujano et al., 2000; Moravec et al., 2002); e) **Inventarios helmintológicos regionales** (Salgado-Maldonado et al., 2001, 2005). Además de estos estudios, se elaboró un inventario adicional de los helmintos de peces de la cuenca del río Lerma, el cuál, para estar acorde con el formato del capítulo, se presenta a manera de manuscrito (pág. 93), a pesar de que los datos no serán utilizados para una publicación formal.

A continuación se presenta una versión de cada documento en orden cronológico.

***Cucullanus mexicanus* sp. n. (Nematoda: Cucullanidae) from the intestine of the freshwater catfish *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae) in Mexico**

J. M. CASPETA-MANDUJANO^{1,2}, F. MORAVEC², R. AGUILAR-AGUILAR³

¹Centre for Biological Research, Autonomous University of Morelos State, Av. Universidad No. 1001, Col. Chamilpa, C.P. 62210, Cuernavaca, Morelos, Mexico; ²Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic, E-mail: juan@paru.cas.cz; moravec@paru.cas.cz; ³Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico, A.P. 70-153, 04510 Mexico, D.F., Mexico

Summary

A new cucullanid nematode, *Cucullanus mexicanus* sp. n., is described from specimens recovered from the intestine of the freshwater catfish *Rhamdia guatemalensis* (Günther) (Pisces, Pimelodidae) from three localities (brooks El Saltillo, Valle Nacional and San Juan Bautista) in the State of Oaxaca, central Mexico.

The new species, belonging to the subgenus *Cucullanus*, distinctly differs from all its congeners in having an unusually large, conspicuously elongated precloacal sucker and only one pair of preanal papillae near it; it is further characterized by almost equal spicules (length 330-356 µm), a small Y-shaped gubernaculum, and by the distribution of caudal papillae in the male. *Cucullanus mexicanus* sp. n. is the second freshwater species of the genus reported from Mexico.

Key words: *Cucullanus*; nematode; freshwater_fish; *Rhamdia guatemalensis*; Mexico

Introduction

Recent investigations into the helminth parasites of freshwater fishes, carried out by the research teams of the Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico (UNAM) and of the Centre for Biological Research, Autonomous University of Morelos State, in several river drainage systems of central Mexico, revealed the presence of a previously undescribed cucullanid nematode of the genus *Cucullanus* Müller, 1777. This is described below.

Materials and Methods

Fishes were collected from December 1999 until January

2000, using a hand net, from the brooks El Saltillo, Valle Nacional and San Juan Bautista in the State of Oaxaca, Mexico. The nematodes recovered from fish intestine were fixed in hot 4 % formaldehyde and cleared with glycerine for examination. Drawings were made with the aid of an Aristoplan microscope drawing attachment. After examination, the specimens were stored in vials with 70 % ethanol. All measurements are given in µm unless otherwise stated.

Results

Cucullanus mexicanus sp. n. Fig. 1

Description: Medium sized nematodes. Head end rounded. Lateral alae absent. Oral opening dorsoventrally elongated, surrounded by narrow membranous ala (collarete) supported by row of numerous minute teeth. Four submedian cephalic papillae and pair of small lateral amphids present. Pseudobuccal capsule (oesophastome) as wide as posterior part of oesophagus. Nerve ring encircling oesophagus short distance posterior to pseudobuccal capsule. Deirids and excretory pore situated at level of posterior half of oesophagus. Tail of both sexes conical, sharply pointed.

Male (3 specimens; holotype in parentheses): Length 7.99-9.19 (9.19) mm, width 201-260 (260). Entire oesophagus 709-719 (719) (8-9 % of body length), minimum width 39-49 (39), maximum width in posterior region 102-105 (102); oesophastome 72-79 (75) long and 42-56 (56) wide. Nerve ring, excretory pore and deirids 247-280 (280), 511-660 (511) and 495-561 (495), respectively, from anterior extremity. Length of spicules 330-356 (336). Gubernaculum Y-shaped, well sclerotized, 46-75 (75) long. Ventral sucker unusually large, conspicuously elongate. Caudal pa-

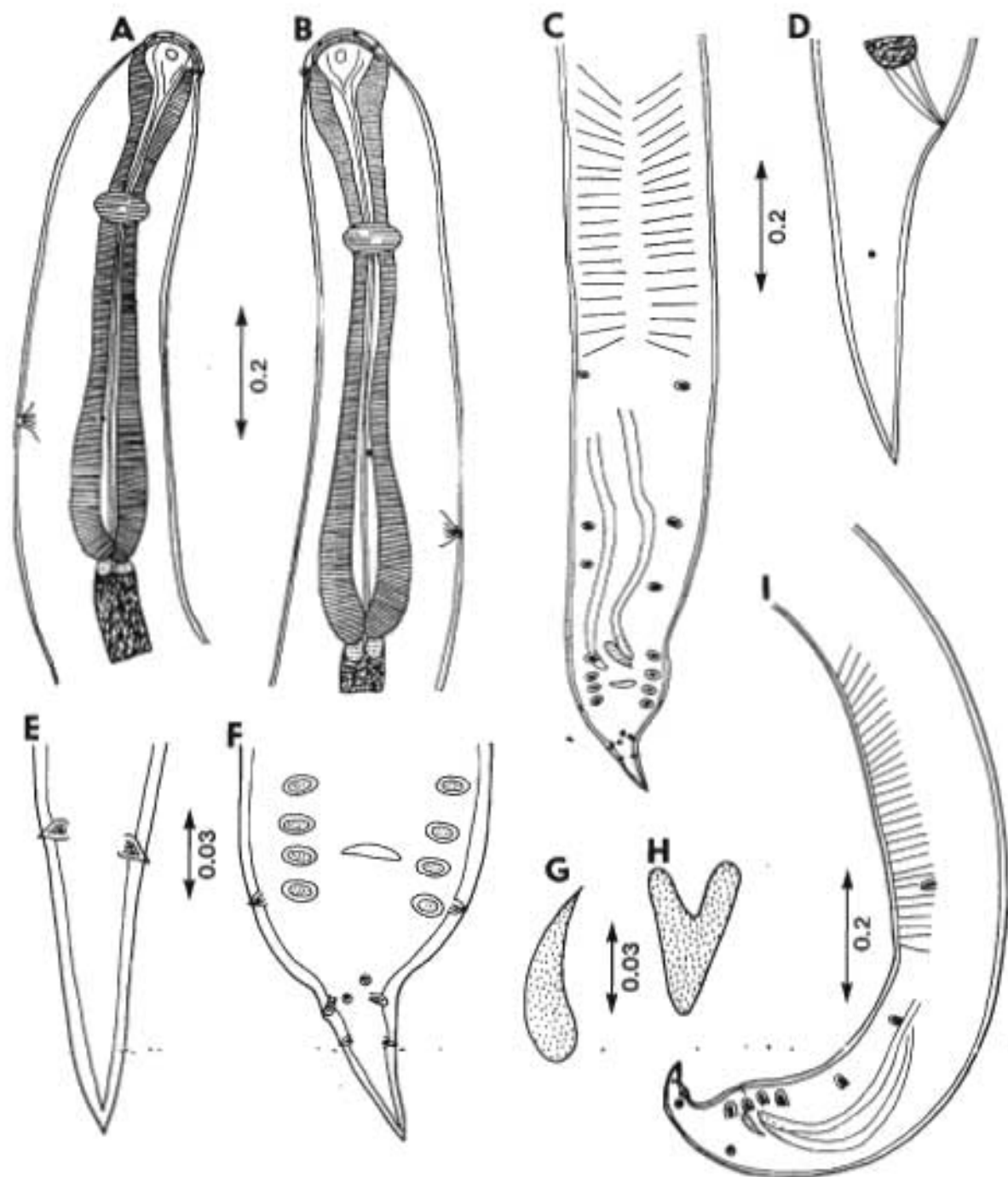


Fig. 1. *Cucullianus mexicanus* sp. n. A - anterior end of male, lateral view; B - anterior end of female, lateral view; C - posterior end of male, ventral view; D - female tail; E - posterior part of female tail; F - tail of male; G, H - gubernaculum, lateral and ventral views; I - posterior end of male, lateral view. Scale bars in mm

pillae including phasmids: 5 pairs preanal, 1 adanal and 5 pairs (2 subventral and 3 lateral) postanal. First pair of pre-anals at level of posterior end of ventral sucker or just posterior to it. Tail conical, 148-178 (148) long with pointed tip.

Female (2 specimens; allotype in parentheses): Length 9.05-11.36 (11.36) mm, width 204-244 (244). Entire oesophagus 792-808 (808) (7-9 % of body length), minimum width 56-52 (52), maximum width in posterior region 115-122 (122); oesophastome 75-85 (85) long and 52-56 (52)

wide. Nerve ring, excretory pore and deirids 270-273 (273), 573-676 (676) and 514-643 (643), respectively, from anterior extremity. Vulva postequatorial, 5.73-7.07 (7.07) mm from cephalic end. Vulvar lips elevated. Uteri opposed, containing immature eggs. Tail conical, 161-198 (161) long; pair of small lateral papillae (phasmids) present at its middle.

Type host: *Rhamdia guatemalensis* (Günther) (Pimelodidae, Siluriformes).

Site of infection: Intestine.

Type locality: Brook San Juan Bautista (17°43'N, 96° 18' W) (Papaloapan basin), Oaxaca, Mexico (holotype and allotype collected in January 2000).

Other localities: Brooks Valle Nacional (17°46'N, 96° 18' W) and El Saltillo (18°31'N, 95°25'W) (Papaloapan basin), Oaxaca, Mexico.

Prevalence and intensity: San Juan Bautista: 17 % (6 fishes examined / 1 fish infected), 2 nematodes; Valle Nacional: 14 % (14/ 2), 1; El Saltillo: 1 nematode in 1 fish examined.

Etymology: The specific name is derived from the name of the country of its origin.

Type material: Type specimens have been deposited in the National Helminthological Collection of the Institute of Biology, UNAM, in Mexico City (Cat. Nos. CNHE-4075-holotype, CNHE-4076-allotype, and CNHE-4077-paratype), and in the Helminthological Collection of the Institute of Parasitology, ASCR, in České Budějovice (Cat. No. N-767-paratypes).

Discussion

The genus *Cucullanus* Müller, 1777 includes a large number of species parasitizing various freshwater, brackish-water and marine fishes around the world, more rarely they are found in aquatic turtles. Their morphology is rather uniform and some of them have been inadequately described, so that a detailed comparison among all of them is practically impossible. Therefore, some authors prefer to deal with these parasites according to their zoogeographical region (Moravec *et al.*, 1997, Caspeta-Mandujano *et al.*, 1999).

Caspeta-Mandujano *et al.* (1999) listed a total of 16 valid *Cucullanus* species from freshwater fishes of the New World, 4 nearctic and 12 neotropical species. An additional species, *Cucullanus heliomartinsi*, has recently been described by Moreira *et al.* (2000) from catfishes in Brazil. Two of them, *Cucullanus grandistomis* (Ferraz et Thatcher, 1988) and *C. pimelodellae* Moravec, Kohn et Fernandes, 1993, have no ventral sucker by which they easily can be distinguished from *C. mexicanus*; the male of *Cucullanus rhamphichthydis* Moravec, Kohn et Fernandes, 1997 is

unknown, but this species differs considerably from the new one in the structure of the oesophastome and in the post-oesophageal position of the excretory pore and deirids (Moravec *et al.*, 1997; Moravec, 1998). All the remaining species have a ventral sucker but, in contrast to *C. mexicanus*, this is always shortly oval, being surrounded by papillae of the first two pairs of preanals. On the other hand, the ventral sucker of *C. mexicanus* is conspicuously elongated and only one (first) pair of preanals is situated near its posterior end. This feature seems to be unique among all *Cucullanus* species.

Only one *Cucullanus* species, *C. caballeroi* Petter, 1977, has so far been reported from freshwater fishes in Mexico (Caspeta-Mandujano *et al.*, 1999); this can be easily distinguished from *C. mexicanus* by the presence of a small ventral sucker, different distribution of caudal papillae, and by a much smaller size of the body.

Cucullanus mexicanus is the second species of this genus recorded from freshwater fishes in Mexico.

Acknowledgements

This study was supported by the Teaching Staff Improvement Programme (PROMEP) of the Autonomous University of Morelos State, Morelos, Mexico, by grant no 27668 N from the Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACyT), and by grant No. A 6022901 from the Grant Agency of the Academy of Sciences of the Czech Republic.

References

- Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F., Salgado-Maldonado, G. (1999): Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Folia Parasitol.*, 46: 289-295
- Moreira, N. I. B., Rocha, G. N., Costa, H. M. A. (2000): A new nematode species (Seuratoidea, Cucullanidae) parasitizing *Parauchenipterus striatulus* (Steindachner, 1876) (Pisces, Auchenipteridae) in Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 95: 39-41
- Moravec, F. (1998): *Nematodes of Freshwater Fishes of the Neotropical Region*. Academia, Prague
- Moravec, F., Kohn, A., Fernandes, B. M.M. (1997): New observations on seuratoid nematodes parasitic in fishes of the Paraná River, Brazil. *Folia Parasitol.*, 44: 209-223
- Petter, A. J. (1977): Description dun nouveau nématode parasite de poisson, en Guadeloupe: *Cucullanus caballeroi* sp. nov. In *Excerta Parasitológica en memoria del doctor Eduardo Caballero y Caballero*. Instituto de Biología, Publicaciones Especiales 4, UNAM, México: 459-462

Received August 7, 2000

Accepted November 3, 2000

Systematic status of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León et Salgado-Maldonado, 1986 (Nematoda, Capillariidae) from freshwater fishes in Mexico

František Moravec¹, Rogelio Aguilar-Aguilar² and Guillermo Salgado-Maldonado²

¹Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic;

²Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), A.P. 70-153, 04510 México, D.F., Mexico

Abstract. A recent new collection of intestinal capillariids from the atherinid fish *Chirostoma estor* Jordan, a type host of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León et Salgado-Maldonado, 1986, from Lake Pátzcuaro in Michoacán, Mexico (type locality) made it possible to study in detail the morphology of this insufficiently known nematode parasite. Morphologically identical and apparently conspecific females were also recorded from the goodeid *Allophorus robustus* (Bean) from the same locality. All

main morphological and biometrical features of this species correspond to *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) and, therefore, *C. patzcuarensis* is considered a junior synonym of *P. tomentosa*. The Mexican specimens are briefly described and illustrated. This Holarctic, little-host specific nematode species may have been introduced into Lake Pátzcuaro along with the introduction of carp, *Cyprinus carpio* L., in the lake.

Key words: Parasitic nematode, *Capillaria patzcuarensis*, *Pseudocapillaria tomentosa*, fish, *Chirostoma estor*, *Allophorus robustus*, Pátzcuaro Lake, Mexico

Introduction

Capillaria patzcuarensis was inadequately described by Osorio-Sarabia *et al.* (1986) from the freshwater atherinid fish *Chirostoma estor* from Lake Pátzcuaro, Michoacán, central Mexico. Later the same species was reported from this locality by Salgado and Osorio-Sarabia (1987), who had recorded it from *C. estor*, *Goodea atripinnis* Jordan (Goodeidae) and *Cyprinus carpio* (Cyprinidae). From Lake Pátzcuaro, *C. patzcuarensis* was also reported by Pérez-Ponce de León *et al.* (1994) from *Chirostoma attenuatum* Meek. Pérez-Ponce de León *et al.* (1996) also mentioned several unpublished records of this parasite from Lake Pátzcuaro, including the record from *Algansea lacustris* Steindachner (Cyprinidae), and from *C. carpio* from the Aquaculture Centre "La Rosa", Coahuila.

Because of problems with the correct assignment of this species in the present classification system of capillariids, Moravec *et al.* (2000b) tried to re-examine the type specimens of *C. patzcuarensis*, but they found that both the holo-

type and the allotype were lost, whereas the paratypes belonged evidently to the bird capillariid *Baruscapillaria* (syn. *Ornithocapillaria*) *appendiculata* (Freitas, 1933). They attempted to collect new specimens of *C. patzcuarensis* from the type host (*C. estor*) from the type locality (Lake Pátzcuaro), but they obtained only one incomplete female of this nematode, not enabling a species redescription.

In February and March 2000, a new collection of intestinal capillariids was obtained from *C. estor* from Lake Pátzcuaro by R. Aguilar-Aguilar, which made it possible to study in detail their morphology and to elucidate the systematic status of this species. The results are presented herein.

Materials and methods

Fishes from Lake Pátzcuaro were caught by gill-nets and they were immediately examined for the presence of helminth parasites. Altogether 25 capillariid specimens were obtained from *Chirostoma estor* and 3 from *Allophorus robustus*. The nematodes were fixed in hot 4% formalin and

cleared in glycerin for microscopic examination. Drawings were made with the aid of a Zeiss microscope drawing attachment. All measurements are given in μm unless otherwise stated. The specimens have been deposited in the National Helminthological Collection, Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico City (cat. nos. 4078 and 4079), and in the Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, in České Budějovice (cat. no. N-55).

Results

Pseudocapillaria tomentosa (Dujardin, 1843) Moravec, 1987 (Fig. 1)

Syn.: *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León et Salgado-Maldonado, 1986 (for other synonyms see Moravec 2000)

Description (based on specimens from *C. estor*): Comparatively small nematodes with smooth cuticle. Anterior end of body narrow, rounded, cephalic papillae indistinct. Two lateral bacillary bands extending along almost whole body. Muscular oesophagus rather long, its posterior half distinctly widened. Stichosome consisting of single row of 34–44 stichocytes with huge nuclei; stichocytes subdivided into several transverse annuli. Two wing-like glandular cells present at oesophago-intestinal junction.

Male (9 specimens): Length of body 2.910–3.917 mm, maximum width 42–63. Width of lateral bacillary bands 18–21. Entire oesophagus 1.231–1.809 mm long, representing 42–55% of body length. Muscular oesophagus and stichosome 210–300 and 1.021–1.704 mm, respectively, long. Nerve ring 51–57 from anterior extremity. Seminal vesicle 231–465 long. Spicule smooth, well sclerotized, 243–351 long (forming 6.3–9.7% of body length), with rounded posterior end; its width 12–18, 6–7 and 5–6 at proximal end, middle and distal end, respectively. Proximal end of spicule distinctly expanded and frequently dorsally curved, being provided with folded, irregularly formed lobular rim. Evaginated spicular sheath nonspinous, 81–600 long and 12–15 wide; its surface finely transversely striated. Tail rounded, 12–21 long, with two large, round ventrolateral lobes; each lobe bearing minute papilla. Dorsal caudal membrane absent.

Female (6 gravid and 3 nongravid specimens; measurements of 1 gravid specimen from *A. robustus* in parentheses): Length of body of gravid females 5.032–7.779 (6.281) mm (nongravid females 3.291–6.446 mm long), maximum width 54–75 (75). Width of lateral bacillary bands 21–24 (24). Entire oesophagus 1.836–3.033 (2.281) mm, representing 32–40 (36)% of body length. Muscular oesophagus and stichosome 270–351 (303) and 1.506–2.682 (1.978) mm, respectively, long. Nerve ring 51–54 (54) from anterior extremity. Vulva situated 6–60 posterior to oesophago-intestinal junction (21 anterior to oesophageal junction); vulvar lips not elevated. Eggs in uterus arranged in one row near

vulva, more distant eggs in two rows. Egg wall two-layered; inner layer hyaline, outer layer with distinct net-like sculpture. Contents of eggs uncleaved. Size of mature eggs including polar plugs 63–75 \times 30–33 (66–69 \times 30–33); plugs 6 (6) long and 7–8 (9) wide, their protruding part 0–3 (3) long; egg wall 2–3 (2) wide. Polar plugs not protruding in fully mature eggs; less advanced eggs with very thin outer layer of shell and with distinctly protruding plugs. Posterior end of body rounded, anus subterminal; length of tail 12 (12). Rectum 54–69 (51) long.

Hosts: *Chirostoma estor* Jordan (Atherinidae) and *Allophorus robustus* (Bean) (Goodeidae) (both Atheriniformes).

Site of infection: Intestine.

Locality: Lake Pátzcuaro, Michoacán, central Mexico (collected in February and March 2000).

Prevalence and intensity: *C. estor*: 8% (infected 6/75 collected), intensity 1–10 (mean 3); *A. robustus*: 5% (1/20), intensity 3 (females, only 1 gravid).

Discussion

Most morphological and biometrical features of specimens of the present material indicate that these nematodes are conspecific with those described by Osorio-Sarabia *et al.* (1986) as *Capillaria patzcuarensis* from the same host species and from the same locality.

Although another capillariid, *Baruscapillaria appendiculata*, allegedly found in *Chirostoma estor* and *Cyprinus carpio* in Lake Pátzcuaro, was reported by Moravec *et al.* (2000b) as an accidental parasite of fishes of this lake, this can be easily distinguished from *C. patzcuarensis* by the body length (females 15–22 mm long), length of the spicule (more than 2 mm), and structure of the male caudal end (presence of a well developed membranous bursa). However, it is highly probable that, in fact, the *B. appendiculata* specimens were collected from birds of Lake Pátzcuaro and were confounded with capillariids from fishes, i.e. that the respective vials were confused.

The main difference between the original description of *C. patzcuarensis* and nematodes of the present material is the presence of small spines reported on the spicular sheath of the first species; the presence or absence of a spinous or an aspinous sheath is considered a generic feature in capillariids (Moravec 1982). However, the illustration of the spicular sheath of *C. patzcuarensis* in the original paper is too schematic and the authors apparently mistook fine transverse striations on the sheath for spines; as observed in specimens of the present material, the everted spicular sheath is, sometimes, finely transversely folded, appearing serrated on sides, but spines are lacking. Considering other morphological features, it is clear that this species should be transferred from the genus *Capillaria* Zeder, 1800 *sensu stricto* to *Pseudocapillaria* Freitas, 1959, as re-diagnosed by Moravec (1982).

At present, 17 species of *Pseudocapillaria* are known from cold-blooded vertebrates (mainly fishes, less often

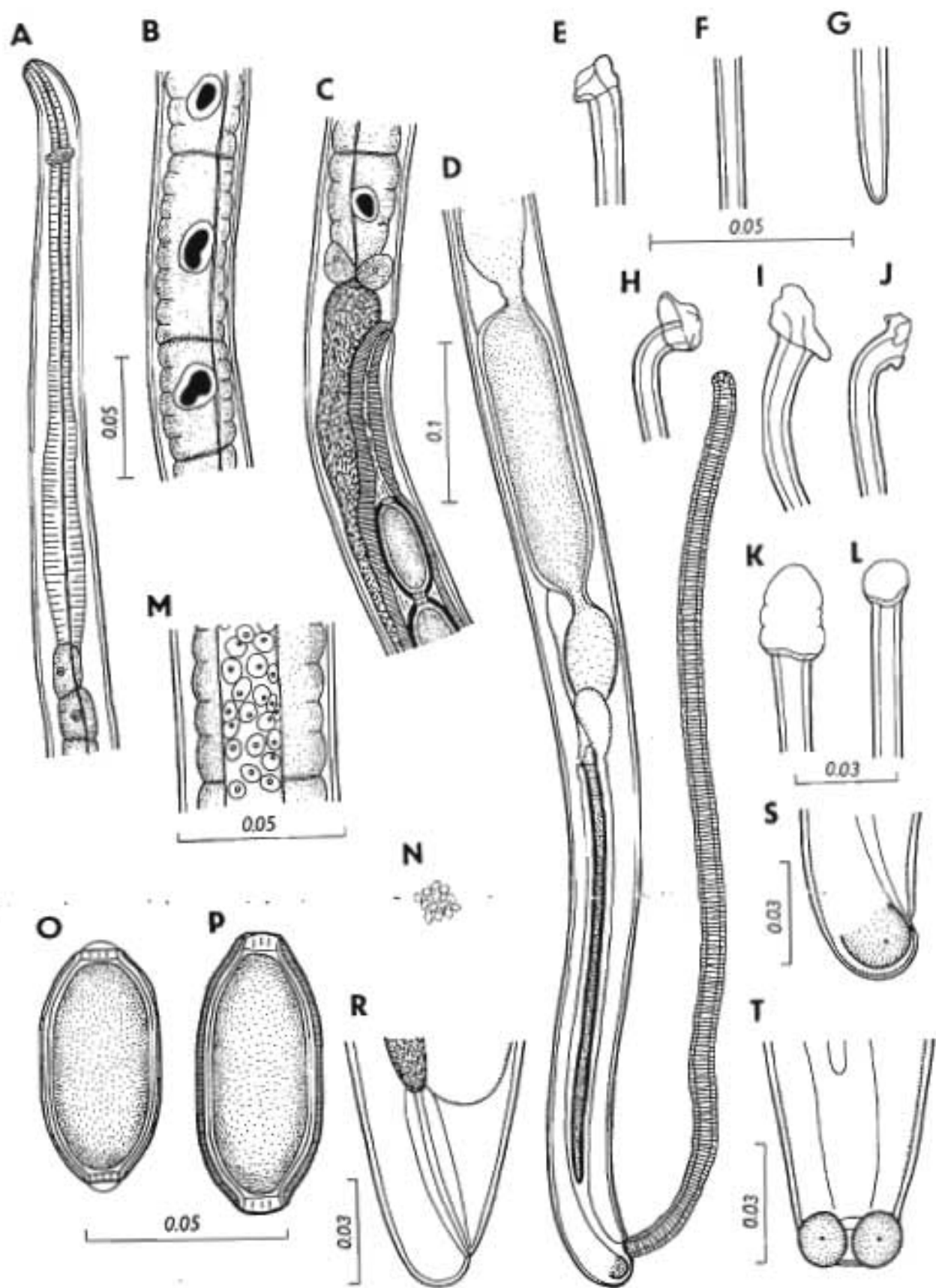


Fig. 1. *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) from *Chirostoma estor* from Lake Pátzcuaro, Mexico: A – anterior end of female; B – stichocytes at middle region of stichosome; C – region of vulva; D – posterior end of male with extruded spicular sheath; E–G – proximal, middle and distal parts of spicule; H–J – variation of proximal end of spicule, lateral views; K and L – same, ventral views; M – part of body at stichosome region with marked lateral bacillary band; N – ornamentation of surface of fully mature egg; O – less developed egg; P – fully mature egg; R – posterior end of female, lateral view; S and T – caudal end of male, lateral and ventral views

amphibians and reptiles) (see Moravec 2000 for key to species). All these were thoroughly compared with this Mexican species from *C. estor*, whose main morphological features and measurements proved to be identical with those of *Pseudocapillaria tomentosa*, a Holarctic intestinal parasite of freshwater fishes (Moravec 1994); the body size in Mexican specimens is mostly somewhat smaller as compared to European nematodes (Moravec 1994) and the structure of the proximal end of the spicule seems to be more variable in shape, but these differences may be considered to be within intraspecific variability. Consequently, *C. patzcuarensis* is considered a junior synonym of *P. tomentosa*. To avoid future doubts about the identification of these Mexican nematodes, their short description and drawings are provided.

Pseudocapillaria tomentosa shows only a low degree of host specificity; although it mainly occurs in cyprinids, it has also been recorded from fishes of other cypriniform families as well as from some Siluriformes, Perciformes, Gadiformes, Anguilliformes, Esociformes and Salmoniformes. In Europe, *P. tomentosa* is a common parasite of carp, *C. carpio*, both in the wild and aquaculture; probably with intercontinental transport of this fish, this nematode was introduced into new areas, e.g., in Israel (unpublished). *P. tomentosa* (reported under the synonym *Capillaria catostomi* Pearse, 1924) occurs as well in carp in North America (Canada, USA) (see Hoffman 1999; own unpublished data), where it also parasitizes other cyprinid and some other fishes. *Capillaria* sp. reported from carp in Mexico by Peña *et al.* (1988) belongs probably to this species too. Although it cannot be excluded that *P. tomentosa* is autochthonous in Lake Pátzcuaro, it may well be that it was introduced into the lake only with the introduction of carp; importations of carp to this lake have occurred several times since the nineteenth century.

Two other *Pseudocapillaria* species, *P. yucatanensis* Moravec, Scholz et Vivas-Rodríguez, 1995 and *P. ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado et Jiménez-García, 2000, are known from freshwater fishes in Mexico (Moravec *et al.* 1995, 2000a). The former differs from *P. tomentosa* mainly in having a pair of minute preanal papillae in the male, whereas the latter differs in possessing a dorsal cuticular membrane on the male caudal end.

Acknowledgements. The authors thank Mrs. I. Husáková, Institute of Parasitology, ASCR, České Budějovice, for her help in preparing the drawings. This study was supported by grant no. 27668N from

the Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACyT), and grant no. A6022901 from the Grant Agency of the Academy of Sciences of the Czech Republic.

References

- Hoffman G.L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Second Edition. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Moravec F. 1982. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 29, 119–132.
- Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia and Kluwer Academic Publishers, Praha and Dordrecht, Boston, London.
- Moravec F. 2000. Trichinelloid nematodes parasitic in cold-blooded vertebrates. Academia, Praha.
- Moravec F., Salgado-Maldonado G., Jiménez-García I. 2000a. *Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) ophisterni* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Pisces) in Mexico. *Parasitology Research*, 86, 290–293.
- Moravec F., Salgado-Maldonado G., Osorio-Sarabia D. 2000b. Records of the bird capillariid nematode *Ornithocapillaria appendiculata* (Freitas, 1933) n. comb. from freshwater fishes in Mexico, with remarks on *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia *et al.*, 1986. *Systematic Parasitology*, 45, 53–59.
- Moravec F., Scholz T., Vivas-Rodríguez C. 1995. *Pseudocapillaria yucatanensis* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from the bagre *Rhamdia guatemalensis* (Pisces) from cenotes in Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica*, 42, 61–64.
- Osorio-Sarabia D., Pérez-Ponce de León G., Salgado-Maldonado G. 1986. Helmintos de peces del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, I. Helmintos de *Chirostoma estor* el “pescado blanco”. Taxonomía. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 57, 61–92.
- Peña N., Auró A., Sumano H. 1988. A comparative trial of garlic, its extract and ammonium-potassium tartrate as anthelmintics in carp. *Journal of Ethnopharmacology*, 24, 199–203.
- Pérez-Ponce de León G., García-Prieto L., Osorio-Sarabia D., León-Regagnon V. 1996. Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México. Listados faunísticos de México. VI. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Pérez-Ponce de León G., B. Mendoza G., G. Pulido F. 1994. Helminths of the “charal prieto” *Chirostoma attenuatum* (Osteichthyes; Atherinidae) from Patzcuaro lake, Michoacan, Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 61, 139–141.
- Salgado G., Osorio-Sarabia D. 1987. Helmintos de algunos peces del lago de Pátzcuaro. *Ciencia y Desarrollo*, 13, 41–57.

(Accepted December 5, 2000)

A Checklist of Helminth Parasites of Freshwater Fishes from the Lerma-Santiago River Basin, Mexico

GUILLERMO SALGADO-MALDONADO,^{1,4} GUILLERMINA CABAÑAS-CARRANZA,¹ EDUARDO SOTO-GALERA,² JUAN M. CASPETA-MANDUJANO,³ R. GRISELDA MORENO-NAVARRETE,¹ PETRA SÁNCHEZ-NAVA,¹ AND ROGELIO AGUILAR-AGUILAR¹

¹ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, CP 04510, México, D.F., Mexico (e-mail: gsalgado@mail.ibiologia.unam.mx),

² Laboratorio de Ictiología y Limnología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Carpio y Plan de Ayala, Santo Tomás, CP 11340, México D.F., Mexico, and

³ Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Avenida Universidad 1001, CP 62210, Cuernavaca, Morelos, Mexico

ABSTRACT: A checklist based on previously published records and original data is presented for the helminth parasites reported from 33 freshwater fish species from the Lerma-Santiago river basin, west-central Mexico. The checklist contains 43 helminth species, 6 (14%) of which are endemic to the basin. Fourteen of the 43 are allogenic species, mostly Nearctic in origin. Three species are anthropogenically introduced colonizers, of which the Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi* is the most widely distributed species in the basin. The checklist includes 75 new host records, and records of 12 localities where no previous surveys had been conducted.

KEY WORDS: Digenea, Monogenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala, freshwater fishes, Lerma-Santiago river basin, west-central Mexico, survey.

At least 375 freshwater fish species, of which approximately 60% are endemic, occur in Mexico, and over 500 species occur if those living in estuaries and coastal lagoons are included (Miller, 1982; Espinosa-Pérez, 1993). The Lerma-Santiago river basin in west-central Mexico has the highest percentage of endemism of any major river basin in Mexico, with 30 of its 42 (72%) fish species found nowhere else (Espinosa-Pérez, 1993; Soto-Galera et al., 1998).

This river basin (Fig. 1) drains much of west-central Mexico and consists of 2 major rivers, the Lerma and the Santiago. The Lerma River basin is the most important hydrologic system of the Mexican Central Highland Plateau. It originates in the State of México at an elevation of 3,000 m and flows for 700 km through the states of Querétaro, Guanajuato, Michoacán, and Jalisco before emptying into Chapala Lake at 1,500 m elevation. The Santiago River drains from Chapala Lake, flowing through the state of Jalisco to the Pacific Ocean.

The fish fauna of the Lerma-Santiago river basin has long been studied by ichthyologists (Díaz-Pardo et al., 1993; Soto-Galera et al., 1998). No regional survey of the parasite fauna of these fish has been published, and the literature is scattered

in taxonomic papers (Flores-Barroeta, 1953; Lamothe-Argumedo, 1970, 1981, 1988; Lamothe-Argumedo and Cruz-Reyes, 1972; Osorio-Sarabia et al., 1986; Salgado-Maldonado et al., 1986; Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987; Alarcón, 1988; Alarcón and Castro-Aguirre, 1988; García-Prieto et al., 1988; García-Prieto and Osorio-Sarabia, 1991; León-Règagnon, 1992; Peresbarbosa-Rojas et al., 1994; Pérez-Ponce de León et al., 1994; Espinosa-Huerta et al., 1996; Mendoza-Garfías et al., 1996; Astudillo-Ramos and Soto-Galera, 1997; Pineda-López and González, 1997; Sánchez-Álvarez et al., 1998; Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999; Caspeta-Mandujano et al., 1999; Moravec et al., 2000, 2001; Scholz and Salgado-Maldonado, 2000, 2001). This paper compiles the extant information on the helminth parasites of freshwater fishes in the Lerma-Santiago river basin and includes original data derived from our own research. The species referred to in theses and scientific meetings do not constitute formal publications and are consequently not considered herein. This checklist should facilitate future research on the ecology, zoogeography, and biodiversity of this important river basin.

Materials and Methods

As part of an ongoing parasitological investigation into the helminth fauna of the freshwater fishes of Mexico, a

⁴ Corresponding author.

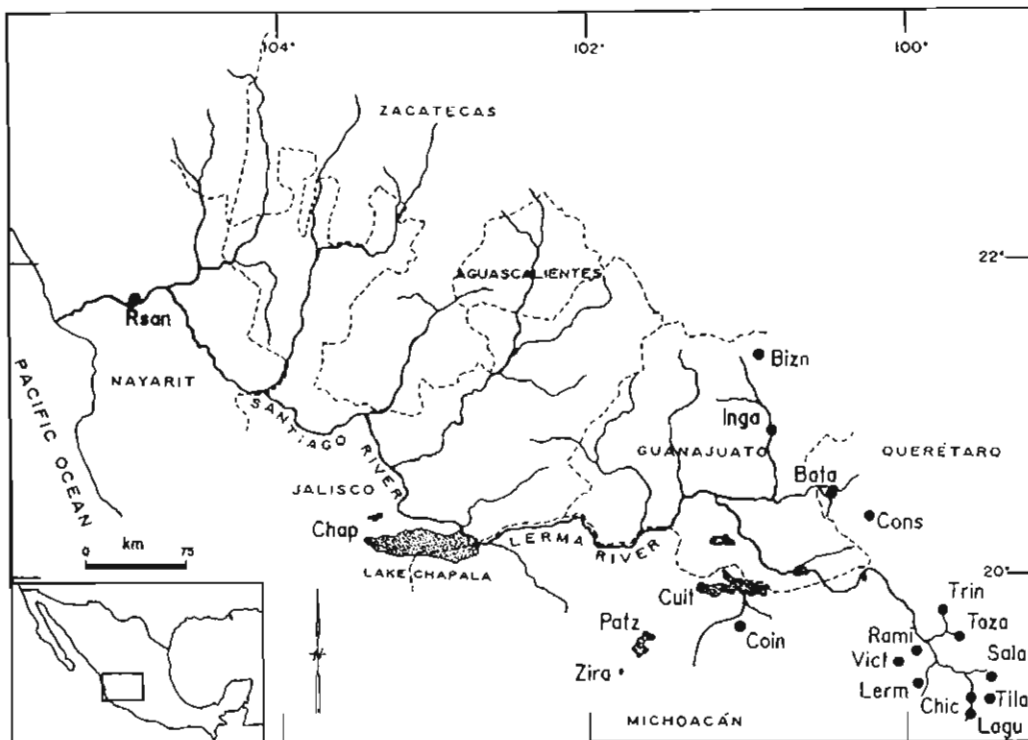


Figure 1. The Lerma-Santiago River drainage basin of west-central Mexico, showing the fish collection sites. Locality codes as in Table 1.

review of the literature dealing with freshwater fish helminth parasites in the entire Lerma-Santiago river basin was made. In addition, a total of 1,177 fish of 18 species (Table 1), from 11 localities in the Lerma-Santiago river basin (Table 2, Fig. 1) was examined for the presence of helminths from January to October 1997 and from January to March 1998.

At each site, fish were captured using electrofishing or gill nets. The numbers of fish examined at each locality and collection data are given in the parasite-host list (Table 3). After capture, the fish were taken live to the laboratory and examined within 48 hr using standard procedures. Briefly, all the external surfaces, viscera, and musculature of each fish host were examined under a stereomicroscope, and all the helminths encountered in each fish were counted. Digeneans (adults and larvae), cestodes, and nematodes were fixed in hot 4% neutral formalin. Acanthocephalans were placed in distilled water, refrigerated overnight (6–12 hr) to evert the proboscis, and then fixed in hot 10% formalin. Digeneans, cestodes, and acanthocephalans were stained with Mayer's pararubine or Ehrlich's hematoxylin, dehydrated using a graded alcohol series, cleared in methyl salicylate, and whole mounted. Nematodes were cleared with glycerine for light microscopy and stored in 70% ethanol. Voucher specimens of all taxa have been deposited in the National Helminth Collection (Colección Nacional de Helminthos [CNHE]), Institute of Biology, National Autonomous

University of Mexico (UNAM), Mexico City. Infection parameters utilized are those proposed by Margolis et al. (1982), that is, prevalence (% infected) and mean intensity of infection (number of parasites per examined fish).

Voucher specimens of the following species, found in fish from the Lerma-Santiago river basin and deposited in the CNHE, were examined: *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) (nos. 001253, 001476, 001748); *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (no. 000434); *Proteocephalus pusillus* Ward, 1910 (nos. 000383–000386); *Proteocephalus* sp. (no. 000425); *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (nos. 448(F) and 449(F)), and *Contracaecium* sp. (nos. 002508(F) and 002253(F)).

Results

A host-parasite checklist is presented herein as Table 3. In this study, 43 helminth species are reported from 33 species of freshwater fishes of the Lerma-Santiago river basin, west-central Mexico. Six (14%) of the 43 species are endemic to the basin: *A. mexicanum*, *M. bravoae*, *O. mexicanum*, *R. lichtenfelsi*, *Spinitectus* sp., and *B. nayaritensis*. Fourteen are allogenic species that mature in, and are transported by, birds: *C.*

Table 1. Fish species from the Lerma-Santiago river basin of west-central Mexico that were examined for helminths in 1997 and 1998.

Fish species	Common name	Sample size (n)
Cyprinidae		
* <i>Algansea tinella</i> (Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1844)	Spottail chub	17
† <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	Common carp	45
* <i>Notropis salleri</i> (Günther, 1868)	Azteca chub	37
* <i>Yuriria alia</i> (Jordan, 1880)	Lerma chub	49
Goodeidae		
* <i>Girardinichthys multiradiatus</i> (Meek, 1901)	Darkedged splitfin	503
* <i>Goodea atripinnis</i> Jordan, 1880	Blackfin goodea	143
* <i>Xenotoca variatus</i> (Bean, 1887)	Jeweled splitfin	56
Poeciliidae		
<i>Poecilia sphenops</i> Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1846	Mexican molly	23
* <i>Poeciliopsis infans</i> (Woolman, 1894)	Lerma livebearer	16
<i>Poeciliopsis</i> sp.		13
Atherinidae		
* <i>Atherinello crystallina</i> (Jordan and Culver in Jordan, 1895)	Blackfin silverside	48
* <i>Chirostoma humboldtianum</i> (Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1835)	Shortfin silverside	46
* <i>Chirostoma jordani</i> Woolman, 1894	Mesa silverside	64
* <i>Chirostoma labarcae</i> Meek, 1902	Sharpnose silverside	3
* <i>Chirostoma riojai</i> Solorzano and López, 1966	Toluca silverside	78
Cichlidae		
<i>Cichlasoma beanii</i> (Jordan, 1889)	Sinaloan cichlid	32
Centrarchidae		
† <i>Lepomis macrochirus</i> Rafinesque, 1819	Bluegill	2
Gobiidae		
<i>Awaous tajasca</i> (Lichtenstein, 1822)	River goby	2

* Species endemic to the Lerma-Santiago river basin.

† Species introduced to the Lerma-Santiago river basin.

complanatum, *Diplostomum* sp., *P. minimum*, *C. formosanus*, *L. intestinalis*, *C. cf. ralli*, *P. caballeroi*, *P. cf. urseus*, *P. cochlearii*, *V. campylancristota*, *V. mutabilis*, *Eustrongylides* sp., *Contracaecum* sp., and *P. brevis*. Three species are recent, anthropogenically introduced colonizers: *C. formosanus*, *P. tomentosa*, and *B. achelognathi*, which is the most widely distributed species in the basin. Twelve of the 33 fish species examined have not previously been surveyed for parasites, and present data expand the spectrum of fish hosts, to the effect that the list provides 75 new records for hosts and locations.

Discussion

Only 8 fish species have been examined in sufficient numbers to enable evaluation of helminth community composition and structure: *Algansea lacustris*, *Chirostoma estor*, *C. attenu-*

atum, *Goodea atripinnis*, *Allophorus robustus*, *Allotoca diazi*, *Micropterus salmoides*, and *Cyprinus carpio*. Pátzcuaro Lake has been systematically sampled, while other localities have only been sampled occasionally and with few fish examined. From large areas of the basin no data on fish parasites exist at all. There is also limited information on the parasites of fish in rivers and other water bodies. Parasitological knowledge for the Lerma-Santiago river basin is fragmentary, as many studies did not record all the helminth species because they were prepared for taxonomic ends, such as the description of a single species. As a result, most of the research in the basin merely indicates where data are most needed.

A notable aspect of the present data is a highly characteristic endemic helminth component in the Lerma-Santiago river basin. Of the 43 re-

Table 2. Codes and features of the localities sampled or reported in the literature from which hosts were collected.

Code	Locality name	Habitat type	State (coordinates)
Bata	Presa El Bazán	AR*	Querétaro (20°13'13"N; 100°24'39"W)
Bizn	Presa La Biznaga	AR	Guanajuato (21°25'30"N; 100°52'52.7"W)
Chap	Lago de Chapala	NL	Jalisco (20°08'–20°22'N; 102°42'–103°25'W)
Chic	Lago de Chicahuapán ("Almoloya del Río")	NL	Estado de México (19°11'N; 99°30'W)
Coin	Presa Coitzaco	AR	Michoacán (19°36'46"N; 101°17'58"W)
Cons	Presa Constitución de 1917	AR	Querétaro (20°25'00"N; 100°05'00"W)
Cuit	Lago de Cuitzeo	NL	Guanajuato–Michoacán (20°04'34"–19°53'25"N; 101°19'34"–100°50'20"W)
igna	Presa Ignacio Allende	AR	Guanajuato (20°55'N; 100°50'W)
Lagu	La Lagunilla	WL	Estado de México (19°08'30"N; 99°30'12"W)
Lerm	Ciénega de Lerma	WL	Estado de México (19°22'41"N; 99°59'39"W)
Patz	Lago de Pátzcuaro	NL	Michoacán (19°41'–19°32'N; 101°27'–101°53'W)
Rami	Presa Ignacio Romírez	AR	Estado de México (19°26'54"N; 99°59'32"W)
Rsan	Río Santiago (Aguamilpa)	RI	Nayarit (21°46'42"N; 104°55'36"W)
Sala	Lago de Salazar	NL	Estado de México (19°21'5"N; 99°21'55"W)
Taza	Las Tazas	AR	Estado de México (not located)
Tila	Santiago Tilapa, Laguna de Guadalupe Victoria	NL	Estado de México (19°11'15"N; 99°23'56"W)
Trin	Trinidad Fabela	AR	Estado de México (19°48'N; 99°46'W)
Vict	Villa Victoria	AR	Estado de México (19°26'28"N; 100°4'33"W)
Zira	Lago de Zirahuén	NL	Michoacán (19°21'14"–19°29'32"N; 101°30'33"–101°46'15"W)

* AR = Artificial reservoir; NL = natural lake; WL = wetland; RI = river.

recorded helminth species, 6 (14%) are endemic to the basin: the digeneans *A. mexicanum* and *M. bravoae*, from atherinids and the goodeid *G. multiradiatus*, respectively; the monogenean *O. mexicanum*, a parasite of the cyprinid *A. lacustris*; and the nematodes *R. lichtenfelsi*, from the goodeids *A. robustus*, *A. diazi*, and *G. atripinnis*, and a species of *Spinitectus*, previously referred to as *S. carolini*, from the atherinids *C. attenuatum* and *C. estor*. Additionally, the nematode species *B. nayaritensis*, a parasite of *C. beani* in the Santiago River, may be endemic to this basin, because there is no other record of this species in Mexico (Moravec, 1998), and cichlids are the best studied fish family from a parasitological point of view (Salgado-Maldonado et al., 1997; Vidal-Martínez and Kennedy, 2000).

It is thought that the present hydrological configuration of the Lerma-Santiago river basin was created during the Pliocene Age by orogenic activity that isolated it from the ocean (Barbour, 1973; Echelle and Echelle, 1984). The fish fauna of the basin consists of the descendants of marine ancestors that invaded the freshwater bodies, as well as Nearctic components such as cyprinids. It is assumed that by at least 5 million yr ago the fish species in the basin had established themselves, evolving and diversifying from their

original marine ancestors. The parasite fauna must also have evolved and diversified during this period of isolation, the current assemblage of endemic helminth species being the product of these evolutionary processes. To the extent to which the fish species adapted to these environments and speciated within them, so did their helminth communities, with some being lost and others developing in the new hosts. In other words, both the fish of the Lerma-Santiago river basin, and their parasites developed in isolation.

The fish parasite fauna of this basin is also enriched through colonization by allogenic species transported by birds. As a result, the fish helminth communities in the basin have an abundant (14 of the total 43 species) component of allogenic species that mature in, and are transported by, birds: *C. complanatum*, *Diplostomum* sp., *P. minimum*, *C. formosanus*, *L. intestinalis*, *C. cf. ralli*, *P. caballeroi*, *P. cf. urseus*, *P. cochlearii*, *V. campylancristrota*, *V. multabilis*, *Eustrongylides* sp., *Contracaecum* sp., and *P. brevis*, most of which occur throughout the American continent or are cosmopolitan. Many factors may have favored this colonization. They include the small size of the fish in this basin, their gregarious habits, their shallow water habitat, their status in the food web, and

Table 3. Parasite-host list of helminths collected from fish of the Lerma-Santiago river basin of west-central Mexico.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/mean intensity	Reference(s)
Adult Trematoda					
Family Allocreadiidae Stossich, 1903					
<i>Allocreadium mexicanum</i> Osorio-Sarabia, Pérez and Salgado-Maldonado, 1986	<i>C. estorfi</i>	Pátz	216	6%/5.3	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. attenuatum</i> /I	Pátz	195	4%/2.9	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	<i>A. crystallinum</i> /I	Rsan	48	23%/3	Present work
	<i>C. riojaui</i> /I	Tila	8	13%/1	Present work
<i>Crepidostomum cooperi</i> Hopkins, 1931	<i>M. salmoides</i> /Pc, I	Pátz	209	24%/13	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
<i>Margotrema bravoae</i> Lamothe-Argumedo, 1970	<i>G. multiradiatus</i> /I	Lagu	64	Low??	Lamothe-Argumedo, 1970
	/I	Vict	5	40%/22.5	Present work
Family Gorgoderidae (Looss, 1901)					
<i>Phyllostomum lacustris</i> (Loewen, 1929)	<i>I. dugesi</i> /I	Chap	?	??	Lamothe-Argumedo, 1988
Larval Trematoda					
Family Cryptogonimidae Ciurea, 1933					
Cryptogonimidae gen. sp.	<i>A. tincella</i> /I	Igna	17	6%/1	Present work
Family Proterodiplostomidae Dubois, 1936					
<i>Proterodiplostomum</i> sp.	<i>A. tincella</i> /Bc	Igna	17	6%/1	Present work
	<i>N. sallei</i> /Bc	Rami	15	67%/24.6	Present work
	<i>G. multiradiatus</i> /Bc	Chic	94	45%/6.4	Present work
	/Bc	Lagu	50	20%/2.6	Present work
	/Bc	Rami	75	15%/3	Present work
	/Bc	Sala	3	33%/1	Present work
	/Bc	Trin	31	3%/1	Present work
	/Bc	Vict	5	20%/1	Present work
	<i>G. atripinnis</i> /Bc	Bizn	18	61%/2.4	Present work
	/Bc	Igna	20	30%/9.7	Present work
	/Bc	Trin	29	3%/1	Present work
	<i>C. humboldtianum</i> /L	Vict	46	28%/13.6	Present work
	<i>C. riojaui</i> /Bc	Rami	14	36%/4.8	Present work
Family Clinostomidae Lühe, 1901					
<i>Clinostomum complanatum</i> (Rudolphi, 1814)	<i>A. robustus</i> ?	Cuit	30	90%/32.8	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	/L, M	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> /L, M	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994

Table 3. Continued.

Parasite	Host/Infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
	<i>G. atripinnis</i> ?	Cuit	30	13%/4.7	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	/L	Pátz	178	0.6%/4	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	/L	Igna	22	5%/9	Present work
	<i>X. variatus</i> ?	Cuit	41	27%/4.5	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
Family Diplostomidae Poirier, 1886					
<i>Diplostomum</i> sp.					
	<i>C. estorfi</i> B	Pátz	216	10%/6	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. jordani</i> /M	Bizn	38	79%/3.2	Present work
	<i>P. sphenops</i> /Bc	Rsan	22	9%/4	Present work
	<i>Y. alta</i> /M	Igna	9	11%/1	Present work
<i>Diplostomum (Tylodelphys)</i> sp.					
	<i>G. atripinnis</i> ?	Cuit	30	7%/1	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	<i>C. attenuatum</i> /?	Zira	42	14%/1.6	Espinosa-Huerta et al., 1996
	<i>C. jordani</i> ?	Cuit	30	30%/5	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
<i>Posthodiplostomum minimum</i> (MacCallum, 1921) Dubois, 1936					
	<i>A. lacustris</i> /M	Pátz	390	5%/2.5	Mendoza-Garfías et al., 1996
	<i>N. sallei</i> ?	Lerm	6	??	León-Régagnon, 1992
	<i>A. robustus</i> ?	Cuit	30	93%/57.1	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	/L, M, Mu, E	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> /L, M, Mu, E	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. multiradiatus</i> ?	Lerm	9	??	León-Régagnon, 1992
	<i>G. atripinnis</i> ?	Cuit	30	87%/26.5	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	/L, Mu	Pátz	178	62%/13.3	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	/L, M, Mu, E	Pátz	35	??	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	<i>X. variatus</i> ?	Cuit	41	80%/26.1	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	<i>C. attenuatum</i> /L, M, Mu	Pátz	30	100%/1433	Espinosa-Huerta et al., 1996
	/L, M, Mu, E, B	Pátz	195	98%/111.3	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	/L, M, Mu	Zira	42	81%/31.9	Espinosa-Huerta et al., 1996
	<i>C. estorfi</i> /L, Mu, E, B	Pátz	216	95%/66.1	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. jordani</i> ?	Cuit	30	67%/10.3	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	<i>O. aureus</i> ?	Cuit	30	7%/1	Guzmán-Cornejo and García-Prieto, 1999
	<i>A. tinellii</i> /M	Igna	17	82%/18.4	Present work
	<i>N. sallei</i> /M	Rami	15	7%/1	Present work
	/M	Lagu	1	100%/1	Present work
	/M	Chic	8	22%/4	Present work
	<i>Y. alta</i> /L, M	Igna	10	80%/54.8	Present work
	<i>G. multiradiatus</i> /M	Chic	118	22%/1	Present work
	/M	Rami	13	8%/3	Present work

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
	<i>G. atripinnis</i> /M	Bizn	25	60%/10.8	Present work
	L, M	Igna	22	55%/5.7	Present work
	/M	Trin	4	25%/7	Present work
	<i>X. variatus</i> /L, M	Igna	35	57%/13.8	Present work
	<i>P. sphenops</i> /M	Rsan	22	5%/1	Present work
	<i>P. infans</i> /L, M	Igna	9	100%/10.6	Present work
	/M	Rami	2	100%/4	Present work
	<i>C. humboldtianum</i> /L	Vict	46	48%/13.9	Present work
	<i>C. jordani</i> /L, M	Igna	23	52%/3.6	Present work
	<i>C. labarcae</i> /L, M	Igna	2	100%/1.5	Present work
	<i>C. riojai</i> /L, M	Rami	23	26%/0.8	Present work
	/L, M	Tila	13	8%/1	Present work
Family Plagiorchiidae Lühe, 1901*					
<i>Ochetosoma</i> sp.	<i>A. diazi</i>	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
Family Heterophyidae Odhner, 1914					
<i>Centrocestus formosanus</i> (Nishigori, 1924)	<i>A. incellus</i> /G	Igna	17	18%/5.8	Scholz and Salgado-Maldonado, 2000
	<i>Y. alia</i> /G	Igna	14	50%/14.2	Scholz and Salgado-Maldonado, 2000
	<i>G. atripinnis</i> /G+	Igna	11	27%/5	Scholz and Salgado-Maldonado, 2000
	<i>P. sphenops</i> /G	Rsan	1	100%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2000
	<i>P. infans</i> /G	Igna	5	20%/1	Present work
	<i>Poecilopsis</i> sp./G	Rsan	13	62%/74.1	Present work
	<i>A. crystallina</i> /G	Rsan	48	38%/96.6	Present work
	<i>L. macrochirus</i> /G	Rsan	2	50%/105	Present work
Monogenea					
Family Dactylogyridae Bychowsky, 1933					
<i>Sciadiclithrum</i> sp.	<i>C. beanii</i> /G	Rsan	25	12%/1.6	Present work
Family Gyrodactylidae Cobbold, 1864					
<i>Gyrodactylus elegans</i> Nordmann, 1832	<i>G. multiradiatus</i> /G	Chic	46	28%/1.8	Present work
<i>Gyrodactylus</i> sp.	<i>P. sphenops</i> /G	Rsan	22	23%/1.2	Present work
Family Discocotylidae Price, 1936					
<i>Octomacrum mexicanum</i> Lamothe-Argumedo, 1981	<i>A. lacustris</i> /G	Pátz	390	62%/5.1	Mendoza-Garfias et al., 1996

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
Adult Cestoda					
Order Caryophyllidea van Beneden in Carus, 1863					
Caryophyllidea gen. sp.					
	<i>A. lacustris</i> ♀	Pátz	390	0.3%/1	Mendoza-Garfias et al., 1996
Family Bothriocephalidae Blanchard, 1849					
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934					
	<i>A. rubescens</i> ♀	Chap	?	??	García-Prieto and Osorio-Sarabia, 1991
	<i>A. lacustris</i> ♀	Pátz	390	5%/12.8	Mendoza-Garfias et al., 1996
	<i>N. sallei</i> ♀	Lerm	6	??	León-Régagnon, 1992
	<i>C. carpio</i> ♀	Pátz	178	13%/6.4	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	♀	Lerm	5	??	León-Régagnon, 1992
	<i>A. robustus</i> ♀	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> ♀	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. multiradiatus</i> ♀	Lerm	9	??	León-Régagnon, 1992
	<i>G. utripinnis</i> ♀	Bata	41	12%/4	Pineda-López and González, 1997
	♀	Chap	?	??	García-Prieto and Osorio-Sarabia, 1991
	<i>X. variatus</i> ♀	Cons	36	8%/3.2	Pineda-López and González, 1997
	<i>C. attenuatum</i> ♀	Pátz	30	13%/3.2	Espinosa-Huerta et al., 1996
	♀	Pátz	195	7%/3.5	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	♀	Zira	42	24%/7.6	Espinosa-Huerta et al., 1996
	<i>C. estor</i> ♀	Pátz	216	2%/7	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. humboldtianum</i> ♀	Coin	234	2%/66	
	<i>C. ocotlane</i> ♀	Chap	?	??	García-Prieto and Osorio-Sarabia, 1991
	<i>C. grandocule</i> ♀	Pátz	?	??	García-Prieto and Osorio-Sarabia, 1991
	<i>Chirostoma</i> sp. ♀	Bata	25	24%/1.3	Pineda-López and González, 1997
	♀	Cons	43	40%/4.6	Pineda-López and González, 1997
	<i>M. salmoides</i> ♀	Pátz	209	1%/3	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>O. niloticus</i> ♀	Cons	40	8%/5	Pineda-López and González, 1997
	<i>A. tinca</i> ♀	Igna	17	6%/1	Present work
	<i>N. sallei</i> ♀	Rami	15	13%/1	Present work
	<i>Y. alta</i> ♀	Igna	17	24%/3.2	Present work
	♀	Rami	3	33%/57	Present work
	<i>C. carpio</i> ♀	Rami	43	2%/1	Present work
	♀	Irin	2	100%/5	Present work
	<i>G. multiradiatus</i> ♀	Chic	63	3%/1	Present work
	♀	Lagu	50	26%/2.5	Present work
	♀	Rami	75	3%/1	Present work

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
	<i>X. variatus</i> /I	Igna	21	10%/1	Present work
	<i>A. crystallina</i> /I	Rsao	48	6%/1	Present work
	<i>C. jordani</i> /I	Bizu	38	68%/4.1	Present work
	/I	Igna	23	35%/2.4	Present work
	<i>C. labarcaei</i> /I	Igna	1	100%/2	Present work
	<i>C. riojai</i> /I	Tila	13	15%/1.5	Present work
Family Proteocephalidae La Rue, 1911					
<i>Proteocephalus pusillus</i> Ward, 1910	<i>G. atripinnis</i> /I	Pátz	178	34%/2.2	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
Metacestodes					
Family Diphylobothriidae Lühe, 1910					
<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>G. multiradiatus</i> /Bc	Lern	?	??	Lainoche-Argumedo and Cruz-Reyes, 1972
	/Bc	Trin	563	16%/1.6	Astudillo-Ramos and Soto-Galera, 1997
	<i>G. atripinnis</i> /Bc	Pátz	?	??	García-Prieto et al., 1988
	<i>C. baroni</i> /Bc	Chap	?	??	Flores-Barroeta, 1953
	<i>C. consocium</i> /Bc	Chap	?	??	García-Prieto et al., 1988
	<i>C. estor</i> /Bc	Pátz	?	??	García-Prieto et al., 1988
	<i>N. sallei</i> /Bc	Lagu	1	100%/1	Present work
	/Bc	Rami	15	27%/1.3	Present work
	<i>G. multiradiatus</i> /Bc	Lagu	50	2%/3	Present work
	/Bc	Rami	5	80%/1.7	Present work
Family Proteocephalidae La Rue, 1911					
Proteocephalidea gen. sp.	<i>A. lacustris</i> /M	Pátz	390	0.3%/1	Mendoza-Garffas et al., 1996
	<i>A. robustus</i> /L, I, M	Pátz	41	??	Peresharbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> /L, I, M	Pátz	31	??	Peresharbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. atripinnis</i> /L, I, M	Pátz	35	??	Peresharbosa-Rojas et al., 1994
	<i>M. salmoides</i> /I	Pátz	209	0.5%/1.1	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>N. sallei</i> /M	Rami	15	13%/1.5	Present work
	<i>P. infans</i> /M	Igna	9	22%/1	Present work
Family Dilepididae Railliet and Henry, 1909					
<i>Cyclostera</i> cf. <i>ralli</i> (Underwood and Dronen, 1986)	<i>C. carpio</i> /M	Rami	42	2%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>N. sallei</i> /M	Rami	15	13%/1.5	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>A. robustus</i> /M	Pátz	25	8%/2.5	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>G. multiradiatus</i> /M	Chic	211	10%/0.1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
	<i>X. variatus</i> /M	Igna	24	8%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Paradilepis caballeroi</i> Rysavy and Macko, 1973	<i>C. jordani</i> /M, L	Bizn	38	3%/2.0	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Paradilepis cf. urceus</i> (Wedl, 1855)	<i>C. jordani</i> /L	Igna	23	22%/8.2	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Paradilepis</i> sp.	<i>C. jordani</i> /L	Bizn	38	3%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Parvitoenia cochlearii</i> Coil, 1955	<i>A. crystallina</i> /L	Rsan	48	2%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Valipora campylancristota</i> (Wedl, 1855)	<i>C. humboldtianum</i> /Gh	Vict	46	2%/2	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>C. jordani</i> /Gb	Rami	3	33%/12	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>C. riojani</i> /Gb	Rami	20	10%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>G. multiradiatus</i> /Gb	Lagu	50	4%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
		Rami	75	9%/1.8	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
		Trin	31	3%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
<i>Valipora murabilis</i> Linton, 1927	<i>C. beani</i> /L, Gb	Rsan	25	4%/1	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
Order Cyclophyllidea					
Cyclophyllidea gen. sp.	<i>C. attenuatum</i> /I	Pátz	195	0.5%/8	Pérez-Ponce de León et al., 1994
Adult Nematoda					
Family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936					
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	<i>A. robustus</i> /I	Pátz	20	5%/3	Present work
	<i>G. atripinnis</i> /I	Pátz	178	10%/2.7	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. attenuatum</i> /I	Pátz	195	0.5%/1	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	<i>C. estor</i> /I	Pátz	216	2%/5.2	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	I	Pátz	110	1%/1	Moravec et al., 2000
		Pátz	43	7%/1.7	Moravec et al., 2001
		Pátz	75	8%/4.2	Present work
	<i>C. carpio</i> /I	Pátz	184	5%/5.3	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>N. sallei</i> /I	Rami	3	33%/1	Present work
Remarks: This species was originally described as <i>Capillaria patzcuarensis</i> by Osorio-Sarabia et al. (1986) but Moravec et al. (2001) demonstrated that it is in fact <i>P. tomentosa</i> introduced from Europe with cyprinids.					
Capillariidae gen. sp.	<i>G. atripinnis</i> /I	Igna	20	5%/2	Present work
	I	Bizn	25	4%/1	Present work
Family Cucullanidae Cobbold, 1864					
<i>Dichelyne mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado, 1999	<i>C. beani</i> /I	Rsan	7	14%/1	Caspeta-Mandujano et al., 1999

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/ mean intensity	Reference(s)
Family Philometridae Baylis and Daubney, 1926					
Philometridae gen. sp.	<i>A. lacustris</i> /Bc	Pátz	390	0.5%/1	Mendoza-Garfias et al., 1996
Family Rhabdochoniidae Travassos, Artigas, and Pereira, 1928					
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> Sánchez-Álvarez, García, and Pérez, 1998	<i>A. robustus</i> /I	Cuit	360	??	Sánchez-Álvarez et al., 1998
	/I	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazifl</i>	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. atripinnis</i> /I	Cuit	20	40%/18	Sánchez-Álvarez et al., 1998
	/I	Pátz	178	8%/7.8	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
<i>Beaninema nayaritense</i> Caspeta-Mandujano, Moravec, and Salgado-Maldonado, 2000	/I	Pátz	35	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>C. beanifl</i>	Rsan	25	44%/7.3	Caspeta-Mandujano et al., 2001
Family Cystidicolidae Skrjabin, 1846					
<i>Spintectus</i> sp.	<i>C. attenuatum</i> /I	Pátz	30	10%/1.3	Espinosa-Huerta et al., 1996
	/I	Pátz	195	14%/2.9	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	/I	Zira	42	43%/10.3	Espinosa-Huerta et al., 1996
	<i>C. estorifl</i>	Pátz	216	12%/5.2	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
Remarks: The nematodes were originally reported as <i>Spintectus carolini</i> Holl, 1928, but they in fact belong to a separate species that is to be described (F. Moravec, Academy of Sciences of the Czech Republic, personal communication).					
Larval Nematodes					
Family Diectophymatidae Railliet, 1915					
<i>Eustrongylides</i> sp.	<i>A. robustus</i> /M, Bc	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. atripinnis</i> /Mu	Pátz	178	2%/1.3	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. attenuatum</i> /M	Pátz	195	2%/1.3	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	/I	Pátz	30	13%/1.5	Espinosa-Huerta et al., 1996
	<i>M. salmoides</i> /Mu	Pátz	209	1%/1	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
<i>G. atripinnis</i> /Mu	Bizn	10	10%/1	Present work	
Family Anisakidae Railliet and Henry, 1912					
<i>Contracaecum</i> sp.	<i>A. lacustris</i> /I	Pátz	390	0.3%/1	Mendoza-Garfias et al., 1996
	<i>A. tincaifl</i> /M	Igna	17	6%/1	Present work
	<i>N. sallei</i> /M	Rami	15	13%/1	Present work
	<i>Y. alta</i> /M	Igna	9	11%/3	Present work
	<i>G. atripinnis</i> /M, Bc	Igna	22	5%/1	Present work
	<i>X. variatus</i> /M	Igna	35	31%/1.4	Present work

Table 3. Continued.

Parasite	Host/infection site(s)*	Locality	Number of hosts examined	Prevalence/mean intensity	Reference(s)
	<i>P. infans</i> /M	Igna	9	11%/1	Present work
	<i>C. jordani</i> /M	Bizn	38	3%/1	Present work
	/M	Igna	23	17%/1.7	Present work
	<i>C. beanii</i> /L, M	Rsan	25	12%/1	Present work
	<i>A. tajascal</i> /M	Rsan	2	50%/3	Present work
Family Gnathostomatidae Ruilliet, 1895					
<i>Gnathostoma</i> sp.	<i>A. robustus</i> /L	Pátz	20	5%/1	Present work
<i>Spirozys</i> sp.	<i>A. lacustris</i> /I	Pátz	390	0.8%/1	Mendoza-Garfias et al., 1996
	<i>C. carpio</i> /I	Pátz	184	2%/4.5	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>A. robustus</i> /M, I	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> /M, I	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. atripinnis</i> /M, I	Pátz	35	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	/I	Pátz	178	1%/1	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>M. salmoides</i> /I	Pátz	209	1%/3.5	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>N. sallei</i> /I	Rami	3	33%/1	Present work
	<i>G. multiradiatus</i> /I	Rami	13	15%/1	Present work
	<i>G. atripinnis</i> /I	Bizn	18	6%/1	Present work
	/I	Trin	29	3%/1	Present work
	<i>X. variatus</i> /I	Igna	21	5%/1	Present work
Acanthocephala Adult					
Family Neoechinorhynchidae Ward, 1953					
<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	<i>C. beanii</i> /I	Rsan	25	20%/3.4	Present work
Acanthocephala Larvae					
Family Polymorphidae Meyer, 1931					
<i>Polymorphus brevis</i>	<i>A. lacustris</i> /M	Pátz	390	0.3%/1	Mendoza-Garfias et al., 1996
	<i>C. carpio</i> /L, M	Pátz	184	2%/2	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>A. robustus</i> /M, Mu	Pátz	41	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>A. diazi</i> /M, Mu	Pátz	31	??	Peresbarbosa-Rojas et al., 1994
	<i>G. atripinnis</i> /L, M	Pátz	178	3%/1	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>C. attenuatum</i> /L, M	Pátz	195	4%/2.8	Pérez-Ponce de León et al., 1994
	<i>C. estori</i> /L, M	Pátz	216	8%/1.2	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>M. salmoides</i> /L, M	Pátz	209	3%/2.7	Salgado-Maldonado and Osorio-Sarabia, 1987
	<i>X. variatus</i> /L	Igna	35	6%/1	Present work

* B = brain; Bc = body cavity; E = eyes; G = gills; Gb = gall bladder; I = intestine; L = liver; M = mesentery; Mu = muscle; Pc = pyloric caecum.

their situation along the annual migratory routes of Nearctic birds. Additionally, the low number of helminth species in the basin may have readily allowed invasion of these communities by allogenic species.

Three helminth species on the list are recent, anthropogenically introduced colonizers. The first is the cestode *B. acheilognathi*, which is the most widely distributed species in the basin and is found in 22 host species. The second is the heterophyid trematode *C. formosanus*. The actual distribution of this helminth within the basin has not been evaluated, because the intermediate host, the thiarid snail *Melanoides tuberculata* Müller, 1774, has established along riverbanks and in riverbeds, where few fish have been sampled. Both these species were introduced recently into Mexico; the cestode together with Asian carp (Salgado-Maldonado et al., 1986), and the trematode most probably with the intermediate snail host (Scholz and Salgado-Maldonado, 2000). The third species is the capillariid nematode *P. tomentosa*, reported from atherinids and goodeids, as well as from cultured carp, *C. carpio*, from Mexico, where it was probably introduced along with its fish host from Europe (Moravec, 1998; Moravec et al., 2001).

The proportions among the helminth groups that constitute the communities in the fish of the Lerma-Santiago river basin are also distinctive. The dominance in species numbers of nematodes and trematodes (principally metacercariae) is a pattern characteristic of the fish helminth communities of southeastern Mexico (Scholz et al., 1995; Salgado-Maldonado and Kennedy, 1997; Scholz and Vargas-Vázquez, 1998) and the Balsas River basin in central Mexico (Salgado-Maldonado et al., 2001). However, data in the present study show that cestodes, both adults and metacestodes, are almost as important in the Lerma-Santiago river basin in terms of numbers as the nematodes and trematodes. Most cestodes found, such as *V. campylancristrota*, occur throughout the American continent or are cosmopolitan (see Scholz and Salgado-Maldonado, 2001). The presence of 5 monogenean species in the basin is also notable, as it is a higher number than recorded in other drainages in central Mexico. However, the monogenean fauna of freshwater fishes in southeastern Mexico is even richer (Kritsky et al., 1994, 2000; Mendoza-Franco et al., 1997, 1999, 2000).

It is still not possible to form conclusions

about the zoogeographic characteristics of the fish helminth parasite communities in the Lerma-Santiago river basin, as very few studies have been done. However, the data that do exist suggest that the proportion of endemic parasites is high, and thus very distinctive, as compared for example to the lack of endemic species among the helminth parasites of fishes from the Balsas River drainage (Salgado-Maldonado et al., 2001). The helminth communities were probably initially poor, and have been invaded by allogenic, Nearctic species transported by birds that have enriched these multispecific assemblages.

Research into fish helminth parasites in the Lerma-Santiago river basin has been restricted to descriptions of some species, and more detailed studies have been carried out only in Pátzcuaro Lake. Obviously, more complete inventories of the fish parasites in this basin are urgently required. Almost 7% of the fish species that originally inhabited the basin are extinct, and an additional 23% are classified as endangered or vulnerable because of population decline associated with continuous habitat degradation and introduction of competing and predatory species that are added to the natural predation pressures in these ecosystems (Soto-Galera et al., 1998).

Acknowledgments

This study was supported by project no. 27668N from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Mexico, and by project no. H007 from the Comisión Nacional para el Estudio y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Mexico. We are indebted to Dr. Frantisek Moravec for confirmation of identification of nematodes and Dr. Tomás Scholz for identification of cestodes. We also thank Nancy Minerva López-Flores, Isabel Jiménez-García, Cris Cañeda-Guzmán, Rafael Báez-Valé, Norman Mercado-Silva, and Felipe Villegas-Márquez for their assistance in the field and laboratory.

Literature Cited

- Alarcón, G. C. 1988. Diagnóstico e identificación de una parasitosis helmíntica en *Carassius carassius* en un centro piscícola. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 30:297.
- , and J. L. Castro-Aguirre. 1988. Tratamiento experimental con Mebendazol para bothriocéfalo en *Carassius carassius*. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 30:298.
- Astudillo-Ramos, L., and E. Soto-Galera. 1997. Es-

- tudio helmintológico de *Chirostoma humboldtianum* y *Girardinichthys multiradiatus* capturados en el Lerma. *Zoología Informa* 35:53-59.
- Barbour, C. D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 1973:533-556.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec, and G. Salgado-Maldonado. 1999. Observations on cuculianid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Folia Parasitologica* 46:289-295.
- , and ———. 2001. Two new species of rhabdochoniids (Nematoda: Rhabdochoniidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. *Journal of Parasitology* 87: 139-143.
- Díaz-Pardo, E., M. A. Godínez-Rodríguez, E. López-López, and 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.
- Echelle, A. A., and A. F. Echelle. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes on the Mesa Central of Mexico. Pages 93-110 in A. A. Echelle and I. Kornfield, eds. *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine at Orono Press, Orono, Maine, U.S.A.
- Espinosa-Huerta, E., L. García-Prieto, and G. Pérez. 1996. Helminth community structure of *Chirostoma attenuatum* (Osteichthyes: Atherinidae) in two Mexican lakes. *Southwestern Naturalist* 41:288-292.
- Espinosa-Pérez, H. 1993. Riqueza y diversidad de peces. *Ciencias, Mexico* 7:77-84.
- Flores-Barroeta, L. 1953. Céstodos de vertebrados I. *Ciencia* 13:31-36.
- García-Prieto, L., H. Mejía, and G. Pérez. 1988. Hallazgo del pleroceroide de *Ligula intestinalis* (Cestoda) en algunos peces dulceacuícolas de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 58:887-888.
- , and D. Osorio-Sarabia. 1991. Distribución actual de *Bothriocephalus acheilognathi* en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 62:523-526.
- Guzmán-Cornejo, M. C., and L. García-Prieto. 1999. Trematodiasis en algunos peces del lago de Cuitzeo, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical* 47:593-596.
- Kritsky, D. C., E. F. Mendoza-Franco, and T. Scholz. 2000. Neotropical Monogenoidea. 36. Dactylogyrids from the gills of *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Pimelodidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with proposal of *Ameloblastella* gen. n. and *Aphanoblastella* gen. n. (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). *Comparative Parasitology* 67:76-84.
- , V. M. Vidal-Martínez, and R. Rodríguez-Canul. 1994. Neotropical Monogenoidea 19. Dactylogyridae of cichlids (Perciformes) from the Yucatan Peninsula, with descriptions of three new species of *Sciadicleithrum* Kritsky, Thatcher, and Boeger, 1989. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 61:26-33.
- Lamothe-Argumedo, R. 1970. Tremátodos de peces VI. *Margotrema bravoae* gen. nov. sp. nov. (Trematoda: Allocreadiidae) parasito de *Lermichthys multiradiatus* Meek. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 41:87-92.
- . 1981. Monogéneos parásitos de peces VIII. Descripción de una nueva especie del género *Octomacrum* Müller, 1934 (Monogenea: Discocotylidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 51:56-60.
- . 1988. Tremátodos de peces VIII. Primer registro de *Phyllodistomum lacustri* (Locwen, 1924) parásito de *Ictalurus dugesi* en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 58:487-496.
- , and A. Cruz-Reyes. 1972. Hallazgo de *Ligula intestinalis* (Goeze, 1782) Gmelin, 1790 en *Lermichthys multiradiatus* (Meek) (Pisces: Goodeniidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 33:99-100.
- León-Régagnon, V. 1992. Fauna helmintológica de algunos vertebrados acuáticos de la Ciénega de Lerma, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 63:151-153.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kurris, and G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an *ad hoc* committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68:131-133.
- Mendoza-Franco, E. F., T. Scholz, and V. M. Vidal-Martínez. 1997. *Sciadicleithrum meekii* sp. n. (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the gills of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae) from cenotes (=sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 44:205-208.
- , C. Vivas-Rodríguez, and J. Vargas-Vázquez. 1999. Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 46:267-273.
- , V. M. Vidal-Martínez, M. L. Aguirre-Macedo, R. Rodríguez-Canul, and T. Scholz. 2000. Species of *Sciadicleithrum* (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of cichlid fishes from southeastern Mexico and Guatemala: new morphological data and host and geographical records. *Comparative Parasitology* 67:85-91.
- Mendoza-Garfias, B., L. García-Prieto, and G. Pérez. 1996. Helminths of the "acúmara" *Algansea lacustris* en el lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 67:77-88.
- Miller, R. R. 1982. Pisces. Pages 486-581 in S. H. Hurlbert and A. Villalobos, eds. *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*. San Diego State University, San Diego, California, U.S.A.
- Moravec, F. 1998. Nematodes of Freshwater Fishes

- of the Neotropical Region. Academy of Sciences of the Czech Republic, Prague, Czech Republic. 464 pp.
- , R. Aguilar-Aguilar, and 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.
- , G. Salgado-Maldonado, and D. Osorio-Sarabia. 2000. Records of the bird capillariid, *Ornithocapillaria appendiculata* (Freitas, 1933) comb. n., from freshwater fishes in Mexico, with remarks on *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León and Salgado-Maldonado, 1986. *Systematic Parasitology* 45:53–59.
- Osorio-Sarabia, D., G. Pérez, and G. Salgado-Maldonado. 1986. Helminths of fishes of the lago de Pátzcuaro, Michoacán, I. Helminths of *Chirostoma estor* el "pescado blanco." *Taxonomía. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 57:61–92.
- Peresbarbosa-Rojas, R. E., G. Pérez, and L. García. 1994. Helminths parásitos de tres especies de peces (Goodeidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 65:201–204.
- Pérez-Ponce de León, G., B. Mendoza G., and G. Pulido F. 1994. Helminths of the charal prieto *Chirostoma attenuatum* (Osteichthyes: Atherinidae), from Patzcuaro Lake, Michoacan, Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 61:139–141.
- Pineda-López, R., and C. González. 1997. *Bothriocephalus acheilognathi*: presencia e importancia de un invasor asiático infectando peces de Querétaro. *Zoología Informa* 35:5–12.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Soto-Galera, E. Mayén-Peña, D. Brailovsky, and R. Báez-Valé. 2001. Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas River drainage, southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68:196–203.
- , S. Guillén-Hernández, and D. Osorio-Sarabia. 1986. Presencia de *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (Cestoda: Bothriocephalidae) en peces de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 57: 213–218.
- , 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.
- , and D. Osorio-Sarabia. 1987. Helminths de algunos peces del lago de Pátzcuaro. *Ciencia y Desarrollo* 113:41–57.
- , R. Pineda-López, V. M. Vidal-Martínez, and C. R. Kennedy. 1997. A checklist of metazoan parasites of cichlid fish from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 64:195–207.
- Sánchez-Álvarez, A., L. García-Prieto, and 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.
- Scholz, T., and G. Salgado-Maldonado. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *American Midland Naturalist* 143:185–200.
- , and ———. 2001. Metacestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidae) parasitizing fishes in Mexico. *Systematic Parasitology* 49:23–39.
- , and J. Vargas-Vázquez. 1998. Trematodes from fishes of the Río Hondo River and freshwater lakes of Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 65:91–95.
- , ———, F. Moravec, C. Vivas-Rodríguez, and E. Mendoza-Franco. 1995. Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (=sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 42:173–192.
- Soto-Galera, E., E. Díaz-Pardo, E. López-López, and J. Lyons. 1998. Fish as indicators of environmental quality in the Rio Lerma Basin, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1:267–276.
- Vidal-Martínez, V. M., and C. R. Kennedy. 2000. Zoogeographical determinants of the helminth fauna composition of Neotropical cichlid fish. Pages 250–278 in G. Salgado-Maldonado, A. N. García-Aldrete, and V. M. Vidal-Martínez, eds. *Metazoan Parasites in the Neotropics: A Systematic and Ecological Perspective*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.

Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n. (Quimperiidae) and *Philometra ophisterni* sp. n. (Philometridae), from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* in Mexico

František Moravec¹, Guillermo Salgado-Maldonado² and Rogelio Aguilar-Aguilar²

¹Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic;

²Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico, A.P. 70-153, 04510 Mexico, D.F., Mexico

Key words: Nematoda, parasites, *Paraseuratoides*, *Philometra*, fish, *Ophisternon*, Mexico

Abstract. Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n. (Seuratoidea: Quimperiidae) and *Philometra ophisterni* sp. n. (Dracunculoidea: Philometridae) are described based on specimens recovered from the intestine and mesentery, respectively, of the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* Rosen et Greenwood (Synbranchiformes: Synbranchidae) from a canal of the Papaloapan River in Tlacotalpan, State of Veracruz, Mexico. The genus *Paraseuratoides* is most similar to *Paraseuratium* Johnston et Mawson, 1940, differing from it mainly in the absence of a bulbous inflation on the anterior end of the oesophagus and in the structure of the mouth (presence of 6 spines in addition to 6 oesophageal teeth). *Neoquimperia* Wang, Zhao, Wang et Zhang, 1979 and *Wuinema* Yu et Wang, 1992 are synonymised with *Ezonema* Boyce, 1971 and *Paragendria* Baylis, 1939, respectively, and *Haplonema hamulatum* Moulton, 1931 is considered a junior synonym of *Ichthyobronema conoura* Gnedina et Savina, 1930. *Philometra ophisterni* (only females) is mainly characterised by minute cephalic papillae, a greatly developed anterior oesophageal bulb separated from the cylindrical part of the oesophagus, anterior extension of the oesophageal gland anterior to the nerve ring, and by the character of large caudal projections. This is the first *Philometra* species recorded from inland fishes in Mexico.

Swamp-eels of the genus *Ophisternon* McClelland (Synbranchiformes: Synbranchidae) are represented in Mexico by two species, *O. aenigmaticum* Rosen et Greenwood, distributed in Cuba, Belize, Honduras, Guatemala and on both coasts of Mexico, and *O. infernale* (Hubbs), a rare endemic species in caves and cenotes (=sinkholes) of the Yucatán Peninsula in Mexico (Espinosa Pérez et al. 1993). Until recently, there were no data on the helminth parasites of these fishes. Because of its rarity, the blind eel, *O. infernale*, has not been examined for parasites to date, whereas there are only a few published records of the helminth parasites of *O. aenigmaticum* from Veracruz (Catemaco Lake) and Yucatán in Mexico (Moravec et al. 2000, Scholz et al. 2001a, b).

In April and May 2001, during investigations into the metazoan parasites of fishes of the Papaloapan River in Tlacotalpan, Veracruz, several specimens of *O. aenigmaticum* were examined. In addition to some other helminth parasites recorded from this fish, two species of nematodes new to science were found. These are described below.

MATERIALS AND METHODS

In April and May 2001, nine specimens of the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* Rosen et Greenwood (total body length 26-57 cm) were examined; these were caught using eel

traps by a local fisherman. After washing in physiological saline, the nematodes were fixed in hot 4% formaldehyde in saline. For examination, they were cleared in glycerine. Drawings were made with the aid of a Zeiss microscope drawing attachment. For scanning electron microscopy (SEM), body fragments of three females of *Philometra ophisterni* and the anterior end of one female (allotype) of *Paraseuratoides ophisterni* were postfixed in 1% osmium tetroxide, dehydrated through a graded ethanol series, critically point dried, and sputter-coated with gold. They were examined with a JEOL JSM-6300 scanning electron microscope at an accelerating voltage of 15 kV. Measurements are in mm unless otherwise stated. Type specimens have been deposited in the National Helminthological Collection, National Autonomous University of Mexico (UNAM), in Mexico City and in the helminthological collection of the Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic (ASCR), in České Budějovice.

RESULTS

Family Quimperiidae Gendre, 1928

Paraseuratoides gen. n.

Diagnosis: Quimperiidae. Cephalic end truncated; mouth without lips, provided with six small spines. Four large submedian cephalic papillae present. Buccal cavity armed with six oesophageal teeth. Lateral alae absent. Small deirids and excretory pore at oesophagus

Address for correspondence: F. Moravec, Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic. Phone: ++420 38 777 5432; Fax: ++420 38 5300388; E-mail: moravec@paru.cas.cz

level. Oesophagus long, undivided, without inflation at anterior end, its posterior somewhat greater in diameter than anterior. Male: caudal alae and precloacal sucker absent, oblique muscle bands in precloacal region present. Spicules equal. Short gubernaculum present. Female: vulva postequatorial, uterus opposed. Eggs non-embryonated in uteri. Intestinal parasites of freshwater fishes.

Type and the only species: *Paraseuratoides ophisterni* sp. n.

Etymology: The new generic name is derived from that of the related genus *Paraseuratium*.

***Paraseuratoides ophisterni* sp. n.** Figs. 1, 2

Description: Medium sized, whitish nematodes with thin, finely transversely striated cuticle. Cephalic end truncated, without lips. Buccal capsule absent. Oral aperture approximately pentagonal, surrounded by broad circumoral ring of somewhat elevated tissue, containing four large submedian cephalic papillae, two subdorsal and two subventral, and pair of small lateral amphids. Lateral fields of cephalic end somewhat elevated. Oral opening provided with six short spines, two dorsal, two lateral and two subventral, protruding out into buccal cavity. Bottom of buccal cavity with six large, conical, anteriorly directed oesophageal teeth. Lateral alae absent. Deirids small, inconspicuous, situated slightly posterior to mid-length of oesophagus. Oesophagus rather long, muscular throughout, somewhat broader at its posterior part, opening into intestine through distinct valve; pharyngeal part of oesophagus practically not separated, only slightly outlined by small transverse extension of oesophageal lumen. Nerve ring situated approximately at border of first and second fourths of length of oesophagus, excretory pore in middle between deirids and posterior end of oesophagus. Tail of both sexes conical, with distinct slender, terminal cuticular spike.

Male (1 specimen, holotype): Length of body 9.34, maximum width 0.367. Height of mouth region 0.015. Overall length of oesophagus 1.55 (17% of whole body length), its slightly outlined pharyngeal part 0.054 long; width of oesophagus anterior to nerve ring 0.057, maximum width at its posterior part 0.096. Nerve ring, deirids and excretory pore 0.381, 0.925 and 1.27, respectively, from anterior extremity. Anterior end of testis some distance posterior to end of oesophagus. Cloacal lips slightly elevated. Preanal papillae: 3 pairs of subventral papillae and 1 large median unpaired papilla present; adanal papillae: 1 subventral pair; postanal papillae: 5 pairs, of which 4 pairs being subventral, forming two couples (one close to cloacal aperture and one near tail end), and 1 pair lateral, situated between adanal and first postanal subventral pairs; papillae of last two pairs of postanal somewhat asymmetrical. Caudal alae and precloacal sucker absent. Ventral precloacal surface with 12 weakly developed

oblique muscle bands. Spicules equal, curved, 0.555 long, each provided with two longitudinal, heavily sclerotised rod-like supports not reaching anteriorly to anterior end of spicule and broad ala extending along whole spicule length; proximal end of spicule blunt, distal end narrowed, pointed, with membranous cover. Gubernaculum well developed, V-shaped in ventral view, 0.120 long. Tail bent ventrally, 0.544 long; length of terminal cuticular spike 0.024.

Female (1 specimen, allotype): Length of body 11.22, maximum width 0.422. Height of mouth region 0.018. Overall length of oesophagus 1.90 (17% of whole body length), its slightly outlined pharyngeal part 0.075; width of oesophagus anterior to nerve ring 0.081, maximum width at its posterior part 0.125. Nerve ring, deirids and excretory pore 0.435, 1.09 and 1.40, respectively, from anterior extremity. Vulva with slightly elevated lips, situated in posterior half of body, 9.34 from anterior extremity (at 76% of body length). Muscular vagina directed anteriorly from vulva. Uterus didelphic, amphidelphic, containing about 30 eggs in both pre- and post-vulvar regions. Anterior ovary (forming coil) situated ventrally in anterior part of body, followed by tubular oviduct going anteriorly to certain distance posterior to oesophagus, then returning back almost to level of posterior ovary, again curving anteriorly and gradually turning to uterus; posterior ovary (forming coil) situated dorsally short distance anterior to end of intestine, its oviduct running anteriorly to almost same level as that of anterior ovary, then returning back, and gradually turning to uterus; anterior coils of both oviducts at almost same level at certain distance posterior to oesophagus. Eggs oval, thin-walled, unembryonated, measuring 0.042-0.045 × 0.030-0.033 (n = 10). Tail 0.612 long; length of terminal cuticular spike 0.024.

Type host: Swamp-eel, *Ophisternon aenigmaticum* Rosen et Greenwood, 1976 (total body length 44 cm).

Site: Intestine.

Type locality: Canal near the Papaloapan River at Tlacotalpan (18°36'N, 95°39'W), Veracruz, Mexico (collecting date: 1 May 2001).

Prevalence and intensity: 11% (1 fish infected / 9 fish examined); 2 nematodes.

Disposition of specimens: Holotype and allotype in the Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico City (Cat. Nos. CNHE 4290 and 4291).

Etymology: The specific name relates to the generic name of the host, i.e., *Ophisternon*.

Comments: The general morphology of this species, particularly the structure of the cephalic end, oesophagus, male caudal end, and reproductive organs, shows clearly that it belongs to the seuratoid family Quimperidae Gendrc, 1928. According to Chabaud (1978), this family includes 12 valid genera, of which *Omeia* Hsü, 1933, characterised by the presence of a

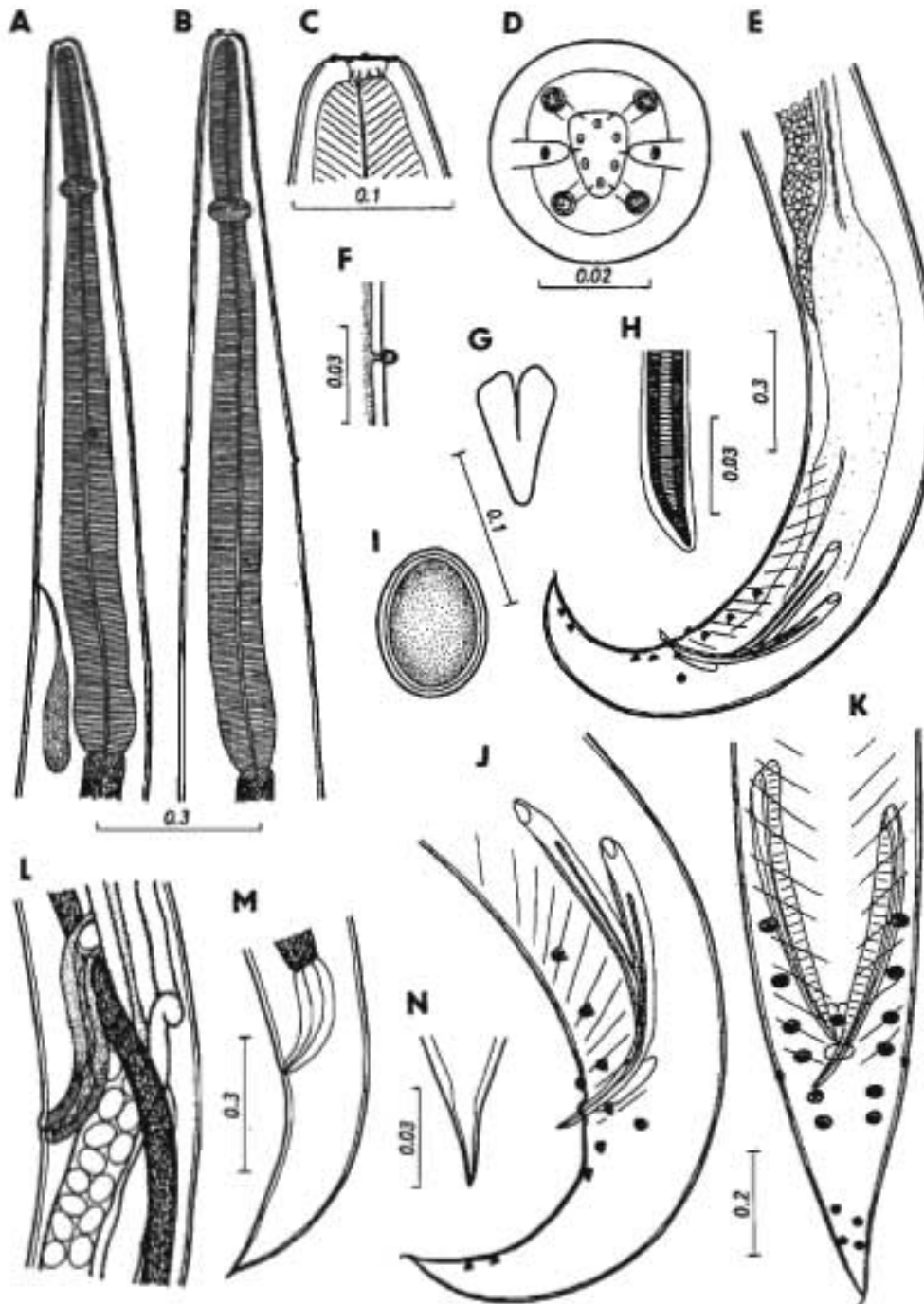


Fig. 1. *Paraseturainoides ophiasteri* gen. et sp. n. A - anterior end of female, lateral view; B - anterior end of male, dorsoventral view; C, D - cephalic end, lateral and apical views; E - posterior end of male, lateral view; F - deirid; G - gubernaculum, ventral view; H - distal end of spicule; I - egg; J, K - caudal end of male, lateral and ventral views; L - region of vulva; M - tail of female, lateral view; N - tip of female tail. Scale bars in mm.

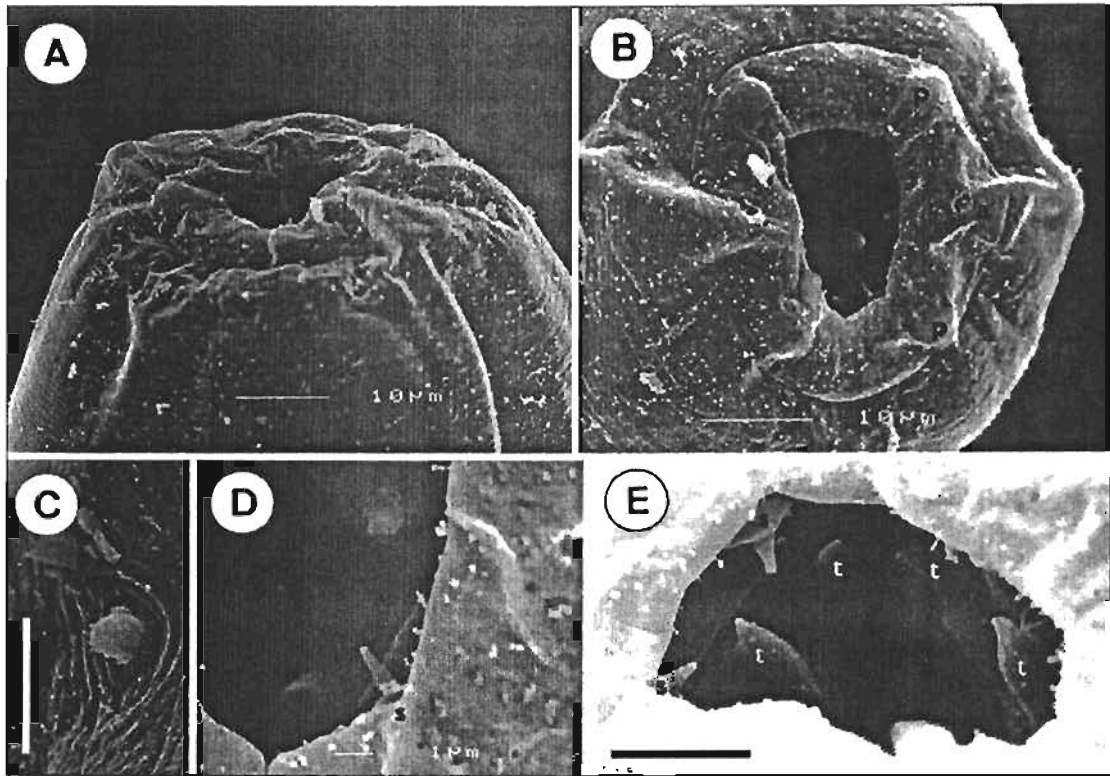


Fig. 2. *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n., scanning electron micrographs of anterior end of female. A, B – cephalic end, sublateral and apical views; C – deirid (scale bar = 10 µm); D – detail of subventral part of oral opening with distinct spine; E – oesophageal teeth and oral spikes in buccal cavity (scale bar = 5 µm). a – amphid; p – cephalic papilla; s – oral spike; t – oesophageal tooth.

large intestinal caecum, represents the subfamily Ormeiinae Sobolev, 1949, whereas all other genera are listed in the Quimperinae Gendre, 1928. In contrast to Chabaud (1978), Moravec (1994) considered *Ichthyobronema* Gnedina et Savina, 1930 a valid genus in Quimperinae. Within this subfamily, Baker et al. (1987) established *Desmognathinema* and Hasegawa (1988) *Wakubllinema* for amphibian parasites, but the latter was synonymised with the former by Moravec and Sey (1990). Two more genera in this subfamily, *Neoquimperla* Wang, Zhao, Wang et Zhang, 1979 and *Wuinema* Yu et Wang, 1992 were erected for fish parasites in China (Wang et al. 1979, Yu and Wang 1992), but it is evident that the former is a junior synonym of *Ezonema* Boyce, 1971 and the latter a synonym of *Paragendria* Baylis, 1939. An additional genus, *Neoparaseuratium* Moravec, Kohn et Fernandes, 1992, was established for the species parasitising South-American freshwater fishes (Moravec et al. 1992). Consequently, at present the Quimperinae includes 14 valid genera.

Of them, only species of *Paraseuratium* Johnston et Mawson, 1940, *Desmognathinema* Baker, Goater et Esch, 1987, and *Neoparaseuratium* have either no lateral alae or a precloacal sucker in the male. However, in contrast to *Paraseuratoides* gen. n., *Desmognathinema* has the oesophagus distinctly separated into muscular and glandular portions, whereas *Neoparaseuratium* is characterised by the cephalic region surrounded by numerous longitudinal bands of inflated cuticle.

Thus, the morphology of *Paraseuratoides* seems to be most similar to that of *Paraseuratium*; however, the former differs from the latter mainly in having no bulbous inflation on the anterior end of the oesophagus and in the structure of the mouth (presence of six spines in addition to six oesophageal teeth). Moreover, the type species of *Paraseuratium*, *P. tandani* Johnston et Mawson, 1940, a parasite of catfishes in Australia, is reported to possess narrow caudal alae in the male, which have not been observed in the two congeneric South-American species (Kloss 1966, Fábio 1982, Petter 1987); since *P. tandani* is inadequately described,

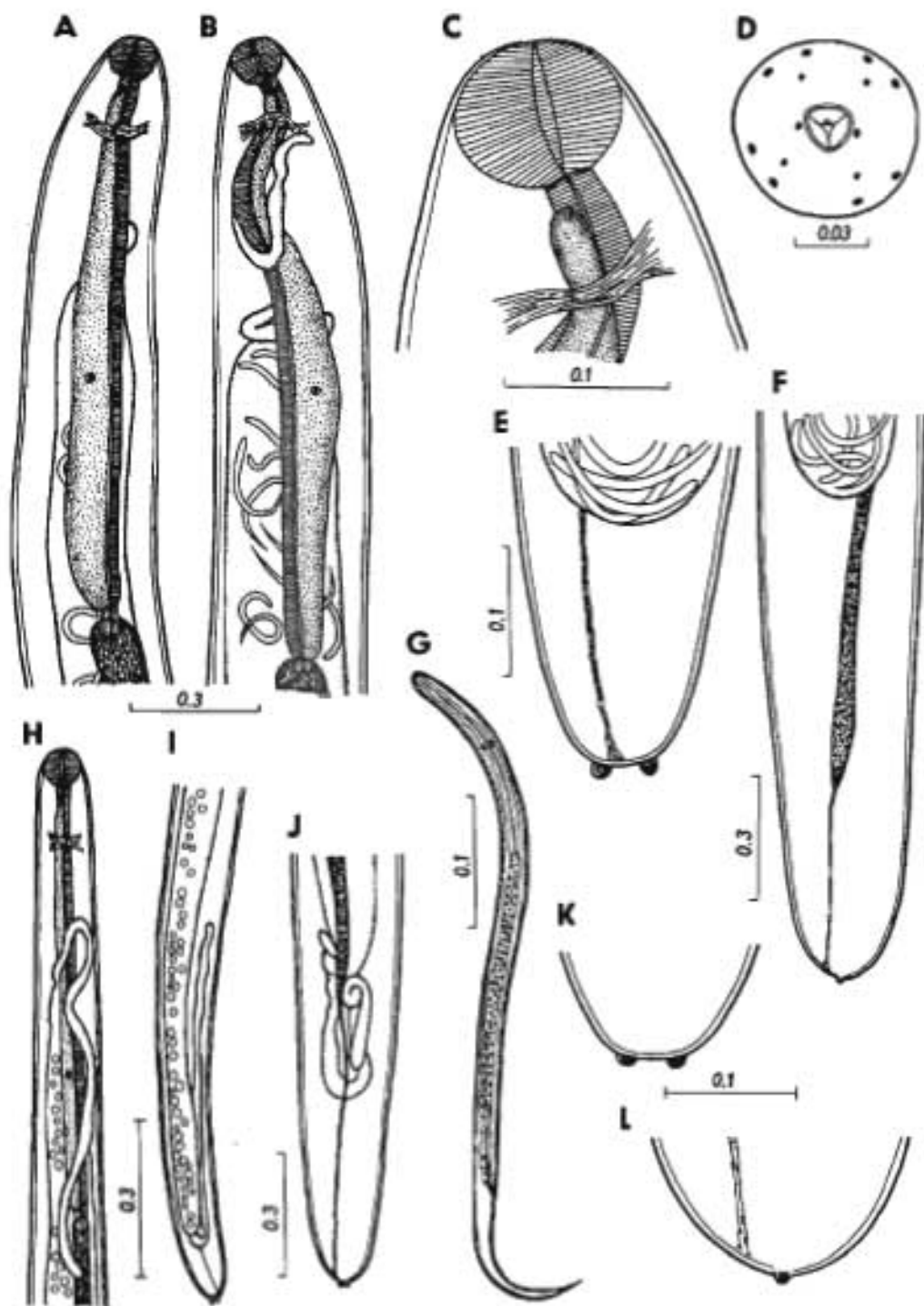


Fig. 3. *Philometra ophisterni* sp. n., female. A - anterior end of gravid specimen; B - same, another specimen; C, D - cephalic end of gravid specimen, lateral and apical views; E, F - posterior end of gravid specimen, dorsoventral and lateral views; G - larva from uterus; H, I - anterior and posterior ends of smallest subgravid female; J - posterior end of larger subgravid female; K, L - caudal end of gravid specimen, dorsoventral and lateral views. Scale bars in mm.

the appurtenance of South-American species to this genus is not sure according to Petter (1987). An unpaired preanal papilla and ventral precloacal oblique muscle bands, well developed in the type species of *Paraseuratoides*, are absent in *Paraseuratium* spp.

Paraseuratoides ophisterni is the first quimperiid nematode reported from Mexico and the fourth one in North America, from where *Haplonema inmutatum* Ward et Magath, 1917, *Ichthyobronema conoura* Gnedina et Savina, 1930 (syn. *Haplonema hamulatum* Moulton, 1931) and *Desmognathinema nanthalaensis* Baker, Goater et Esch, 1987 have previously been reported from fishes and amphibians in Canada and the USA. In South America, quimperiid nematodes are represented by a few species of the genera *Paraseuratium*, *Touzeta* Petter, 1987 and *Neoparaseuratium* in freshwater fishes (Moravec 1998).

Family *Philometridae* Baylis et Daubney, 1926

Philometra ophisterni sp. n.

Figs. 3, 4

Gravid female (based on 3 complete and 3 incomplete specimens; measurement of holotype in parentheses): Body of specimens containing larvae filiform, whitish, almost cylindrical, 28.67-39.30 (39.30) long, maximum width 0.381-0.625 (0.625). Cuticle thin, smooth; only in some specimens examined by SEM, a few small transverse areas of elevated cuticle were observed (not visible in light microscope). Cephalic end rounded, cephalic papillae small, almost indistinct in lateral view. Oral aperture almost circular (slightly triangular), with three lobular sectors of oesophagus of which dorsal one bears distinct small sclerotised tooth. Oral aperture surrounded by two lateral amphids and minute submedian cephalic papillae arranged in two circlets; inner circlet formed by four single papillae, outer circlet by eight papillae arranged in four pairs; paired papillae rather far from each other. Anterior end of oesophagus forming conspicuous, strongly muscular spherical bulb, well separated from cylindrical portion of oesophagus; bulb 0.087-0.114 (0.114) long and 0.096-0.138 (0.138) wide. Greater, posterior portion of oesophagus cylindrical, with prominent dorsal oesophageal gland extending anteriorly well anterior to level of nerve ring and posteriorly to small ventriculus measuring 0.021-0.030 × 0.030-0.036 (0.021 × 0.030). Entire oesophagus 1.265-1.700 (1.700) long, 0.117-0.150 (0.150) wide, representing 4.0-5.5% (4.3%) of body length; length of gland 1.197-1.555 (1.555), maximum width 0.099-0.120 (0.120); oesophageal gland provided with relatively small nucleus located at about mid-level. Oesophageal valve well developed. Nerve ring 0.219-0.261 (0.240) from anterior extremity. Intestine narrow, dark brown, straight, with its posterior end atrophied, forming thin ligament 0.015-0.024 (0.015) long, attached ventrally to body wall near posterior extremity. Posterior end of body rounded,

bearing two inconspicuous, papilla-like lateral (almost terminal) projections 0.006-0.009 (0.006) high; distance between projections in lateral view 0.039 (0.039). Vagina and vulva absent. Anterior ovary reaching anteriorly up to level of nerve ring; posterior ovary not reaching posteriorly to level of intestinal ligament. Uterus occupying most space in body, extending anteriorly to oesophagus region and posteriorly not reaching to level of ligament; uterus filled with numerous larvae. Body of first-stage larvae slender, 0.561-0.594 (0.561-0.594) long, maximum width 0.018-0.021 (0.018-0.021); oesophagus 0.159-0.171 (0.159-0.171) long; sharply pointed tail 0.120-0.150 (0.120-0.150) long, forming 21-23% (21-23%) of body length.

Subgravid female (based on 2 specimens): Body elongate, whitish, with smooth cuticle. Body of specimens with eggs in uterus 10.06-22.02, maximum width 0.204-0.354. Cephalic end rounded. Oral opening surrounded by minute cephalic papillae. Anterior end of oesophagus forming conspicuous spheroid bulb, separated from cylindrical portion of oesophagus; bulb 0.075-0.090 long and 0.075-0.114 wide. Entire oesophagus 0.993-1.265 long, 0.048-0.078 wide, representing 5.7-9.9% of body length. Ventriculus 0.024 × 0.030-0.033; oesophageal gland 0.680-1.115 long and 0.030-0.042 wide. Nerve ring 0.192-0.222 from anterior extremity. Excretory pore visible in smallest specimen at 0.653 and oesophageal nucleus at 0.694 from anterior end of body. Intestinal ligament 0.015 long. Posterior end of body rounded, provided with two subterminal papilla-like projections 0.009-0.015 high. Vagina and vulva absent. Ovaries tubular, reflected, situated near body ends. Uterus containing numerous, almost spherical eggs 0.021-0.030 in diameter.

Male: Unknown.

Type host: Swamp-eel, *Ophisternon aenigmaticum* Rosen et Greenwood, 1976 (total body length 26-54 cm).

Site: Mesentery in region of heart.

Type locality: Canal of the Papaloapan River at Tlacotalpan (18°36'N, 95°39'W), Veracruz, Mexico (collecting dates: 30 April and 1 May 2001).

Prevalence and intensity: 56% (5 fish infected / 9 fish examined), 1-5 (mean 3) nematodes per fish.

Deposition of specimens: Holotype and paratypes in the Institute of Biology, UNAM, in Mexico City (Cat. Nos. CNHE 4293 and 4294); paratypes in the Institute of Parasitology, ASCR, in České Budějovice (Cat. No. N-781).

Comments: The family Philometridae Baylis et Daubney, 1926 includes a large number of species parasitic mainly in the abdominal cavity and various body tissues of freshwater and marine fishes. Since minute males of many species and genera are unknown, the present classification in this difficult group of nematode parasites is principally based on the female morphology (Rasheed 1963, Ivashkin et al. 1971, Chabaud 1975, Moravec and Shaharom-Harrison 1989).

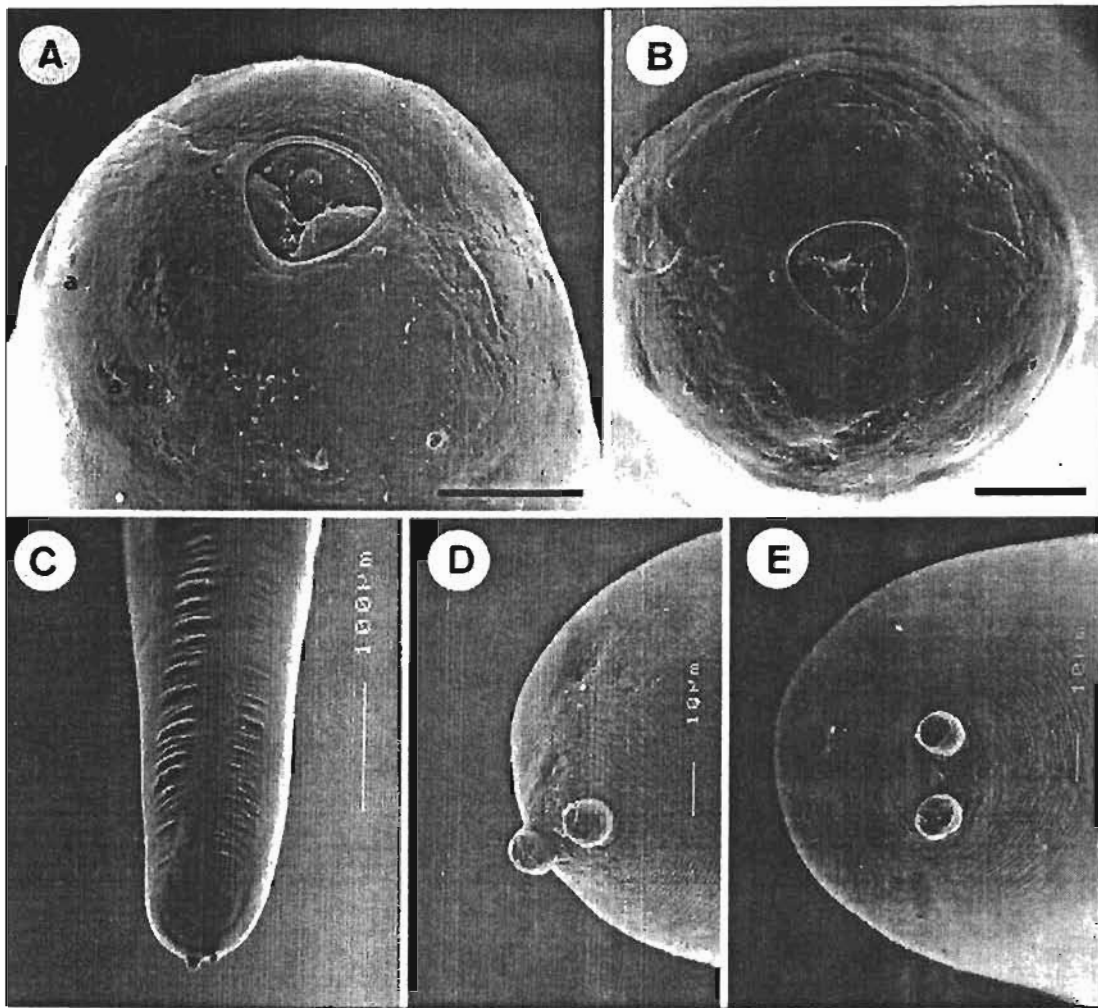


Fig. 4. *Philometra ophisterni* sp. n., scanning electron micrographs of gravid female. A, B – cephalic end, sublateral and apical views (two different specimens) (scale bars = 20 µm); C – posterior end of body of specimen with areas of elevated cuticle; D, E – caudal end, sublateral and apical views. a – cephalic papilla of external circle; b – cephalic papilla of inner circle; c – amphid.

In addition to morphological features, data on the site of localisation of gravid females in the host's body are also important for the identification of philometrids (Moravec and Rohde 1992).

Of many species of *Philometra* Costa, 1845, gravid females of the following 13 species possess an anterior oesophageal bulb and two distinct caudal projections, and are parasitic in the abdominal cavity or some internal organs: *P. abdominalis* Nybelin, 1928, *P. biglobocerca* Belous, 1965, *P. coreii* Yu et Wang, 1997, *P. cylindracea* (Ward et Magath, 1916), *P. gobioboi* Yi et Guitang, 1997, *P. hyderabadensis* Rasheed, 1963, *P. karunensis* Pazooki et Molnár, 1998, *P. koilani* (Molnár, 1969), *P. obturans* (Prenant, 1886), *P. ovata* (Zeder,

1803), *P. parasiluri* Yamaguti, 1935, *P. polynemii* Rasheed, 1963, and *P. salgadoi* Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo et Moravec, 1995.

Except for *P. parasiluri* and *P. salgadoi* reported from the host's orbit and *P. hyderabadensis* and *P. obturans* parasitic in the blood system, all these species were described from the abdominal cavity of their fish hosts; most of them are parasites of freshwater fishes, whereas *P. biglobocerca*, *P. polynemii* and *P. salgadoi* are known from brackish-water and marine fishes (*Epinephelus*, *Mugil*, *Polynemus*).

In contrast to *P. ophisterni*, in none of the above mentioned species the anterior oesophageal bulb is so much developed and separated from the cylindrical part

of the oesophagus; only the anterior bulb of *P. coreii* may somewhat resemble that in *P. ophisterni* (see Yu and Wang 1997), but the cephalic end of this species is truncated (vs. rounded), the caudal projections are smaller, not exceeding the posterior end of the body, and the body length of the gravid female is approximately double as compared to that of *P. ophisterni*.

The extent of the oesophageal gland of *P. ophisterni* is almost unique among all *Philometra* species. Besides *P. ophisterni*, there are only two other *Philometra* species, *P. parasiluri* and *P. coreii*, in which the oesophageal gland opens anteriorly to the level of the nerve ring (Yamaguti 1935, Yu and Wang 1997). *Philometra parasiluri* can be easily distinguished from *P. ophisterni* by the presence of eight large cephalic papillae. Both *P. coreii* and *P. parasiluri* are parasitic in freshwater fishes in East Asia (China, Japan).

The 13 above mentioned *Philometra* species with two distinct caudal projections differ from *P. ophisterni* also in other morphological features: the caudal projections of *P. abdominalis*, *P. cylindracea*, *P. gobioboti*, *P. karunensis*, *P. kollani*, *P. obturans* and *P. polynemii* are smaller, located distinctly laterally, far from each other, and not exceeding posteriorly the posterior end of the body. The caudal projections of *P. biglobocerca* are lateral, much larger (0.16 mm in diameter), and also cephalic papillae are marked. The caudal projections of *P. hyderabadensis* and *P. salgadoi* are much smaller, submedian, situated close to each other. The cephalic papillae of *P. polynemii* and *P. salgadoi* are conspicuously large. There are also marked differences in the body length of the gravid female in some species.

Philometra ophisterni differs from all related congeners also in the geographical distribution and the host type. Most of these species occur in Europe and Asia, the only American species being *P. cylindracea* from the abdominal cavity of the freshwater fish, *Perca flavescens* (Mitchill), in Canada and the USA (Ashmead and Crites 1975, Molnár and Fernando 1975) and *P. salgadoi* from the orbits of the marine fish, *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the southern Gulf of Mexico (Vidal-Martínez et al. 1995, Moravec et al. 2001); no species of this morphological group of *Philometra* has so far been recorded from freshwater fishes of the Neotropical Region (Moravec 1998).

Philometra ophisterni represents the first species of this genus recorded from an inland fish in Mexico and the first philometrid nematode parasitising a host species of the order Synbranchiformes.

Acknowledgements. The authors' thanks are due to Guillermina Cabañas-Carranza, Petra Sánchez-Nava and Rapphael Báez-Valé from the Instituto de Biología, UNAM, Mexico City for their help in the field, to the staff of the Laboratory of Electron Microscopy of the Institute of Parasitology, ASCR, in České Budějovice, for their technical assistance, and to Irena Husáková of the same Institute for her help with the illustrations. A part of the work was done during F. Moravec's short stay in the Instituto de Biología, UNAM, with support of the Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACYT), Mexico. This study was supported by the grant No. 400355-5-27668N from the Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACYT) and by the grant No. A60222901 from the Grant Agency of the Academy of Sciences of the Czech Republic.

REFERENCES

- ASHMEAD R.R., CRITES J.L. 1975: A description of the male and redescription of the female of *Philometra cylindracea* Ward and Magath, 1916 [sic] (Nematoda: Philometridae). Proc. Helminthol. Soc. Wash. 42: 143-145.
- BAKER M.R., GOATER T.M., ESCH G.W. 1987: Descriptions of three nematode parasites of salamanders (Plethodontidae: Desmognathinae) from the southeastern United States. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 54: 15-23.
- CHABAUD A.G. 1975: Keys to Genera of the Order Spirurida. Part 1. Camallanoidea, Draconuloidea, Gnathostomatoidea, Physalopteroidea, Rictularioidea and Thelazioidea. In: R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott (Eds.), CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. No. 3. Commonwealth Bureaux, Farnham Royal, Bucks (UK), 27 pp.
- CHABAUD A.G. 1978: Keys to Genera of the Superfamilies Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea and Subuluroidea. In: R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott (Eds.), CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. No. 6. Commonwealth Bureaux, Farnham Royal, Bucks (UK), 71 pp.
- ESPINOSA-PÉREZ H., GASPAR-DILLANES M.T., FUENTES-MATA P. 1993: Listados Faunísticos de México. III. Los Peces Dulceacuícolas Mexicanos. Instituto de Biología, UNAM, México, 99 pp.
- FÁBIO S.P. 1982: Sobre alguns Nematoda parasitos de *Hoplias malabaricus*. Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J. 5: 179-186 + 15 Figs.
- HASEGAWA H. 1988: *Wakubittinema toyamai* n. gen. and n. sp. (Nematoda: Seuratoidea: Quimperidae) from the intestine of *Rana (Limnonectes) namiyei* (Amphibia: Ranidae) on Okinawa Island, Jpn. J. Parasitol. 74: 332-335.
- IVASHKIN V.M., SOBOLEV A.A., KHROMOVA L.A. 1971: Camallanata of Animals and Man and the Diseases Caused by Them. Osnovy Nematodologii 22. Nauka, Moscow, 388 pp. (In Russian.)
- KLOSS R. 1966: Helmitos parasitos de espécies simpátricas de *Astyanax* (Pisces, Characidae). I. Pap. Avulsos Dep. Zool. (São Paulo) 18: 189-219.
- MOLNÁR K., FERNANDO C.H. 1975: Morphology and development of *Philometra cylindracea* (Ward and Magath, 1916) (Nematoda: Philometridae). J. Helminthol. 49: 19-24.

- MORAVEC F. 1994: Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe. Academia and Kluwer Academic Publishers, Praha and Dordrecht, Boston, London, 473 pp.
- MORAVEC F. 1998: Nematodes of Freshwater Fishes of the Neotropical Region. Academia, Praha, 464 pp.
- MORAVEC F., KOHN A., FERNANDES B.M.M. 1992: *Neoparaseuratum travassosi* n. g., n. sp. (Nematoda: Quimperidae), a new parasite from thorny calfish *Pterodoras granulatus* in Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 87 (Suppl. 1): 145-150.
- MORAVEC F., ROHDE K. 1992: Three species of nematodes of the superfamily Dracunculoidea from Australian fishes. Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 56: 187-195.
- MORAVEC F., SALGADO-MALDONADO G., JIMÉNEZ-GARCÍA I. 2000: *Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) ophisterni* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Pisces) in Mexico. Parasitol. Res. 86: 290-293.
- MORAVEC F., SEY O. 1990: Some nematode parasites of frogs from Papua New Guinea and Australia. Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 54: 268-286.
- MORAVEC F., SHAHAROM-HARRISON F. 1989: *Paraphilometroides nemipteri* gen. et sp. n. (Nematoda: Philometridae) from the marine fish *Nemipterus peronii* (Valenciennes) from Malaysia. Folia Parasitol. 36: 345-350.
- MORAVEC F., VIDAL-MARTÍNEZ V.M., AGUIRRE-MACEDO M.L., GONZÁLEZ-SOLÍS D. 2001: First description of the male and redescription of the female of *Philometra salgadoi* Vidal-Martinez et al., 1995 (Nematoda: Philometridae) from the ocular cavity of the marine fish *Epinephelus morio* in Mexico. Parasitol. Res. 87: 526-529.
- PETTER A.-J. 1987: Nématodes de Poissons de l'Equateur. Rev. Suisse Zool. 94: 61-76.
- RASHEED S. 1963: A revision of the genus *Philometra* Costa, 1845. J. Helminthol. 37: 89-130.
- SCHOLZ T., AGUIRRE-MACEDO M.L., SALGADO-MALDONADO G. 2001a: Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. J. Nat. Hist. (In press.)
- SCHOLZ T., de CHAMBRIER A., SALGADO-MALDONADO G. 2001b: *Monticellia ophisterni* n. sp. (Cestoda: Monticelliidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Synbranchiformes) from Mexico. J. Parasitol. 87: 1328-1333.
- VIDAL-MARTÍNEZ V.M., AGUIRRE-MACEDO M.L., MORAVEC F. 1995: *Philometra (Ranjhinema) salgadoi* n. sp. (Nematoda: Philometridae) from the ocular cavity of the red grouper *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. J. Parasitol. 81: 763-766.
- WANG P.-Q., ZHAO Y.-R., WANG X.-Y., ZHANG J.-V. 1979: Report on some nematodes from vertebrate animals in Central and South China. Fujian Shida Xuebao 2: 78-92. (In Chinese, Engl. summary.)
- YAMAGUTI S. 1935: Studies on the helminth fauna of Japan. Part 9. I. Nematodes of fishes. Jpn. J. Zool. 6: 337-386.
- YU Y., WANG G.-T. 1992: Studies on fish parasitic nematodes of *Wuinema* gen. nov. and *W. mysti* sp. nov. Acta Hydrobiol. Sin. 16: 299-303. (In Chinese, Engl. summary.)
- YU Y., WANG G.-T. 1997: Notes on the nematodes, including several new species, from fishes from Wuling Mountains area. In: Song Daxiang (Ed.), Invertebrates of Wuling Mountains Area, Southwestern China. Science Press, Beijing, pp. 240-252. (In Chinese, Engl. summary.)

Received 3 August 2001

Accepted 6 September 2001

NEOPHILOMETROIDES N. GEN. (NEMATODA: PHILOMETRIDAE) FOR *PHILOMETROIDES CAUDATUS* MORAVEC, SCHOLZ AND VIVAS-RODRÍGUEZ, 1995, WITH ERECTION OF NEOPHILOMETROIDINAE N. SUBFAM.

František Moravec, Guillermo Salgado-Maldonado*, and Rogello Aguilar-Aguilar*

Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, 37005 České Budějovice, Czech Republic. e-mail: moravec@paru.cas.cz

ABSTRACT: A detailed examination (including scanning electron microscopy) of newly collected nematode specimens (subgravid females) referable to *Philometroides caudatus* Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995, from the swimbladder of the pimelodid catfish, *Rhamdia guatemalensis*, in the Papaloapan River in Tlacotalpan, State of Veracruz, Mexico, as well as the paratype specimens of this species, revealed the presence of a small buccal capsule armed with peribuccal teeth in the female. Because of this unique morphological feature within the Philometridae, and considering other taxonomically important characters such as the structure of the male tail and the shape of the anterior end of the esophagus in the gravid female, Neophilometroidinae n. subfam. and *Neophilometroides* n. gen. are proposed to accommodate this species. *Philometra paraguayensis* Petter, 1995, is transferred to *Neophilometroides* as *N. paraguayensis* (Petter, 1995) n. comb. Newly collected specimens are briefly described and illustrated.

In 1995, Moravec et al. (1995) described a new philometrid nematode, *Philometroides caudatus* (reported as *P. caudata*), based on specimens collected under the serosa of the swimbladder of the pimelodid catfish, *Rhamdia guatemalensis* (Günther), in 2 cenotes (= sinkholes) in Yucatán, Mexico. The species was characterized by some morphological features (structure of the male tail, presence of a functional anus and a conical tail in the female) not found in other species of *Philometroides* Yamaguti, 1935, and, therefore, it was provisionally assigned to this genus. Because only 1 subgravid female and a body fragment of 1 gravid female were available, it was impossible to make a detailed study of the cephalic end using scanning electron microscopy (SEM).

During investigations into the metazoan parasites of fishes of the Papaloapan River in Tlacotalpan, Veracruz, Mexico, carried out in the spring of 2001, several nematode specimens of subgravid females referable to *P. caudatus* were collected from the swimbladder of *R. guatemalensis*. A detailed study, including SEM of their cephalic end, revealed some taxonomically important morphological features, which, along with already published data, made it necessary to create a new subfamily and a new genus to accommodate this species. Results of this study are given below.

MATERIALS AND METHODS

In April 2001, 4 specimens of the pimelodid catfish, *R. guatemalensis* (Günther), (total body length 26–38 cm) were examined, in addition to some other fishes; these were caught using gill nets by a local fisherman. After washing in physiological saline, the nematodes were fixed in hot 4% formaldehyde in saline. Drawings were made with the aid of a Zeiss microscope drawing attachment. For SEM, body fragments of 3 females were postfixed in 1% osmium tetroxide, dehydrated through graded alcohol, critically point dried, and sputter-coated with gold. They were examined with a JSM-6300 scanning electron microscope at an accelerating voltage of 15 kV. Measurements are in micrometers unless otherwise stated. Voucher specimens have been deposited in the National Helminthological Collection, National Autonomous University of Mexico (UNAM), in Mexico City (Cat. No. 4292) and in the helminthological collection of the Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic (ASCR), in České Budějovice (Cat. No. N-658).

Received 14 August 2001; revised 19 December 2001; accepted 3 January 2001.

* Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico, A.P. 70-153, 04510 México, D.F., Mexico.

Type specimens (paratypes) of *P. caudatus* Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995, deposited in the collection of the latter Institute (Cat. No. N-658), were also reexamined.

RESULTS

Neophilometroidinae n. subfam.

Diagnosis: Dracunculoidea, Philometridae. Body of female elongate. Small buccal capsule armed with anterior row of peribuccal teeth. Esophagus without inflation at anterior end. Amphidiphic. Male tail rounded, without lobes; cloacal aperture some distance from caudal extremity. Tissue parasites of fishes.

Type genus: *Neophilometroides* n. gen.

Neophilometroides n. gen.

Diagnosis: Body of females elongate, with rounded anterior, conical posterior ends. Cuticle of anterior part of body of gravid females with numerous small bosses. Cephalic papillae small, arranged in 2 circles: outer circle formed by 4 submedian pairs of papillae, inner circle by 4 single papillae. Female with minute buccal capsule with numerous small peribuccal teeth. Esophagus short, cylindrical, without inflation at anterior end; external esophageal gland well developed, mononucleate; small ventriculus present. Vulva, vagina in gravid female atrophied; anus functional. One pair of preanal papillae, postanal papillae absent. Two spicules; gubernaculum. Parasites of swimbladder of neotropical freshwater fishes.

Type species: *Neophilometroides caudatus* (Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995) n. comb.

Other species: *N. paraguayensis* (Petter, 1995) n. comb. (syn. *Philometra paraguayensis* Petter, 1995).

DESCRIPTION

Neophilometroides caudatus (Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995) n. comb.

(Figs. 1, 2)

Subgravid female (based on 10 specimens): Body of specimens containing eggs filiform, markedly thin, yellowish; posterior part of body somewhat more slender than anterior part; body 16,211–24,433 long, maximum width near anterior end 111–165, at level of reduced vulva 81–126. Cuticle smooth; at

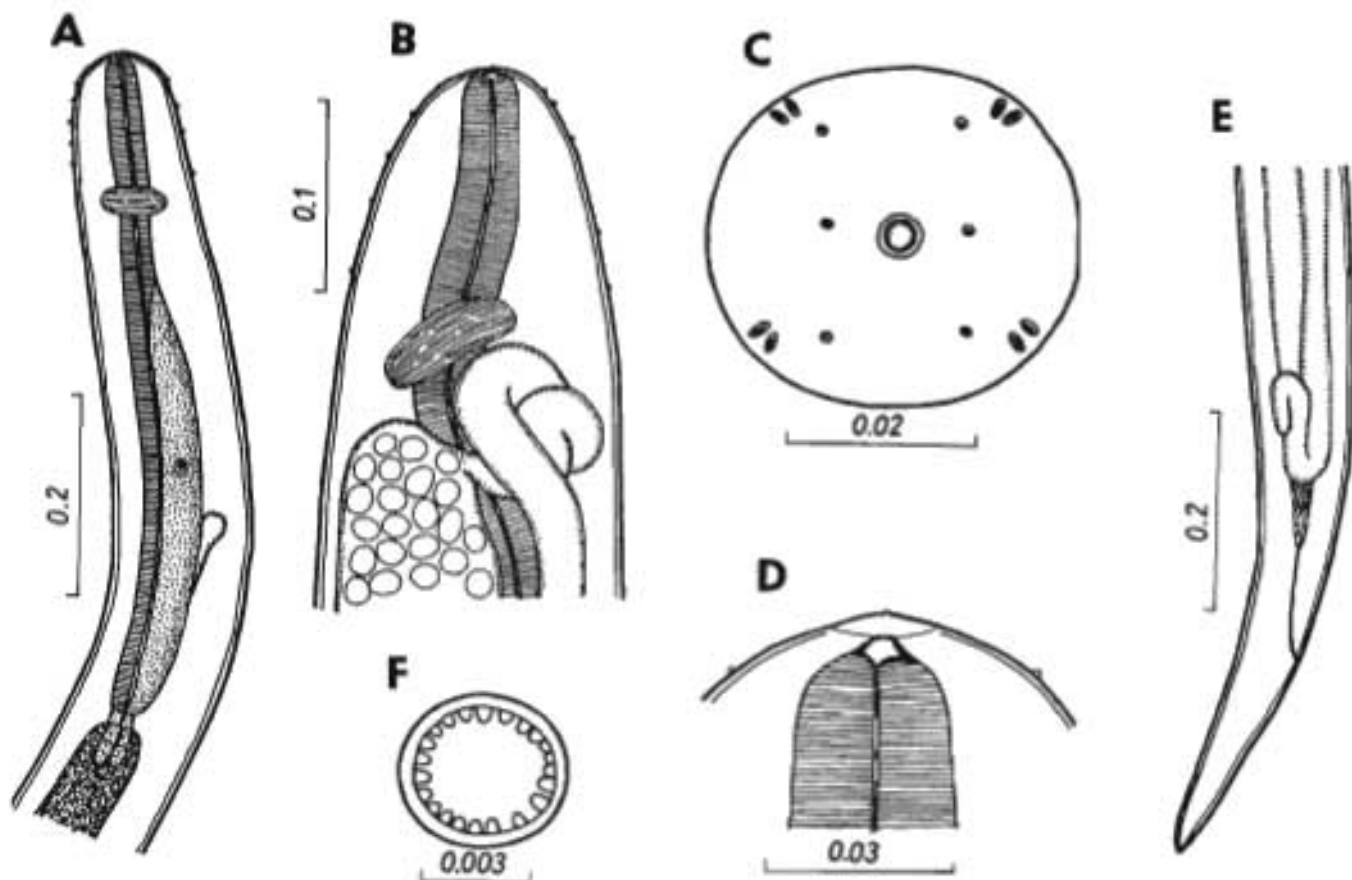


FIGURE 1. *Neophilometroides caudatus* (Moravec et al., 1995) n. comb., subgravid female from *Rhamdia guatemalensis* of the Papaloapan River. A. Anterior end. B. Same of another specimen (larger magnification). C. Cephalic end, apical view. D. Cephalic end, lateral view. E. Caudal end, lateral view. F. Oral aperture, apical view. Scale bars in mm.

region of anterior body end and near posterior end of most advanced specimens with minute cuticular bosses difficult to observe under light microscope. Oral aperture demarcated by relatively small, narrow sclerotized ring; 18–22 small peribuccal teeth protruding out of small buccal capsule 3 long and 9–12 wide. Oral aperture surrounded by minute submedian cephalic papillae arranged in 2 circles, outer circle formed by 8 somewhat elongate papillae arranged in 4 pairs, inner circle consisting of 4 single papillae; 2 small papillalike amphids present. Esophagus without bulbous inflation at anterior end. Entire esophagus 612–734 long (3–4% of body length), width of its anterior part 27–39, of posterior part 45–54. Length of well-developed esophageal gland 414–510, width 24–42, its nucleus 411–540 from anterior end of body; ventriculus 12–15 long, 27–33 wide. Esophagus opening into intestine through well-developed valve 27–48 long. Nerve ring 162–180 from anterior extremity. Intestine narrow, its anterior part orange-brown in color, posterior part whitish. Rectum a thin hyaline tube. Anus functional. Tail conical, 201–240 long. In specimens 16,211 and 18,714 long, vulva and reduced, anteriorly directed vagina situated 10,649 and 12,104 from anterior end, respectively (at 65–66% of body length). Body near vulva somewhat narrowed. Uterus opposed, in larger specimens occupying most space of body, extending anteriorly nearly to level of nerve ring, pos-

teriorly near level of end of intestine; numerous, almost spherical eggs and developing embryos at morula stage (15–21 in diameter) present in uterus. Ovaries long, forming reflected coils.

Host: *Rhamdia guatemalensis* (Günther) (body length 38 cm) (Pimelodidae, Siluriformes).

Site of infection: Under serosa of swimbladder.

Locality: Papaloapan River (18°36'N, 95°39'W) in Tlacotalpan, State of Veracruz, Mexico (collected 30 April 2001).

Prevalence and intensity: Twenty-five percent (1 fish infected of 4 fishes examined); 10 nematodes.

DISCUSSION

In possessing a small buccal capsule provided with a row of peribuccal teeth, *Neophilometroides* n. gen. is unique within Philometridae Baylis and Daubney, 1926, because all other genera are characterized by the absence of such a capsule (e.g., Rasheed, 1963; Ivashkin et al., 1971; Chabaud, 1975). Within Dracunculoidea Stiles, 1907, a buccal capsule similar to that in *Neophilometroides*, sometimes much more developed, is only found in Anguillicolidae Yamaguti, 1935, with a single genus, *Anguillicola* Yamaguti, 1935, including several species parasitic in the swimbladder of eels (*Anguilla* spp.); it is interesting that

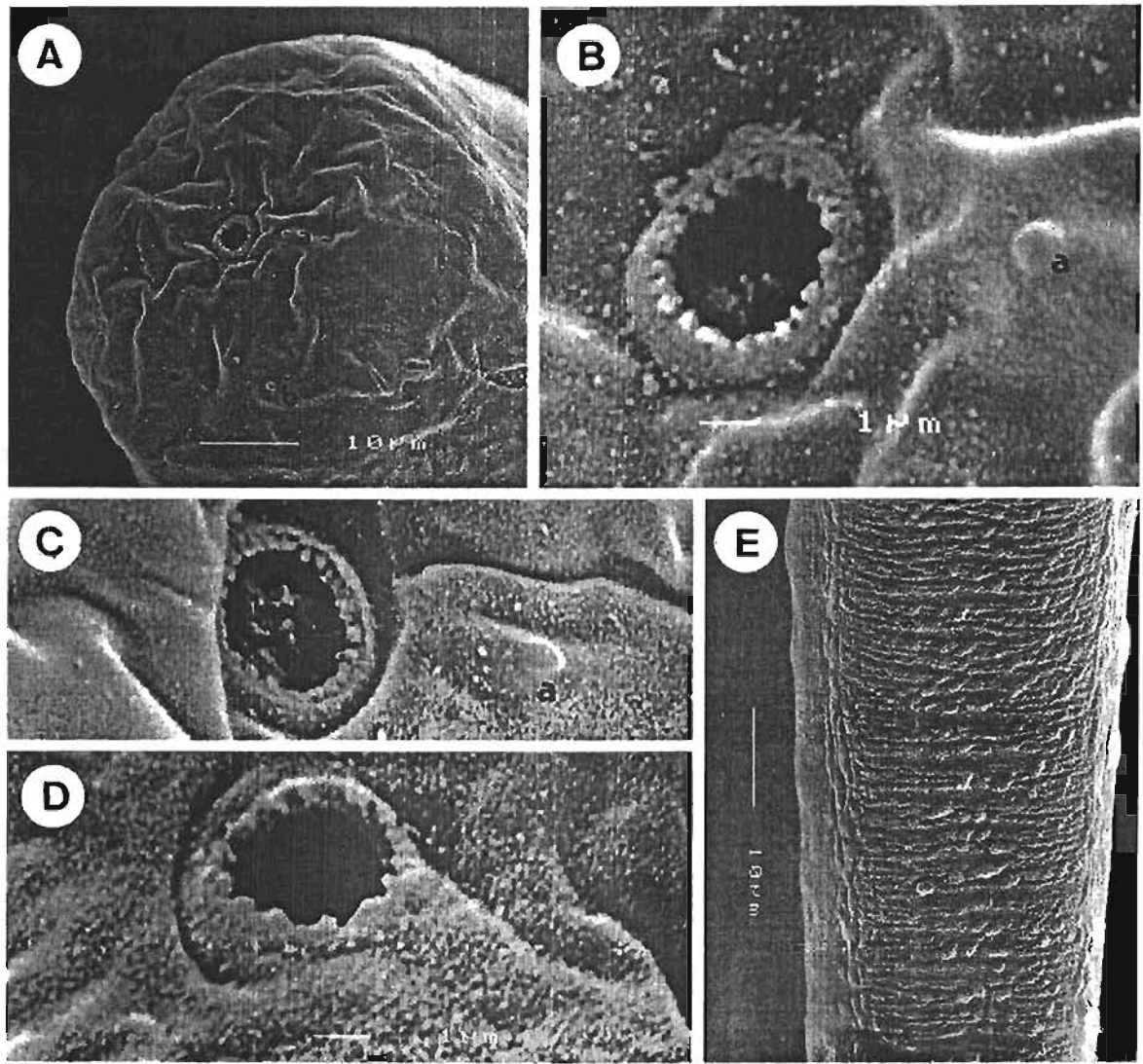


FIGURE 2. *Neophilometroides caudatus* (Moravec et al., 1995) n. comb., SEM micrographs of subgravid female from *Rhumbia guatemalensis* of the Papaloapan River. A. Cephalic end, subapical view. B-D. Oral aperture of 3 specimens showing different numbers of peribucaal teeth. E. Posterior part of body with small cuticular bosses.

the type species of *Neophilometroides*, *N. caudatus*, is also associated with the host's swimbladder. A small buccal capsule of different type is also found in members of the dracunculoid Skrjabillanidae Shigin and Shigina, 1958. However, the general morphology of members of Anguillicolidae and Skrjabillanidae is very different from that in *Neophilometroides*, e.g., absence of spicules, structure of the esophagus, and functional vulva in gravid females, which are, except for the presence of a minute buccal capsule in the female, typical of the Philometridae (see Moravec et al., 1995a, 1998; present study). Therefore, *Neophilometroides* can be provisionally placed in the Philometridae, considering also the fact that the minute buccal capsule can easily be overlooked in the gravid female. Accordingly, the diagnosis of the Philometridae should be modified in that a minute buccal capsule may be present.

Because the presence of a buccal capsule is an important taxonomic feature in the Dracunculoidea (see Chabaud, 1975;

Moravec and Kœie, 1987; Moravec et al., 1998), it is necessary to establish Neophilometroidinae n. subfam. to accommodate *Neophilometroides*. Until recently, the Philometridae was composed of 3 subfamilies (Chabaud, 1975): Philometrinae Baylis and Daubney, 1926, Philometrinae Ivashkin, Sobolev and Khromova, 1971, and Phlyctainophorinae Roman, 1965.

Key to subfamilies of the Philometridae (adapted from Chabaud, 1975)

- 1 Body elongated, more or less cylindrical. With 2 ovaries. Cuticle smooth or ornamented with bosses or small excrescences. Parasites of teleosts. 2
- Body of female bent dorsally. One ovary present. Ventral part of cuticle swollen by large vesicular structures. Parasites of subcutaneous tissues of selachians. Phlyctainophorinae
- 2 Female with small buccal capsule armed with peribucaal teeth. Female tail conical. Male tail rounded; cloacal aperture some distance from caudal extremity. Neophilometroidinae n. subfam.



REFERENCES

- BOGÉA T., CAIRA J.N. 2001: Ultrastructure and chaetotaxy of sensory receptors in the cercariae of a species of *Crepidostomum* Braun, 1900 and *Bunoderu* Railliet, 1896 (Digenea: Allocreadiidae). *J. Parasitol.* 87: 273-286.
- CAIRA J.N. 1989: A revision of the North American papillose Allocreadiidae (Digenea) with independent cladistic analyses of larval and adult forms. *Bull. Univ. Nebraska State Mus.* 11: 1-58 + 195 Figs.
- CHOUDHURY A., NELSON P.A. 2000: Redescription of *Crepidostomum opeongoensis* Caira, 1985 (Trematoda: Allocreadiidae) from fish hosts *Hiodon alosoides* and *Hiodon tergisus* (Osteichthyes: Hiodontidae). *J. Parasitol.* 86: 1305-1312.
- ERGENS R. 1963: Revision of the helminth fauna of fishes from the territory of Czechoslovakia I. Genus *Crepidostomum* Braun 1900 (Trematoda: Allocreadiidae). *Čs. Parasitol.* 10: 81-88. (In Czech, German summary.)
- HOPKINS S.H. 1933: The morphology, life histories and relationships of the papillose Allocreadiidae (Trematoda). (Preliminary report.) *Zool. Anz.* 103: 65-74.
- NICOLL W. 1909: Studies on the structure and classification of the digenetic trematodes. *Q. J. Microsc. Sci.* 53: 391-487.
- SKRYABIN K.I., KOVAL V.P. 1966: Family Bunoderidae Nicoll, 1914. In: K.I. Skryabin (Ed.): *Trematodes of Animals and Man. Essentials of trematodology* 22. Nauka, Moscow, pp. 311-456. (In Russian.)
- ŚLUSARSKI W. 1958a: The adult Digenea from Salmonidae of the basin of the Vistula and of the South Baltic. *Acta Parasitol. Pol.* 6: 247-528.
- ŚLUSARSKI W. 1958b: Distribution of two species of the genus *Crepidostomum* Braun, 1900 (Digenea: Allocreadiidae) from Salmonidae in the basin of Vistula. *Wiad. Parazytol.* 4: 647-650.
- YAMAGUTI S. 1971: Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates, I, II. Keigaku Publishing Co., Tokyo, 1074 pp. + 349 Plts.

Received 21 September 2001

Accepted 26 November 2001

FOLIA PARASITOLOGICA 49: 217, 2002

GIBSONNEMA NOM. N., A NEW NAME FOR THE NEMATODE GENUS PARASEURATOIDES MORAVEC, SALGADO-MALDONADO ET AGUILAR-AGUILAR, 2002

František Moravec^{1,3}, Guillermo Salgado-Maldonado² and Rogelio Aguilar-Aguilar²¹Institute of Parasitology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic;²Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico, A.P. 70-153, 04510 Mexico, D.F., Mexico;³Corresponding author

We have found that the generic name *Paraseuratoides* Moravec, Salgado-Maldonado et Aguilar-Aguilar, 2002 is a junior homonym to *Paraseuratoides* Wang, 1984. Therefore, a new name, *Gibsonnema* nom. n., is proposed to replace it (the new genus is named in honour of David I. Gibson, a well-known English helminthologist).

These two genera are monotypic, belonging to the seuratoid family Quimperiidae Gendre, 1928, and both their type species are parasitic in swamp-eels (Synbranchidae, Synbranchiformes). However, they are well separated morphologically. In contrast to *Gibsonnema*, the genus *Paraseuratoides* is characterised mainly by a toothless buccal

cavity, a bulbously inflated anterior end of the oesophagus and the presence of caudal alae in the male.

References

- Moravec F., Salgado-Maldonado G., Aguilar-Aguilar R. 2002: Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n. (Quimperiidae) and *Philo-metra ophisterni* sp. n. (Philometridae), from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* in Mexico. *Folia Parasitol.* 49: 109-117.
- Wang P.-q. 1984: Some nematodes of fishes from Fujian Province, China. *Acta Zootaxon. Sin.* 9: 228-237. (In Chinese, Engl. summary.)

Received 29 July 2002

Accepted 30 July 2002

NUEVOS REGISTROS DE *Serpinema trispinosum* (LEIDY, 1852) (NEMATODA: CAMALLANIDAE) PARA MÉXICO

NEW RECORDS OF *Serpinema trispinosum* (LEIDY, 1852) (NEMATODA: CAMALLANIDAE) FOR MEXICO

Rogelio Aguilar-Aguilar (raguilar@ibiologia.unam.mx)

Rafael Báez-Valé

Carlos Mendoza-Palmero

Guillermo Salgado-Maldonado

Gabriel Barrios-Quiroz

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Nota recibida: 29 de octubre de 2002

Nota aceptada: 22 de mayo de 2003

RESUMEN

La presencia de adultos y larvas del nemátodo *Serpinema trispinosum* se registró en tortugas y peces dulceaculcolas de distintas localidades del sureste de México. Las larvas parasitan el intestino de peces de diversas familias, lo que incrementa el número de taxones registrados que intervienen como hospederos paraténicos en el ciclo de vida de este nemátodo. Los registros previos de adultos en varias especies de tortugas y los nuevos registros de las larvas en cuatro familias de peces sugieren una baja especificidad hospedatoria. Esta puede relacionarse con una probable amplia distribución de este nemátodo, en concordancia con la distribución de sus hospederos definitivos y paraténicos.

Palabras Clave: Nematoda, *Serpinema trispinosum*, *Trachemys scripta venusta*, ampliación de ámbito, hospederos paraténicos.

ABSTRACT

Records of adults and larval stages of the nematode *Serpinema trispinosum* were obtained in freshwater turtles and fish from several localities of the Southeast of Mexico. Larvae parasitize the intestine of fish of several families increasing the number of registered taxones that act as paraténic hosts during the cycle of life of this nematode. Previous records of adults in several species of turtles and the new records of larvae stages in four fish families suggest a low host specificity. This can be related to a probably wide distribution of this nematode.

Key words: nematod, *Serpinema trispinosum*, *Trachemys scripta venusta*, geographic range extension, paraténic host.

INTRODUCCIÓN

El nemátodo *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) es parásito en estado adulto del intestino de tortugas dulceacuícolas (Moravec, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academia, Czech Republic. 464 pp.). Los registros de adultos de este nemátodo son frecuentes en diversas especies de tortugas, la mayor parte corresponden a la región tropical de México. Para completar su ciclo biológico requiere de un hospedero intermediario en el cual se desarrolla hasta alcanzar el tercer estadio larvario. Los hospederos intermediarios reconocidos para *S. trispinosum* son los copépodos, sin embargo, estos no parecen ser un componente importante en la dieta de las tortugas, quienes se alimentan de animales de mayor tamaño como caracoles, renacuajos, cangrejos, moluscos y peces, además de completar su dieta con materia vegetal. Lo anterior sugiere la participación de hospederos paraténicos en el ciclo de vida del nemátodo, que faciliten su ingreso al hospedero definitivo. En los hospederos paraténicos la larva no se desarrolla ni presenta diferenciación de estructuras, pero se mantiene viva hasta el momento en que ingresa al hospedero definitivo. Recientemente se ha encontrado que los peces pueden intervenir en este ciclo como hospederos paraténicos (Moravec, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academia, Czech Republic. 464 pp.). Las larvas de este nemátodo en el intestino de peces dulceacuícolas se han registrado sólo en cíclidos en la región tropical de México.

Durante investigaciones de los helmintos parásitos de la fauna silvestre del sureste de México se realizó la revisión del intestino de dos tortugas "hicoteas" *Trachemys scripta venusta* de Tabasco y de 112 peces dulceacuícolas de distintas especies capturados en Veracruz y Chiapas. El examen helmintológico reveló la presencia del nemátodo *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) en el intestino de estos hospederos. El propósito de esta nota es recopilar los registros de *S. trispinosum* en México y aportar nuevos datos sobre las especies de

hospederos que pueden intervenir en el ciclo de vida de este helminto.

MATERIALES Y MÉTODOS

Dos tortugas "hicoteas" hembras *Trachemys scripta venusta* (longitud del caparacho 23.4 y 21.5 cm, ancho 16.5 y 16.0, alto 10.4 y 9.8, número de registro IBH 13553 e IBH 13554, en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM fueron capturadas en la laguna El Espino, Tabasco (18° 14' N, 92° 49' O) en mayo de 2001. También, 13 juiles *Rhamdia guatemalensis*, 10 anguilas *Ophisternon aenigmaticum*, 47 nacas *Dormitator maculatus*, 33 guavinillas *Gobiomorus dormitor* y 9 mojarras dulceacuícolas *Thorichthys affinis* se recolectaron entre 2000 y 2002 en Tlacotalpan, Veracruz (18° 36' N, 95° 39' O) y Puente La Calzada, Chiapas (17° 41' N, 92° 17' O). El examen helmintológico consistió en la disección de los hospederos para extraer el intestino, que se revisó por desgarramiento bajo microscopio estereoscópico en busca de helmintos. Los nemátodos encontrados se recolectaron con ayuda de pinceles, se fijaron en formol salino al 4% caliente, y se preservaron en alcohol al 70%. Para su determinación taxonómica, los ejemplares se aclararon con glicerina y se montaron en preparaciones temporales, donde se midieron y estudiaron bajo microscopio óptico. Una vez determinados, los especímenes se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) del Instituto de Biología de la UNAM. Adicionalmente, se examinaron los ejemplares 2195 (*Camallanus magnorugosus* de *Chrysemis ornata*) y 2197 (*Camallanus lacustris* de *Cichlasoma meeki*) depositados en la CNHE para validar su posición taxonómica.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Durante el examen helmintológico de los hospederos fueron encontrados adultos del nemátodo *Serpinema trispinosum* en el intestino de las tortugas (Catálogo CNHE No. 4677), en tanto que los peces alojaron en el intestino larvas de tercer estadio de este

helminto (Catálogo CNHE No. 4678-4681), el número de helmintos recuperados, sus hospederos, prevalencia y localidades se anotan en la Tabla 1.

Moravec y Vargas-Vázquez (1998. *Journal of Natural History* 32:455-468) registraron recientemente la presencia de adultos de *Serpinema trispinosum* en tortugas "hicoteas" *Trachemys scripta* en Yucatán, México, y consideraron que los nemátodos parásitos de tortugas registrados por Caballero y Caballero bajo los nombres de *Camallanus magnorugosus*, *C. parvus* y *C. scabrae* (1939. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 10:73-82; 1939. *Parasitology* 31:448-450; 1943. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 14:195-200), son en realidad *S. trispinosum*. En la misma localidad de la Península de Yucatán, Moravec, *et al.* (1998. *Journal of Parasitology* 84:454-456), registraron la presencia de larvas de *S. trispinosum* en el intestino del cíclido *Cichlasoma urophthalmus*. Este registro fue propuesto como el primero de este nemátodo en peces. Sin embargo, este helminto fue encontrado anteriormente en cíclidos de Tabasco, pero fue determinado como *Camallanus lacustris* (Osoño-Sarabia, D., *et al.* 1987. *Universidad y Ciencia* 4:5-31); lo que ya había sido comentado por Vidal-Martínez, *et al.* (2001. *Atlas of the Helminth Parasites of Cichlid Fish of Mexico*. Academia, Czech Republic. 165 pp.).

Los adultos de *Serpinema trispinosum* fueron registrados previamente por Caballero y Caballero (1943. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 14:195-200) como *Camallanus scabrae* en la tortuga *Dermatemys mawii*. La distribución geográfica documentada del adulto incluye entonces a los estados de Hidalgo, Tabasco, Veracruz y Yucatán (Tabla 1). Es muy probable que la distribución geográfica real sea más amplia ya que al parecer *S. trispinosum* es un parásito común de *T. scripta*, que es la tortuga dulceacuícola de mayor distribución en México (Zenteno, C. y C. Bouchot. 2001. *Universidad y Ciencia* 17:37-42). También, este nemátodo se ha encontrado en otras tortugas de diferentes familias como *D. mawii* y *Kinosternon hirtipes*

(Tabla 1), que en conjunto se distribuyen a lo largo de la costa Atlántica de Estados Unidos y México hasta Centroamérica.

Los registros previos de larvas de tercer estadio de *S. trispinosum* incluyen cinco especies de peces de la familia Cichlidae (Osoño-Sarabia, D., *et al.* 1987. *Universidad y Ciencia* 4:5-31.; Moravec, F., *et al.* 1998. *Journal of Parasitology* 84:454-456; López-Jiménez, S. 2001. *Gaceta Sigolfo: Sistema de Investigación del Golfo de México*:8-10) en México y en otras tres especies de cíclidos de Nicaragua (Aguirre-Macedo, M. L., *et al.* 2001. *Comparative Parasitology* 68:42-51). El hallazgo de este tipo de larvas en *Thorichtys affinis*, *Rhamdia guatemalensis*, *Ophisternon aenigmaticum*, *Gobiomorus dormitor* y *Dormitator maculatus* incrementa a trece el número de especies de peces que actúan como hospederos paraténicos de *S. trispinosum*. Esta es la primera vez que se registra en peces de agua dulce que no son cíclidos, y es también el primer registro de *S. trispinosum* en los estados de Veracruz y Chiapas (Tabla 1).

El ciclo biológico de las especies de *Serpinema* no ha sido completamente resuelto. Moravec y Vargas-Vázquez (1998. *Journal of Natural History* 32:455-468), sugirieron que puede ser similar al de otros nemátodos de la familia Camallanidae, con un copépodo como hospedero intermediario. Además, estos autores registraron la infección experimental por larvas de segundo estadio de un copépodo de la especie *Macrocyclops albidus*. Los peces son hospederos paraténicos en el ciclo de vida de *S. trispinosum* (Moravec, F., *et al.* 1998. *Journal of Parasitology* 84:454-456; Vidal-Martínez, V., *et al.* 2001. *Atlas of the Helminth Parasites of Cichlid Fish of Mexico*. Academia, Czech Republic. 165 pp.). Las larvas de estos nemátodos ingresan a los peces cuando estos se alimentan de los copépodos; una vez dentro del pez, las larvas se alojan en el intestino, donde se las encuentra libres de quiste. La relativa frecuencia con que estos nemátodos son encontrados en los peces sugiere que los copépodos están comúnmente en contacto con las larvas, y que estos copépodos son un

Tabla 1. Registros de *Serpinema trispinosum* en México (* como *Camallanus parvus*; ** como *C. scabrae*; *** como *C. magnorugosus*; **** como *C. lacustris*).

H. E.= Número de hospederos examinados; Prev.= Prevalencia; I. P.=Intensidad promedio; N. D.= No determinado				
	HOSPEDERO	LOCALIDAD	H. E. Prev./I. P.	REFERENCIA
De los adultos				
	Familia Kinosternidae			
	<i>Kinostemon hirtipes</i>	Tasquillo, Hidalgo	N. D.	Caballero y Caballero, 1939 *
	Familia Dermatemydidae			
	<i>Dermatemys mawii</i>	Río Chilapa, Tabasco	N. D.	Caballero y Caballero, 1943 **
	Familia Emydidae			
	<i>Chrysemys ornata</i>	Alvarado, Veracruz	N. D.	Caballero y Caballero, 1939 ***
	<i>Trachemys scripta</i>	Cenote Xpoc, Yucatán	3 (100%)/69	Moravec y Vargas-Vázquez, 1998
	<i>Trachemys scripta venusta</i>	El Espino, Tabasco	2 (100%)/52	Presente Trabajo
Del 3er. estadio larvario				
	Familia Cichlidae			
	<i>Cichlasoma sp.</i>	Lagunas Chiribital y El Espino, Tabasco	N. D.	Osorio-Sarabia <i>et al.</i> , 1987 ****
	<i>Cichlasoma meeki</i>	Lagunas Chiribital y El Espino, Tabasco	N. D.	Osorio-Sarabia <i>et al.</i> , 1987 ****
		Nuevo Becal Campeche	N. D.	Vidal-Martínez <i>et al.</i> , 2001
	<i>Petenia splendida</i>	Lagunas Chiribital y El Espino, Tabasco	N. D.	Osorio-Sarabia <i>et al.</i> , 1987 ****
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Cenote Xpoc, Yucatán	N. D.	Moravec <i>et al.</i> , 1998
		Pantanos de Centla, Tabasco	N. D.	López-Jiménez, 2001
	<i>Thorichthys affinis</i>	Puente La Calzada, Chiapas	9 (11%)/1	Presente trabajo
	Familia Pimelodidae			
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Río Papaloapan, Tlacotalpan, Veracruz	13 (8%)/4	Presente trabajo
	Familia Synbranchidae			
	<i>Ophistemon aenigmaticum</i>	Río Papaloapan, Tlacotalpan, Veracruz	10 (10%)/1	Presente trabajo
	Familia Eleotrididae			
	<i>Gobiomorus dormitor</i>	Río Papaloapan, Tlacotalpan, Veracruz	33 (9%)/3	Presente trabajo
	<i>Dormitator maculatus</i>	Río Papaloapan, Tlacotalpan, Veracruz	47 (2%)/1	Presente trabajo
Del 2do. estadio larvario				
	Familia Cyclopidae			
	<i>Macrocyclops albidus</i>	Canote Xpoc, Yucatán	N. D.	Moravec y Vargas-Vázquez, 1998

complemento frecuente en la dieta de los peces dulceacuícolas estudiados.

De acuerdo con los registros presentados, el adulto de *S. trispinosum* parasita a tortugas de distintas familias. Las larvas de tercer estadio de este nemátodo, que hasta ahora solamente se habían registrado en peces de la familia Cichlidae, pueden alojarse también en peces

dulceacuícolas de diversas familias. Lo anterior, denota una baja especificidad hospedatoria, tanto en el adulto como en las larvas. Los resultados sugieren además, que este helminto se encuentra ampliamente distribuido en México, ya que las tortugas y los peces en los que se ha registrado su presencia están ampliamente distribuidos en las aguas continentales del país.

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 monogenea); *Posthodiplostomum minimum* (metacercariae); *Cyclostera 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 *Cyclostera 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 1.

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 1. 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>Cyclusteria 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>Controcaecum</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 endemicity (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-PIRETO, V. LEÓN-RÉGAGNON, AND A. CHOUHURY. 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-ROBLEDO, 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. JAÍMES-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. FOIQUIL, AND M. G. RITCHIE. 2004. Molecular phylogeny of the live-bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogeny and Evolution* 30: 527–544.

Helminth Parasites of Viviparous Fishes in Mexico

Raúl Pineda-López¹,
Guillermo Salgado-Maldonado²,
Eduardo Soto-Galera³,
Norma Hernández-Camacho¹,
Anita Orozco-Zamorano¹,
Salvador Contreras-Robledo¹,
Guillermina Cabañas-Carranza²,
and Rogelio Aguilar-Aguilar²



¹Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales-Biología Laboratorio de Parasitología, Querétaro, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Zoología, México, DF, México.

³Laboratorio de Ictiología y Limnología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, DF, México.

Abstract

This study is aimed at collecting the extant published data on the helminth parasites of the Mexican Goodeidae and Poeciliidae, as well as contributing original data from the author's research, with the end of describing the taxonomic composition of this fauna and exploring their evolutionary and zoogeographic origins. The parasitological data in this study cover 9 goodeid species from 7 genera, and 20 poeciliid species from 6 genera, collected from the Lerma, Santiago, Pánuco, Balsas, Ayuquila, and Grijalva-Usumacinta basins as well as from the Yucatán Peninsula, Mexico. A total of 32 helminth species were recorded in the collected goodeid fish species. The data demonstrate that *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) and *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814) metacercariae are frequent in the goodeids. The most abundant helminth record in the collected goodeid host species was found in *Goodea atripinnis*, which had 16 helminth species, and in *Girardinichthys multiradiatus* and *Allophorobius robustus*, which each had 13 helminth species. A total of 46 helminth species were recorded in the 20 collected poeciliid fish. The metacercariae of *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) and *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) are very frequent in Mexican poeciliids. The host species *Poecilia mexicana* was found to have the most abundant helminth community, with 24 species. The data indicate 4 components that determine helminth parasite community composition in these fish families, which are described below in order of the number of helminth species in each component. 1) Generalist, allogenic, mostly Nearctic helminth species. They have colonized goodeids and poeciliids as secondary intermediate hosts or paratenic hosts and conclude their lifecycle in birds. 2) Helminth species commonly associated with other fish species. Goodeid and poeciliid species have acquired these via sympatry with other fish species. 3) Anthropogenically introduced helminth species. 4) Specialist helminth species. These appear to restrict their parasitic relationship to goodeid or poeciliid fish. They have developed, or evolved, together with their hosts and are probably endemic or ancient species. The data presented here also indicate the numerical predominance of trematode and nematode species, the low representation of monogeneans and cestodes, and only a few species records for the acanthocephalan group. A large allogenic component is also characteristic of helminth communities in Mexican freshwater fish. The helminth communities recorded in Poeciliidae were notably richer than those observed in the Goodeidae.

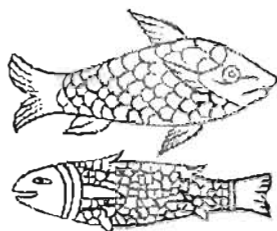
Resumen

El presente estudio recaba datos bibliográficos y otros originados de nuestras propias investigaciones, para describir la composición taxonómica de las comunidades de helmintos parásitos de peces de las familias Goodeidae y Poeciliidae de México, y explorar sus orígenes evolutivos y zoogeográficos. Los datos parasitológicos que se presentan incluyen 9 especies de goodeidos de 7 géneros y 20 especies de poeciliidos de 6 géneros, recolectados de las cuencas de los ríos Lerma, Santiago, Pánuco, Balsas, Ayuquila y Grijalva-Usumacinta, así como de los cuerpos de agua de la Península de Yucatán. Se registran un total de 32 especies de helmintos parásitos de goodeidos. Los datos demuestran que las metacercarias de *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) y las de *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814) son frecuentes entre los peces de esta familia. El registro helmintológico más abundante entre las especies de goodeidos examinadas lo presentó *Goodea atripinnis* con 16 especies de helmintos, en tanto que *Girardinichthys multiradiatus* y *Allophorobius robustus*, presentaron cada una 13 especies de helmintos. En las 20 especies de poeciliidos se registraron 46 especies de helmintos las metacercarias de *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) y de *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) son los helmintos más frecuentes entre los poeciliidos de México. *Poecilia mexicana* es la especie de hospedero con mayor número de especies de helmintos, con 24 especies. Pueden distinguirse 4 componentes de estas comunidades, por orden del número de especies que incluyen, éstos son: 1) componente de especies generalistas, alogénicas, en su mayoría neárticas, que han colonizado a los goodeidos y poeciliidos como hospederos intermediarios secundarios o bien, como hospederos paraténicos, y que concluyen su ciclo de vida en aves. 2) Especies de helmintos adquiridas por simpatria con otras especies de peces; estas especies son comunes en otros grupos de peces. 3) Especies introducidas antropogénicamente. 4) Especies especialistas de helmintos. Éstas se han desarrollado con sus hospederos y probablemente son endémicas y muy antiguas. Los datos también muestran la predominancia numérica de las especies de tremátodos y nemátodos; el número reducido de especies de monogéneos y céstodos, en tanto que sólo se registró una especie de acantocéfalo. Un componente numeroso de especies alogénicas es también una característica común entre los helmintos parásitos de peces de agua dulce de México. Finalmente, es notable que las comunidades de helmintos de los Poeciliidae son mucho más ricas que las de los Goodeidae.

Helminth Parasites of Viviparous Fishes in Mexico



Raúl Pineda-López,
Guillermo Salgado-
Maldonado,
Eduardo Soto-Galera,
Norma Hernández-
Camacho, Anita
Orozco-Zamorano,
Salvador Contreras-
Robledo, Guillermina
Cabañas-Carranza,
and Rogelio Aguilar-
Aguilar



Introduction

Viviparous fish in Mexico belong to the families Goodeidae and Poeciliidae, both in the order Cyprinodontiformes.

The Goodeinae is endemic to the Mexican plateau and is currently composed of 16 genera, including: *Allodontichthys*, *Allophorus*, *Allotoca*, *Ameca*, *Ataenobius*, *Chapalichthys*, *Characodon*, *Girardinichthys*, *Goodea*, *Hubbsina*, *Ilyodon*, *Skiffia*, *Xenophorus*, *Xenotaenia*, *Xenotoca* and *Zoogoneticus*. The Poeciliidae are neotropical in origin and are widely distributed, ranging from the southern United States to Argentina. Several genera of Poeciliids have been recorded in Mexico: *Belonesox*, *Brachyrhaphis*, *Carlhubbisia*, *Gambusia*, *Heterandria*, *Phallichthys*, *Poecilia*, *Poeciliopsis*, *Priapella*, *Xenodexia*, and *Xiphophorus* (Espinosa-Pérez *et al.*, 1993).

Data on the helminth parasites of some Mexican goodeids and poeciliids have been published as part of the general inventories of helminths of freshwater fish (Moravec *et al.*, 1995a,b; Scholz *et al.*, 1995a,b, 1996; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). Taxonomic treatments of a particular helminth species have also been published (Pérez, 2001). The parasitology of these fish families, however, has not been addressed holistically, and the available data have not been analyzed as a whole. In response, this study is aimed at collecting the extant published data on the helminth parasites of the Mexican Goodeidae and Poeciliidae, as well as contributing original data from the author's research, with the end of describing the

taxonomic composition of this fauna and exploring their evolutionary and zoogeographic origins.

Materials and Methods

The data included in the results section comes from the freshwater fish helminth parasite database for Mexico assembled by the second author of this study and financed by the National Commission for Study and Exploitation of Biotic Resources (Comisión Nacional para el Estudio y Aprovechamiento de los Recursos Bióticos -Conabio). This database will be available on the Conabio webpage ([www/brrp.conabio.xolo.mx](http://brrp.conabio.xolo.mx)), and portions of these data have been published previously as inventories (Scholz *et al.*, 1995a,b, 1996; Moravec *et al.*, 1995a,b; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004). Original data from the authors' own research is also included in the present study.

Data were collected by catching goodeid and poeciliid fish in chosen locations in a number of the hydrological basins of Mexico, including the Lerma, Santiago, Pánuco, Balsas, Ayuquila in the Sierra de Manantlán, Grijalva-Usumacinta and surface waters of the Yucatán Peninsula. The collected fish were kept alive until helminthological examination was done 8 hours after capture. The examination included all organ systems, except the blood and bones. Data on the number of helminth species and number of helminth individuals per species were recovered during the examinations. Every helminth

found in every fish host was counted and samples were taken for morphological study and taxonomic determination (see Salgado-Maldonado, 1979). Details of the methodology, and collection dates and locations can be found in Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004. Taxonomic determinations for monogeneans, trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephalans were validated with the help of the taxonomic specialists E. Mendoza Franco (Cinvestav-IPN Unidad Mérida [monogeneans]), F. Moravec (nematodes), and T. Scholz (Academy of Sciences of the Czech Republic [cestodes and metacercariae]). Vouchers of all collected helminth species were deposited in the National Helminth Collection of the Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico; the Parasite Collection of the Autonomous University of Querétaro; the Parasitological Collection of the Autonomous University Juárez of Tabasco; and the Parasitological Collection of the Academy of Sciences of the Czech Republic (IPCAS).

Results

The parasitological data in this study cover 9 goodeid species from 7 genera, and 20 poeciliid species from 6 genera, collected from the Lerma, Santiago, Pánuco, Balsas, Ayuquila, and Grijalva-Usumacinta basins as well as from the Yucatán Peninsula (Tables 1 and 2).

Goodeidae

A total of 32 helminth species were recorded in the collected goodeid fish species. These included 5 adult trematodes and 8 metacercariae; 1 monogenean; 2 adult cestodes and 6 meracestodes; 4 adult nematodes and 5 larvae, and 1 cystacanth (Table 1). Of these 32 species, 26 (81%) were found in the Lerma and Santiago, 11 (34%) in the Ayuquila, 4 (12%) in the Balsas, and only 1 (3%) in the Pánuco. All the helminths collected from goodeids in the Ayuquila, Balsas and Pánuco rivers were also present in the fish from the waters of the Lerma and Santiago basins. The only exception were five species recorded from the Ayuquila and not found in the Lerma-Santiago: the trematodes *Devudrorchis* sp., *Saccocoelioides cf. sogandaresi* Lumsden, 1961, *Magnivittellinum simplex* Kloss, 1966, *Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis* Price, 1935, and the nematode *Capillaria cyprinodonticola* Huffman and Bullock, 1973.

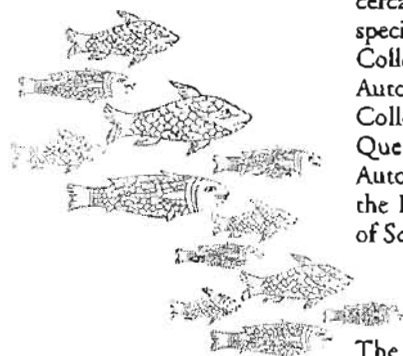
The data demonstrate that *Posthodiplostomum minimum* MacCallum, 1921, and *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814, metacercariae are frequent in the goodeids, with the former parasitizing 7 fish species and the latter 6 fish species. The cestode *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, was recorded in 5 goodeid fish species, while the adult trematode *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970, the nematode *Rhabdochona lichthensfeldi* Sánchez-Álvarez, García-Prieto and Pérez, 1998, and the *Spiroxys* sp. nematode larvae all parasitize 4 goodeid species. The nematode *R. lichthensfeldi* was recorded in goodeids from 4 of the studied hydrological basins.

The most abundant helminth record in the collected goodeid host species was found in *Goodea atripinnis*, which had 16 helminth species, and in *Girardinichthys multiradiatus* and *Allophorus robustus*, which each had 13 helminth species. The remaining goodeid species had from 2 to 10 helminth species (Table 1).

Of the 32 helminth species, 50% are autogenic, they complete their lifecycle in the same body of water, and the other 50% are allogenic, mainly maturing in birds. Almost all the helminths recorded in goodeids are widely distributed generalists and have been recorded in other host species. Two nominal helminth species are exclusive to goodeids: *Margotrema bravoae* and *Rhabdochona lichthensfeldi*. There is also a clearly distinguishable anthropogenically introduced component in the goodeids of the Mexican highland plateau, which includes *C. formosanus* metacercariae, the monogenean *Gyrodactylus cf. elegans* von Nordmann, 1832, the cestode *B. acheilognathi*, and the nematode *Pseudocapillaria tomentosa* Dujardin, 1843.

Poeciliidae

A total of 46 helminth species were recorded in the 20 collected poeciliid fish species, including 2 adult trematodes, 21 metacercariae, 5 monogeneans, 1 adult cestode, 6 meracestodes, 4 adult and 5 larval nematodes, 1 acanthocephalan, and 1 cystacanth (Table 2). Of the 46 helminth species, 23 (50%) were found in the Grijalva-Usumacinta, 20 (43%) in the Pánuco, 17 (37%) from the Yucatán Peninsula, 13 (28%) in the Balsas, 14 (30%) in the Papaloapan, 11 (24%) in the Ayuquila, and 10 (22%) in the Lerma-Santiago. Some of the helminth species collected from poeciliids from the Yucatán Peninsula are not present in other hydrological basins, includ-



ing *A. ? astorquii*, *A. (Leighia) megacephala*, *A. (Phagicola) diminuta*, *D. papillifera* and *Falcaustra* sp. The same is true of poeciliids from the Grijalva-Usumacinta basin, the only basin in which *P. bychowskyi*, *R. ondatrae*, *D. (Austrodiplostomum) compactum*, *E. leopoldinae*, *A. (Leighia) chandleri*, *A. (L.) mcintoshii*, *A. (Phagicola) macrostoma*, *A. (P.) mollienisicola*, Proterodiplostomidae, *S. seculus*, *U. reticulatus* and *Gnathostoma* sp. were recorded. Overall, 20 helminth species were only found in the poeciliids of southeast Mexico, i.e. those from the Yucatán Peninsula or Grijalva-Usumacinta basin (particularly in Tabasco), including the 17 listed above plus 3 species recorded in both regions (*G. tropica*, *S. minima* and *A. (Phagicola) nana*). There were also 2 helminth species found only in the poeciliids of the Papaloapan basin, including *Mexiconema cichlasomae* Moravec, Vidal-Martínez and Salgado-Maldonado, 1992; *Spinitectus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado, 2000; and *Rhabdochona* sp. (a species distinct from others of the same genus and which are recorded in this study). The metacercariae of *Posthodiplostomum minimum* MacCallum, 1921, and *Centrocestus formosanus* Nishigori, 1924, are very frequent in Mexican poeciliids, the former parasitizing 12 poeciliid species and the latter 11. The cestode *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, was recorded in 10 host species as were *Uvulifer* sp. metacercaria. Other abundant species included the trematode *S. cf. sogandaresi* and *Contractacum* sp. larvae, both of which were recorded in 9 poeciliid host species.

The cestode *B. acheilognathi* and *Contractacum* sp. larvae were the most widely distributed helminths in poeciliids, as they were recovered in 6 of the sampled hydrological basins. The trematode *S. cf. sogandaresi*, and *P. minimum* and *C. formosanus* metacercaria were also widely distributed, all of them being recorded in 5 of the sampled basins.

The host species *Poecilia mexicana* was found to have the most abundant helminth community, with 24 species. This fish species was followed by *P. petenensis*, which had 20 helminth species, and *Gambusia yucatana*, with 17 species. The remaining poeciliid species hosted from 2 to 15 helminth species (Table 2).

Of the 46 helminth species recorded in poeciliids, 20 (43%) are autogenic, completing their lifecycle in the same body of water, and 26 (57%) are allogenic, mainly maturing in birds. Almost all the helminths recorded in the

Poeciliids are widely distributed generalists and have been recorded in other host taxa. Three of the helminth species, however, appear to be exclusive to poeciliids: *Urocleidoides reticulatus*, *Spinitectus mexicanus* and *Rhabdochona xiphophori*. There is also a clearly distinguishable anthropogenically introduced component in Mexican poeciliids, including *C. formosanus* metacercaria and the cestode *B. acheilognathi*.

Discussion

The results highlight the need for more sampling and field work aimed at completing the helminth database for goodeids and poeciliids in Mexico. To date, only 7 goodeid genera and 9 goodeid species of the 19 known genera and 51 known species in Mexico have had any study done of their helminth fauna. The situation is similar for poeciliids, for which helminth studies have been done for 6 genera and 20 species of the 11 known genera and 95 known species in Mexico. Only the most common and accessible goodeid and poeciliid species have been examined, leaving a data gap for species with more limited distributions or from rarer populations.

The currently available data is from general fish samples and samples that only circumstantially report goodeid and poeciliid data. The data from the present study, in contrast, are based on the determinations of taxonomic specialists and the reference material has been deposited in stable institutional helminth collections to ensure its conservation and accessibility for future reference. To bring the level of knowledge on the helminth fauna of goodeids and poeciliids in Mexico to a comparable level of that currently available for cichlid (Cichlidae) parasite fauna (one of the best understood as far as helminths are concerned [Salgado-Maldonado *et al.*, 1997; Vidal-Martínez *et al.*, 2001]), sampling programs are needed that are directed at chosen goodeid and poeciliid species. This is particularly difficult since many of these species have very limited geographic distributions and consist of scarce populations. Many of the species in these families are also threatened and require special permits for research collection. Of the two families, the poeciliids are more widely distributed, though many of the species are small and live in microhabitats within bodies of water that are hard to access and sample, and thus require specialized collection tools and techniques.

The data indicate 4 components that determine helminth parasite community composi-



tion in these fish families, which are described below in order of the number of helminth species in each component. 1) Generalist, allogenic helminth species. These are transported by birds and have a wide geographic distribution, with most being Nearctic though some have world-wide distribution. They have colonized goodeids and poeciliids as secondary intermediate hosts or paratenic hosts and conclude their lifecycle in birds. 2) Helminth species commonly associated with other fish species. Goodeid and poeciliid species have acquired these by living in the same locations as other infected fish, that is, these are helminths acquired via sympatry with other fish species. 3) Anthropogenically introduced helminth species. 4) Specialist helminth species. These appear to restrict their parasitic relationship to goodeid or poeciliid fish. They have developed, or evolved, together with their hosts and are probably endemic or ancient species.

A total of 38% of the recorded helminths in goodeids, and 57% in poeciliids are allogenic, that is, widely distributed generalist species that reach sexual maturity in birds and are transported and dispersed by them. This component in the goodeids includes *C. complanatum*, *Diplostomum* sp., *P. minimum*, *Ligula intestinalis* Linnaeus, 1758, *Cyclusera cf. ralli* Underwood and Dronen, 1986, *Valipora campilancristrota* Wedl, 1855, *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp., *Spiroxys* sp., *Falcaustra* sp., and *Polymorphus brevis* Van Cleave, 1916. In poeciliids it includes *C. complanatum*, *Diplostomum* (A.) *compatum*, *Diplostomum* sp., *P. minimum*, *Uvulifer* sp., *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp., and *Polymorphus* sp., as well as 9 heterophyid and 5 dilepidid species. It also includes the more geographically restricted allogenic species *R. ondatrae*, *Apharingostrigea* sp., *E. leopoldinae*, and *Gnathostoma* sp. These allogenic helminth species have low host specificity and are widely distributed among freshwater fish in Mexico (Scholz *et al.*, 1995 a,b, 1996; Moravec, 1998; Scholz and Salgado-Maldonado, 2001b; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b; Vidal Martínez *et al.*, 2001). Some are distributed throughout North America, and still others are found world-wide (Yamaguti, 1975; Gibson, 1996; Moravec, 1998; Hoffman, 1999). Metacercaria of the heterophyid *Ascocotyle* spp. are widely distributed in the fish of southeast Mexico and on the Gulf of Mexico slope (Scholz *et al.*, 1997, 2001). Metacestodes of the Dilepididae family are widely distributed in the

freshwater fish of the Mexican plateau (Scholz and Salgado-Maldonado, 2001b; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b).

The second component consists of helminth species that are infrequent in the parasite communities of goodeids and poeciliids and have invaded them from the parasite's primary preferred hosts, *i.e.* other fish species with which they live in sympatry. These include *M. simplex*, which is frequent in characids (mostly *Astyanax*) (see Jiménez Guzmán, 1973; Scholz *et al.*, 1995b; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, 2004a,b, 2005); *Ascocotyle* (*Ascocotyle*) *tenuicollis*, a metacercaria frequently associated with cichlids (Scholz *et al.*, 2001; Vidal-Martínez *et al.*, 2001); *Proteocephalus pusillus* Ward, 1910, which parasitizes salmonids (Schmidt, 1986; Hoffman, 1999); *Capillaria cyprinodonticola*, which parasitizes cyprinodontids and poeciliids (Moravec, 1998), and *Ochetosoma breviaecum* (Caballero y Caballero, 1941) metacercariae, which parasitize amphibians (Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002). This second helminth component in poeciliids includes *Genarchella tropica*, a parasite in characids; *A. ? astorquii*, *P. bychowskyi*, *S. minima*, *R. ondatrae*, which mainly parasitize various cichlid species in southeast Mexico (Salgado-Maldonado *et al.*, 1997; Vidal-Martínez *et al.*, 2001); *R. kidderi*, a parasite of cichlids; and *R. lichtenfelsi*, which parasitizes goodeids.

The third, anthropogenically introduced helminth component includes *Centrocestus formosanus* metacercariae, the monogenean *Gyrodactylus cf. elegans*, the cestode *Bothriocephalus acheilognathi*, and the nematode *Pseudocapillaria tomentosa*. All four are found in goodeids, but only the metacercariae and the cestode were recorded in poeciliids in this study.

Human-introduced helminths are a paradigm. They are the most successful helminth parasites of freshwater fish in Mexico based on the number of host species they infect and their wide distribution. The success of *Bothriocephalus acheilognathi*, for example, is directly favored by aquaculture policies carried out in central Mexico, especially in the highland plateau (see Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003). "Controlled" production and constant "sowing" of Asian carps is common aquaculture practice in the Mexican altiplano. These fish species are re-introduced year after year into natural bodies of water as well as into artificial ones such as reservoirs and "bordos" (artificial, temporary ponds used for storing water during the dry season) (Juárez-Palacios and Palomo-Martínez,

1985; Arredondo-Figueroa and Juárez-Palacios, 1986). This Asian cestode's current wide distribution and presence records clearly reflect this practice. The parasite's life cycle coincides nicely with the carp cultivation cycle. The helminth eggs are initially deposited with the host feces on the pond or reservoir bottom. These ponds are then fertilized to aid and increase the production of the plankton needed to feed the small carp raised there. This is generally done without disinfecting or applying any treatment to eliminate the cestode eggs in the muddy bottoms. This cycle ensures the conjunction in time and space of the parasite eggs, the zooplanktonic copepods that serve as intermediate hosts, and the fish, which is the definitive host. The introduction of infected carp into reservoirs and other large bodies of water in the Mexican altiplano favors the infection of native fish with this cestode. This parasite has a notable lack of host specificity, which complements the already propitious conditions for transmission between cultivated and wild fish populations. *Bothriocephalus acheilognathi* has been recorded in 49 freshwater fish species from 26 genera 7 families and 5 orders in Mexico (Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003).

These practices of repeated introduction and distribution of non-native carp have also favored other parasites such as *P. tomentosa* and *G. cf. elegans* (Moravec *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003).

Dispersion of *C. formosanus* metacercaria in Mexico appears to be related to distribution of its first intermediate host, the snail *Thiara tuberculata*. This species was initially introduced into the Caribbean, the southern United States, and South America to help in controlling other snail species that transmit schistosomiasis (see Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a). *T. tuberculata* disperses actively and can establish populations in new environments with relative ease. It grows quickly and can reach sizable population densities in a short time. These intermediate host characteristics, coupled with the lack of host specificity in *C. formosanus* metacercariae, favor this trematode's transmission rate and it is spread to a wide variety of fish species (Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a).

Introduced helminth species' aggressiveness and pathology in native fish species has been thoroughly documented (Hoffman, 1999; Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a; Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003). However, the effect of these parasite species on

wild fish populations has not yet been reliably tested. Goodeids, and especially poeciliids, play a role in this dispersion because they are excellent distributors of introduced parasite species to other native fish species. Poeciliids are known to play this role in other parts of the world, such as Hawaii (Font, 1997), Australia (Dove, 2000), and in the sinkholes of the Yucatán Peninsula (Scholz *et al.*, 1996).

The fourth component in the helminth communities of Mexican goodeids and poeciliids consists of host-specific species, which have developed with these host families. Nematodes of the family Rhabdochoniidae, in particular, have widely diversified in Mexican freshwater fish (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004b). *Rhabdochona lichthensfeldi* appears to have developed in association with goodeids in the Mexican highland plateau, as indicated by its host records in the present study. Trematodes of the genus *Margotrema* have also been collected only in goodeids from the Mexican highland plateau. Although a second species has recently been described for this genus (Pérez, 2001), the morphological variability of the *M. bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970, type species is still not well studied. The differences between these two species are very tenuous and the arguments in favor of the second quite weak. None the less, the genus and type species validity are undisputed, meaning that in the Mexican altiplano some helminth parasites have speciated along with goodeids and are specific to these hosts.

To date, the two helminth species apparently host-specific to poeciliids are *Rhabdochona xiphophori* Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado 2000, and *Spinitectus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado 2000, both of which have only been collected from poeciliids. It is also possible that the trematodes indicated as *Saccocoeliioides cf. sogandaresi*, which includes a complex of species that have not yet been morphologically differentiated, is closely associated with poeciliids. This is supported by their presence in the records and their abundance data in the different basins (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, 2005).

The relative poorness of the endemic helminths of the Mexican highland plateau is likely due to their young geological age. Salgado-Maldonado *et al.* (2001b) suggest that helminth parasite communities of the Mexican altiplano, especially those in goodeids, are no more than 5 million years old. This, consequently, has con-



ditioned their poorness in terms of host species specificity, which makes them invadable by introduced species. The presence of only three nominal helminth species specific to this fish family is congruent with this proposal, especially if the geological age of the fresh water bodies in the altiplano and the evolutionary differentiation of the Goodeidae are taken into account (Barbour, 1973; Echelle and Echelle, 1984). This relative youth and consequent species poorness make these communities imminently invadable by allogenic, generalist and anthropogenically introduced helminth species.

Based on this, it is probable that the ancestral marine group from which the goodeids originated lost most of its parasites after being isolated in the freshwater bodies of the Mexican altiplano during the Pliocene, 5 million years ago (Barbour, 1973; Echelle and Echelle, 1984). However, some of these parasites persisted, such as the ancestors of the current genus *Margotrema*, which later differentiated in isolation with their hosts. Other parasites such as the *Rhabdochona* nematodes experienced an adaptive radiation process, dispersing themselves among the fish species of central Mexico, with various helminth species developing in different host groups (Caspera-Mandujano *et al.*, 2000a, 2001; Salgado Maldonado *et al.*, 2004b, 2005). In the case of *R. lichtenfelsi*, the current data appear to indicate that this species differentiated in conjunction with the goodeids. During later evolutionary development, the helminth community of the goodeids, initially quite poor, was enriched by the invasion of allogenic generalist species and by the set of species acquired through sympatry with other fish groups. The current helminth community composition of goodeids now exhibits the effect of invasion by anthropogenically introduced helminth species.

The presence of allogenic generalist helminth species with wide geographic distribution, and transported by birds, are a constant in the Mexican freshwater fish studied to date (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). In some hydrologic basins, the Lerma and the Santiago, for example, the allogenic species component is more significant in terms of number of species than in other

basins. This phenomenon is related to the small size of freshwater fish like the goodeids, and their habitat in shallow waters along the migration routes of Nearctic birds (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). Like the allogenic species, the introduced helminth species are excellent colonizers and tend to occupy the "empty niches" (*sensu* Kennedy, 1990) they find in these species-poor helminth communities.

The geographic origins of the poeciliids are different than those of the goodeids, but the current conformation of helminth communities indicates that their development has followed a similar path. In other words, these young communities with few specialists are invadable by allogenic helminth species and species from other fish groups. For viviparous fish, populations can be started with a single founding female, suggesting a limited infection source in recently established, dynamic populations, and partially explaining these helminth communities' species poorness.

The data presented here also indicate that by analyzing the taxonomic composition of helminth communities in a single host family, the same described patterns are reflected in the different studied hydrological basins (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, 2005). These patterns include the numerical predominance of trematode and nematode species, the low representation of monogeneans and cestodes, and only a few species records for the acanthocephalan group. A large allogenic component is also characteristic of helminth communities in Mexican freshwater fish.

The helminth communities in poeciliids shown in the inventory exhibit variable richness (from 2 to 23 species). The host species with the fewest parasites, however, appear to show this trend because of insufficient sampling or geographically restricted distribution (*e.g.*, *P. latipunctata* from the Yucatán Peninsula, *P. reticulata* from the Balsas and *P. butteri* from the Ayuquila). Despite this, the helminth communities recorded in Poeciliidae were notably richer than those observed in the Goodeidae. This may result from the Poeciliidae being neotropical, their wider geographic distribution, and the density and contiguity of their populations.

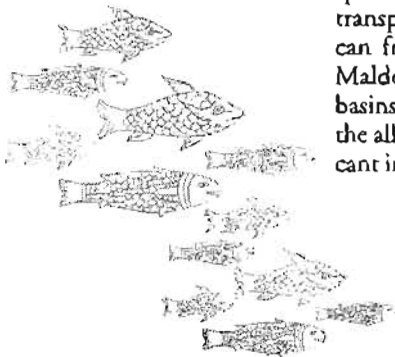


Table 1.

Parasite host list of helminths collected from viviparous fishes of Mexico:

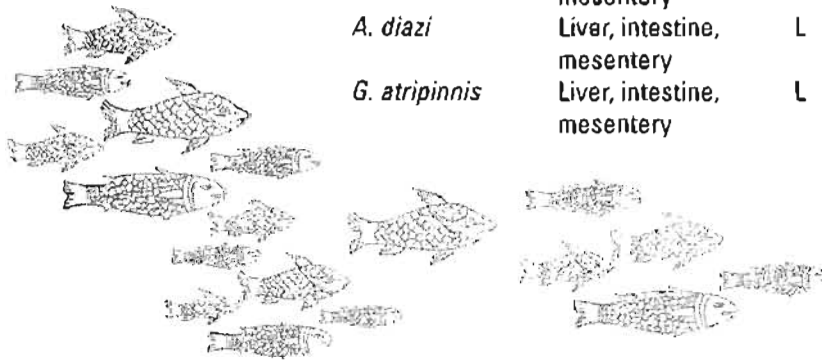
Goodeidae: A = *Allophorus*, G = *Girardinichthys*, G = *Goodea atripinnis*, I = *Ilyodon*, X = *Xenotoca*;

Basin, BR = Río Balsas, L = Río Lerma, PS = Río Pánuco, SM = Río Ayuquila, Sierra de Manantlán.



Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
Adult trematoda				
Family Gorgoderidae				
<i>Dendrorchis</i> sp.	<i>I. furcidens</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
Family Haploporidae				
<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	<i>A. zonistius</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>I. furcidens</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>I. whitei</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
Family Macroderoididae				
<i>Magnivittellinum simplex</i>	<i>I. furcidens</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
<i>Margotrema bravoae</i>	<i>A. robustus</i>	Intestine	L	Pérez, 2001
	<i>A. diazi</i>	Intestine	L	Pérez, 2001
	<i>A. zonistius</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>G. multiradiatus</i>	Intestine	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
<i>Margotrema guillerminae</i>	<i>A. robustus</i>	Intestine	L	Pérez, 2001
Metacercariae				
Family Clinostomidae				
<i>Clinostomum complanatum</i>	<i>A. robustus</i>	Liver, mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Liver, mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. zonistius</i>	Body cavity	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>G. atripinnis</i>	Liver	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>I. furcidens</i>	Body cavity	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>X. variatus</i>	?	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Diplostomidae				
<i>Diplostomum</i> sp.	<i>G. atripinnis</i>	?	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>Posthodiplostomum minimum</i>	<i>A. robustus</i>	Liver, mesentery muscle, eyes	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Liver, muscle, Mesentery	L	Pérez <i>et al.</i> , 2000
	<i>A. zonistius</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery, liver	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>G. atripinnis</i>	Liver, muscle, mesentery, eyes	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		Muscle, liver, eyes, mesentery, body cavity	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>I. furcidens</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>X. variatus</i>	?	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>Tyodelphys</i> sp.	<i>G. multiradiatus</i>	Body cavity, mesentery, eyes	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>G. atripinnis</i>	Body cavity	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b

Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
Family Heterophyidae				
<i>Ascocotyle (Ascocotyle)</i>				
<i>tenuicollis</i>	<i>A. zonistius</i>	Heart	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
<i>Centrocestus formosanus</i>				
	<i>I. furcidens</i>	Gills	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>I. whitei</i>	Gills	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>G. atripinnis</i>	Gills	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Plagiorchiidae				
<i>Ochetosoma brevicæcum</i>				
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>A. diazi</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Pérez <i>et al.</i> , 2000
Monogenea				
Family Gyrodactylidae				
<i>Gyrodactylus cf. elegans</i>				
	<i>G. multiradiatus</i>	Fins	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Adult cestoda				
Family Bothriocephalidae				
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>				
	<i>A. robustus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. multiradiatus</i>	Intestine	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>X. variatus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Proteocephalidae				
<i>Proteocephalus pusillus</i>				
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Metacestodes				
Family Cyclophyllidae				
Cyclophyllidae gen. sp.				
	<i>A. diazi</i>	Gall bladder	L	Pérez <i>et al.</i> , 2000
Family Diphyllbothriidae				
<i>Ligula intestinalis</i>				
	<i>G. atripinnis</i>	Body cavity	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. multiradiatus</i>	Body cavity	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Family Dilepididae				
<i>Cycluster cf. ralli</i>				
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>X. variatus</i>	Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>Valipora campylancristota</i>				
	<i>G. multiradiatus</i>	Gall bladder	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Dilepididae gen. sp.				
	<i>A. zonistius</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>I. furcidens</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
Family Proteocephalidae				
Proteocephalidae gen. sp.				
	<i>A. robustus</i>	Liver, intestine mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Liver, intestine, mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. atripinnis</i>	Liver, intestine, mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b



Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
Adult nematodes				
Family Capillaridae				
<i>Capillaria cyprinodonticola</i>	<i>I. furcidans</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	<i>A. robustus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Rhabdochonidae				
<i>Rhabdochona lichthenfelsi</i>	<i>A. robustus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>I. furcidans</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
Larval nematodes				
Family Anisakidae				
<i>Contracaecum</i> sp.	<i>A. robustus</i>	Mesentery	L	Pérez <i>et al.</i> , 2000
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>G. atripinnis</i>	Mesentery, body cavity	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>X. variatus</i>	Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Dioctophymatidae				
<i>Eustrongylides</i> sp.	<i>A. robustus</i>	Mesentery	L	Pérez <i>et al.</i> , 2000
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Family Kathlaniidae				
<i>Falcaustra</i> sp.	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery, intestine	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
Family Gnathostomatidae				
<i>Gnathostoma</i> sp.	<i>A. robustus</i>	Liver	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>Spiroxys</i> sp.	<i>A. robustus</i>	Mesentery, intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Mesentery, intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery, intestine	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>X. variatus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Acanthocephala larvae				
Family Polymorphidae				
<i>Polymorphus brevis</i>	<i>A. robustus</i>	Mesentery, muscle	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>A. diazi</i>	Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>G. multiradiatus</i>	Mesentery	L	Sánchez-Nava <i>et al.</i> , 2004
	<i>G. atripinnis</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>X. variatus</i>	Intestine	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b



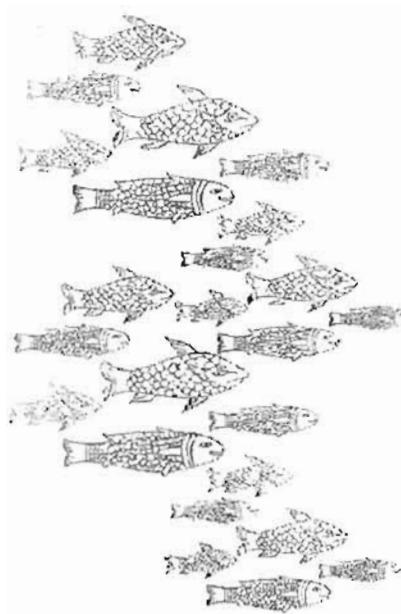
Table 2.

Parasite host list of helminths collected from viviparous fishes of Mexico: Poeciliidae

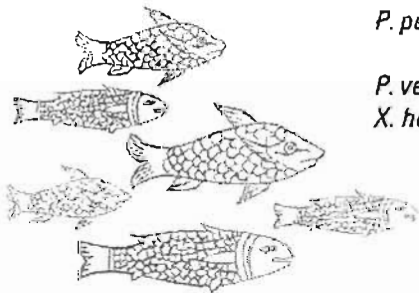
Basin: BR = Río Balsas, CY = Yucatán Peninsula, GU = Grijalva-Usumacinta basin, L = Río Lerma, PP = Río Papaloapan, PS = Río Pánuco, SM = Río Ayuquila, Sierra de Manantlán, S = Río Santiago, MO = Sierra Madre Oriental.

Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
Adult trematoda				
Family Derogenidae				
<i>Genarchella tropica</i>	<i>G. yucatanana</i>	Intestine	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995a
	<i>P. petenensis</i>	Intestine	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
Family Haploporidae				
<i>Saccocoelioides cf. sogandaresi</i>	<i>P. latipunctata</i>	Intestine	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995a
	<i>P. mexicana</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
		Intestine	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
		Intestine	PP	Present work
		Intestine	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. petenensis</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. sphenops</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. gracilis</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. velifera</i>		CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>Poecilia</i> sp.	Intestine	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995a
	<i>X. helleri</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	Intestine	PP	Present work	
<i>Xiphophorus</i> sp.	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
Metacercariae				
Family Acanthostomidae				
<i>Atrophecaecum ? astorquii</i>	<i>G. yucatanana</i>	Fins	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>P. latipunctata</i>	Fins	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>P. petenensis</i>	Fins	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>P. velifera</i>		CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
<i>Perezitrema bychowskyi</i>	<i>G. yucatanana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
<i>Stunkardiella minima</i>	<i>G. yucatanana</i>	Fins	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
Family Cathaemasiidae				
<i>Ribeiroia ondatrae</i>	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
Family Clinostomidae				
<i>Clinostomum complanatum</i>	<i>H. bimaculata</i>	Mesentery	PR	Present work
		Muscle	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. mexicana</i>	Muscle	L	Present work
		Body cavity	PP	Present work
		eyes		
	<i>P. gracilis</i>	Mesentery	PR	Present work
	<i>P. infans</i>	Liver	L	Present work
<i>X. helleri</i>	Gills	PP	Present work	

Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference	
Family Diplostomidae					
<i>Diplostomum (Austrodiplostomum)</i>					
<i>compactum</i>	<i>P. mexicana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
<i>Diplostomum</i> sp.	<i>P. mexicana</i>	Eyes	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
	<i>P. sphenops</i>	Eyes, brain, body cavity	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a	
			L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b	
	<i>P. reticulata</i>	Eyes, brain, body cavity	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a	
	<i>P. gracilis</i>	Eyes	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
<i>Posthodiplostomum</i> <i>minimum</i>	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>G. yucatanana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>G. vittata</i>	Mesentery, fat liver, muscle	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
	<i>H. bimaculata</i>	Muscle, eyes liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a	
	<i>P. butleri</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
	<i>P. mexicana</i>		Liver, mesentery, fat body cavity muscle, kidney, eyes, intestine Mesentery	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
				L	Present work
				GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>P. sphenops</i>		Mesentery, body cavity	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
			Mesentery	L	Present work
	<i>P. gracilis</i>		Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
			Fat	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. infans</i>		Muscle, liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
			Liver, mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>X. helleri</i>		Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
<i>Xiphophorus</i> sp.		Muscle, eyes fat	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
<i>Uvulifer</i> sp.	<i>G. yucatanana</i>		CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
	<i>P. butleri</i>	Skin	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
	<i>P. mexicana</i>	Skin	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
	<i>P. sphenops</i>	Skin, fins	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a	
	<i>P. petenensis</i>	Muscle	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
	<i>P. velifera</i>		CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
	<i>P. baenschi</i>	Skin	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
	<i>P. gracilis</i>		Skin, fins	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
			Fins	PP	Present work
	<i>X. helleri</i>	Skin	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
<i>Xiphophorus</i> sp.	Skin	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b		




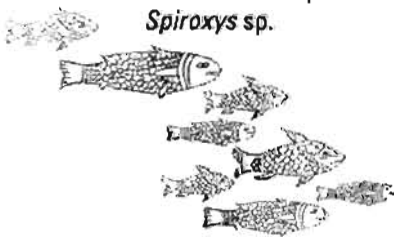
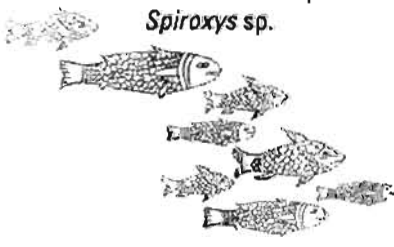
Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference	
Family Echinostomatidae					
<i>Echinochasmus leopoldinae</i>	<i>G. yucatanae</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>P. mexicana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
Family Heterophyidae					
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Ascocotyle) tenuicollis</i>	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>G. yucatanae</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>G. vittata</i>	Mesentery	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
	<i>H. bimaculata</i>	Heart	PP	Present work	
	<i>P. butleri</i>	Heart, gills	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
	<i>P. latipunctata</i>	Heart, mesentery	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
	<i>P. mexicana</i>		Heart	PP	Present work
			Heart, mesentery	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
	<i>P. petenensis</i>			GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
				PP	Present work
	<i>P. velifera</i>			CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
<i>X. helleri</i>	Fat		PP	Present work	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Leighia) chandleri</i>	<i>G. yucatanae</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Leighia) megacephala</i>	<i>P. velifera</i>	Intestinal wall	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
			GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Phagicola) diminuta</i>	<i>P. petenensis</i>	Gills	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
			CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Phagicola) macrostoma</i>	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Phagicola) mollieniscicola</i>	<i>P. mexicana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
		<i>P. petenensis</i>	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
<i>Ascocotyle</i>					
<i>(Phagicola) nana</i>	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
	<i>G. yucatanae</i>	Mesentery	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b	
	<i>H. bimaculata</i>	Intestinal wall	PP	Present work	
	<i>P. petenensis</i>		Mesentery	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
				GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. velifera</i>			CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995b
<i>X. helleri</i>		Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
		Intestinal wall	PP	Present work	



Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
<i>Centrocestus formosanus</i>	<i>G. yucatanana</i>	Gills	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>Heterandria</i> sp.	Gills	PP	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a
	<i>P. gracilis</i>	Gills	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		Gills	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. mexicana</i>	Gills	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
			GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
		Gills	L	Present work
		Gills	PP	Present work
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. reticulata</i>	Gills	PP	Present work
	<i>P. sphenops</i>	Gills	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		Gills	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
		Gills	PP	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a
	<i>P. baenschii</i>	Gills	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>P. butleri</i>	Gills	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>P. infans</i>	Gills	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>Poeciliopsis</i> sp.	Gills	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
<i>X. helleri</i>	Gills	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	
	Gills	PP	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001a	
<i>Xiphophorus</i> sp.	Gills	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
Family Proterodiplostomidae				
Proterodiplostomidae gen. sp.				
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
Family Strigeidae				
<i>Apharingostrigea</i> sp.	<i>P. mexicana</i>	Body cavity	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. gracilis</i>	Body cavity	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Monogenea				
Family Dactylogyridae				
<i>Salsuginus neotropicalis</i>	<i>B. belizanus</i>	Gills	CY	Mendoza-Franco and Vidal Martínez, 2001
<i>Salsuginus seculus</i>	<i>G. yucatanana</i>	Gills	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
<i>Urocleidoides reticulatus</i>	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. mexicana</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
<i>Urocleidoides</i> sp.	<i>G. yucatanana</i>	Gills	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995a
	<i>P. mexicana</i>	Gills	PR	Present work
Dactylogyridae gen. sp.	<i>Xiphophorus</i> sp.	Gills	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
Family Gyrodactylidae				
<i>Gyrodactylus</i> sp.	<i>G. yucatanana</i>	Gills	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1995a
	<i>P. mexicana</i>	Fins	PR, L	Present work
		Fins	PP	Present work
	<i>P. sphenops</i>	Gills	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>P. gracilis</i>	Gills	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		Fins	PP	Present work
	<i>P. infans</i>	Gills	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a

Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference
Adult Cestoda				
Family Bothriocephalidae				
<i>Bothriocephalus</i>				
<i>acheilognathi</i>	<i>G. vittata</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>G. yucatanana</i>	Intestine	CY	Scholz <i>et al.</i> , 1996
		Intestine	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>H. bimaculata</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		Intestine	L	Present work
	<i>P. butleri</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>P. mexicana</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. reticulata</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. sphenops</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. baenschi</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
	<i>P. gracilis</i>	Intestine	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>Poecilla</i> sp.	Intestine	MO	Aguilar-Aguilar <i>et al.</i> , 2004
Metacestoda				
Family Dilepididae				
<i>Dendrouterina papillifera</i>	<i>P. velifera</i>		CY	Scholz <i>et al.</i> , 1996
<i>Glossocercus auritus</i>	<i>P. catemaconis</i>	Mesentery	PP	Scholz and Salgado-Maldonado, 2001
	<i>P. mexicana</i>	Fat	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
		Mesentery	PP	Present work
	<i>P. sphenops</i>	Body cavity, mesentery, liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. gracilis</i>	Body cavity, mesentery, liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
<i>Glossocercus caribaensis</i>	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
<i>Parvitaenia cochlearii</i>	<i>P. gracilis</i>	Liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
<i>Valipora minuta</i>	<i>P. sphenops</i>	Liver, gall bladder	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
	<i>P. gracilis</i>	Liver, gall bladder	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
Family Proteocephalidae				
Proteocephalidae gen. sp.	<i>P. infans</i>	Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
Adult nematoda				
Family Capillaridae				
<i>Capillaria cyprinodonticola</i>	<i>P. mexicana</i>	Intestine, liver	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
	<i>P. sphenops</i>	Liver	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
Family Cystidicolidae				
<i>Spinitectus mexicanus</i>	<i>H. bimaculata</i>	Intestine	PP	Caspeta-Mandujano <i>et al.</i> , 2000b
	<i>P. mexicana</i>	Intestine	PP	Present work
Family Daniconematidae				
<i>Mexiconema cichlasomae</i>	<i>X. helleri</i>	Abdominal cavity	PP	Moravec, 1998
Family Rhabdochoniidae				
<i>Rhabdochona kidderi</i>	<i>G. yucatanana</i>	Intestine	CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995a
	<i>P. mexicana</i>	Intestine	PR, L	Present work
	<i>P. infans</i>	Intestine	PR, L	Present work



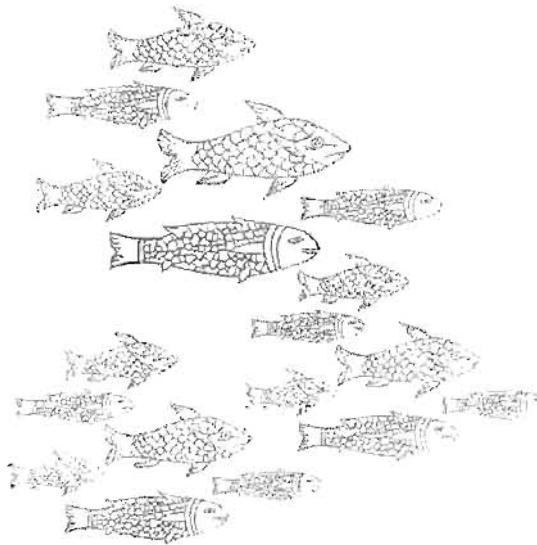
Parasite	Host	Site of infection	Basin	Reference	
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	<i>P. mexicana</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
<i>Rhabdochona xiphophori</i>	<i>Xiphophorus</i> sp.	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
Nematoda larvae					
Family Anisakidae					
	<i>Contracaecum</i> sp.	<i>G. yucatan</i>	GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
		<i>H. bimaculata</i>	Mesentery	PP	Present work
		<i>P. mexicana</i>	Mesentery, liver body cavity, Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
			Intestine	L	Present work
		<i>P. petenensis</i>	Mesentery	CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995b
		<i>P. sphenops</i>	Liver, mesentery Muscle	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		<i>P. velifera</i>	Mesentery	CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995b
		<i>P. baenschii</i>	Body cavity	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
		<i>P. gracilis</i>	Fat	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
		<i>P. infans</i>	Mesentery	L	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001b
	<i>X. montezumae</i>	Mesentery, liver	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b	
Family Dioctophymatidae					
	<i>Eustrongylides</i> sp.	<i>H. bimaculata</i>	Mesentery	PR, L	Present work
		<i>P. butleri</i>	Body cavity, Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
		<i>P. mexicana</i>	Body cavity Mesentery	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
				L	Present work
		<i>P. sphenops</i>	Muscle	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		<i>P. gracilis</i>	Muscle	BR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2001a
		<i>X. helleri</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
Family Gnathostomidae					
	<i>Gnathostoma</i> sp.	<i>B. belizanus</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005
	<i>Spiroxys</i> sp.	<i>G. yucatan</i>	Body cavity, mesentery	CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995b
		<i>P. butleri</i>	Mesentery	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a
		<i>P. mexicana</i>	Body cavity, fat Mesentery	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
				PP	Present work
		<i>P. petenensis</i>	Mesentery	CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995b
		<i>P. gracilis</i>	Intestine	PR	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004b
		<i>X. helleri</i>	Mesentery	PP	Present work
Family Kathlanidae					
<i>Falcaustra</i> sp.	<i>P. velifera</i>		CY	Moravec <i>et al.</i> , 1995b	
Adult acanthocephala					
Family Neoechinorhynchidae					
<i>Octospiniferoides chandleri</i>	<i>H. bimaculata</i>	Intestine	PP	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 1992	
	<i>P. petenensis</i>		GU	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2005	
Acanthocephala (Cystacanth)					
Family Polymorphidae					
<i>Polymorphus</i> sp.	<i>X. helleri</i>	Intestine	SM	Salgado-Maldonado <i>et al.</i> , 2004a	

- Hoffman GH. 1999. Parasites of North America Freshwater Fishes. Comstock Publishing Associates, Ithaca, USA. p 539.
- Jiménez-Guzmán F. 1973. Tremátodos digéneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México I. Cuadernos del Instituto de Investigaciones Científicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México 17:1-13.
- Jiménez-Ruiz FA, García-Prieto L, Pérez G. 2002. Helminth community structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis equis* and *Thamnophis melanogaster* from the Mesa Central of Mexico. *J Parasitology* 88:454-460.
- Juárez-Palacios JR, Palomo-Martínez GG. 1985. Acuicultura. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, Compañía Editorial Continental, México DF. p 95.
- Martínez-Aquino A, Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R, Cabañas-Carranza G, Ortega-Olivares MP. 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encostus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from lake Chapala, Jalisco, México. *J Parasitology* 90:889-890.
- Mendoza-Franco EF, Vidal Martínez VM. 2001. *Saluginus neotropicalis* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the pike killifish *Belonesox belizanus* (Atheriniformes: Poeciliidae) from southeastern Mexico. *Systematic Parasitology* 48:41-45.
- Moravec F. 1998. Nematodes of Freshwater Fishes of the Neotropical Region. Academy of Sciences Czech Republic, Prague, Czech Republic. p 464.
- Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Scholz T, Vargas-Vázquez J, Mendoza-Franco E, González-Solís D. 1995a. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 1. Adults. *Folia Parasitologica* 42:115-129.
- Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Scholz T, Vargas-Vázquez J, Mendoza-Franco E, Schmitter-Soto JJ, González-Solís D. 1995b. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 2. Larvae. *Folia Parasitologica* 42:199-210.
- Pérez G. 2001. *Margotrema guillerminae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) from two species of freshwater fishes in Lake Zacapu, Michoacan state, Mexico, and new records of *Margotrema bravoae* Lamothe, 1970. *J Parasitology* 87:1112-1114.
- Pérez G, García-Prieto L, León-Régagnon V, Choudhury A. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Patzcuaro, Michoacán, México. *J Fish Biology* 57:303-325.
- Salgado-Maldonado G. 1979. Procedimientos y técnicas empleados en los estudios helmintológicos. Secretaría de Pesca, Dirección General de Acuicultura, México DF. p 59.
- Salgado-Maldonado G, Jiménez-García MI, and León-Régagnon V. 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 Suppl. 1:239-240.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Brailovsky D, Báez-Valé R. 2001a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas River drainage basin of southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68:196-203.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Caspeta-Mandujano JM, Moreno-Navarrete RG, Sánchez-Nava P, Aguilar-Aguilar R. 2001b. A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago River basin, Mexico. *Comparative Parasitology* 68:204-218.
- Salgado-Maldonado G, Mercado-Silva N, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Aguilar R, Itigüez-Dávalos LI. 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, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López R, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, Mercado-Silva N. 2004b. Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco River basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology*, 71:190-202.
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5:261-268.
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, García-Magaña L, López-Jiménez S, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo ML. 2005. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. In: Bueno-Soria J, Santiago-Fragoso S, Álvarez F, editors. Biodiversidad del estado de Tabasco, México. 18, Universidad Nacional Autónoma de México, México, in press.
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, Vidal-Martínez VM, Kennedy CR. 1997. A checklist of metazoan parasites of cichlid fish from Mexico. *J Helminthological Soc Washington* 64:195-207.
- Sánchez-Nava P, Salgado-Maldonado G, Soto-Galera E, Jaimes-Cruz B. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the upper Lerma River subbasin, Mexico. *Parasitology Research* 93:396-402.
- Scholz T, Aguirre-Macedo ML, Salgado-Maldonado G. 2001. Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. *J Nat Hist* 35:1733-1772.
- Scholz T, Salgado-Maldonado G. 2001a. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishi-



Acknowledgment

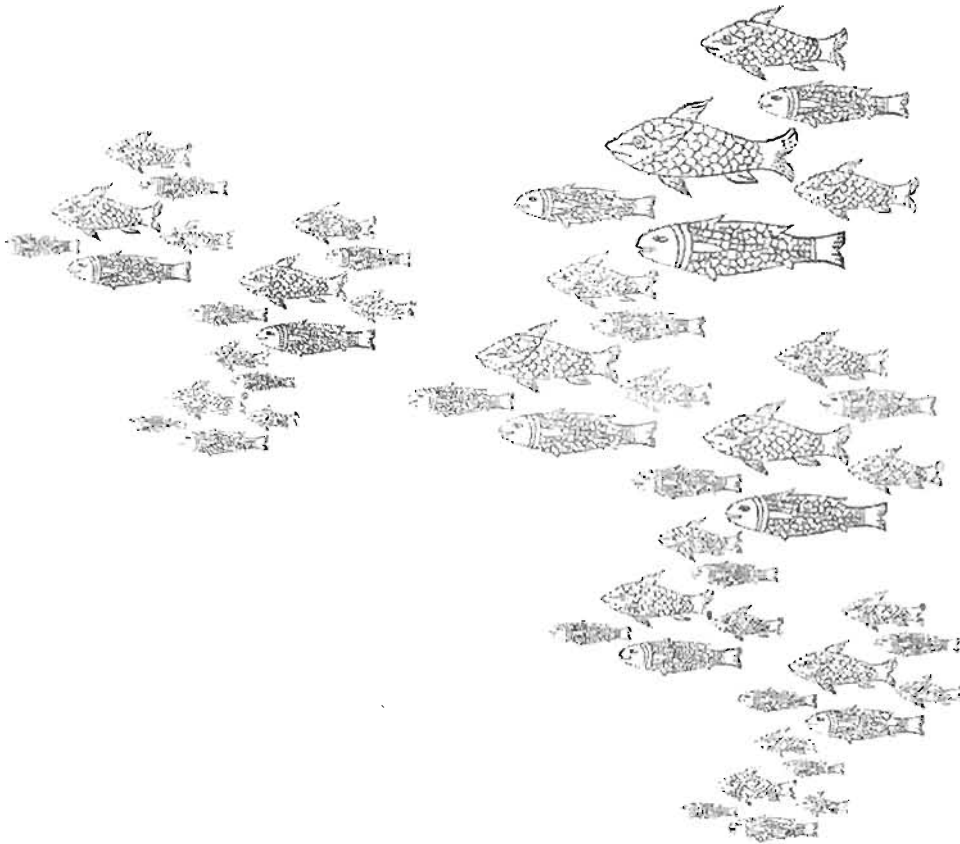
We acknowledge the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for funding this research through grant 31599-B: "Evaluación de la transferencia de parásitos exóticos entre peces nativos e introducidos".



References

- Aguilar-Aguilar R, Salgado-Maldonado G, Moreno-Navarrete RG, Cabañas-Carranza G. 2004. Helminths parasites of fishes dulceacuícolas. In: Luna-Vega I, Morrone-Lupi JJ, Espinosa-Organista D, editors. Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. p 261-270.
- Arredondo-Figueroa JL, Juárez-Palacios JR. 1986. Ciprinicultura. Manual para el cultivo de carpas. Secretaría de Pesca, Dirección General de Acuicultura. Pachuca, Hidalgo, México. p 121.
- Barbour CD. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican plateau. *Copeia* 1973:533-556.
- Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Aguilar R, Salgado-Maldonado G. 2002. *Rhabdochona guerreroensis* n. sp. (Nematoda: Rhabdochoniidae) from the intestine of the gobiid *Sicydium multipunctatum* from freshwaters in Mexico. *J Parasitology* 88:746-749.
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Salgado-Maldonado G. 2000a. *Rhabdochona mexicana* sp. n. (Nematoda: Rhabdochoniidae) from the intestine of characid fishes in Mexico. *Folia Parasitologica* 47: 211-215.
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Salgado-Maldonado G. 2000b. *Spinitecerus mexicanus* sp. n. (Nematoda: Cystidicolidae) from the intestine of the freshwater fish *Heterandria bimaculata* in Mexico. *J Parasitology* 86:83-88.
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Salgado-Maldonado G. 2001. Two new species of rhabdochoniids (Nematoda: Rhabdochoniidae) from freshwater fishes in Mexico, with description of a new genus. *J Parasitology* 87:139-143.
- Dove ADM. 2000. Richness patterns in the parasite communities of exotic poeciliid fishes. *Parasitology* 120: 609-623.
- Echelle AA, Echelle AE. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes on the Mesa Central of Mexico. In: Echelle AA, Kornfield I, editors. Evolution of Fish Species Flocks. University of Maine at Orono Press, Orono, Maine, USA. p 93-110.
- Espinosa-Pérez H, Gaspar-Dillanés MT, Fuentes-Mata P. 1993. Listados faunísticos de México III, Los peces dulceacuícolas mexicanos. IB, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 99.
- Font WF. 1997. Improbable colonists: helminth parasites of freshwater fishes on an Oceanic Island. *Micronesia* 30:105-115.
- Gibson DI. 1996. Trematoda. In: Margolis L and Kabata Z, editors. Guide to the parasites of fishes of Canada. Part IV. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences, p 124-373.

- gori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *Am Midland Nat* 143:185-200.
- Scholz T, Salgado-Maldonado G. 2001b. Metacercariae of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) parasitising fishes in Mexico. *Systematic Parasitology* 49:23-40.
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Aguirre-Macedo L, Vidal-Martínez VM. 1997. Species of *Aucoxyle* Looss, 1899 (Digenea: Heterophyidae) of the Yucatan Peninsula, Mexico, and notes on their life-cycles. *Systematic Parasitology* 36:161-181.
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E. 1995a. Cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico as a habitat of adult trematodes of fish. *Folia Parasitologica* 42:37-47.
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E. 1995b. Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 42: 173-192.
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E. 1996. Cestoda and acanthocephala of fishes from cenotes (= sinkholes) of Yucatan, Mexico. *Folia Parasitologica* 43:141-152.
- Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solis D, Mendoza-Franco EP. 2001. Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico. Academia of Sciences, Czech Republic. p 165.
- Yamaguti S. 1975. Synopsis of Digeneric Trematodes of Vertebrates. Keigaku Publishing Co. Japan. p 1074.



Guillermo Salgado-Maldonado · Rogelio Aguilar-Aguilar
Guillermina Cabañas-Carranza · Eduardo Soto-Galera
Carlos Mendoza-Palmero

Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico

Received: 8 October 2004 / Accepted: 26 January 2005 / Published online: 6 April 2005
© Springer-Verlag 2005

Abstract A checklist based on previously published records and original data is presented for the helminth parasites reported in 35 fish species from nine families from the Río Papaloapan basin, east Mexico. The checklist contains 85 taxa from 39 helminth families. Trematodes and nematodes were the most abundant taxonomic groups. The helminth fauna in the fish of the Papaloapan River basin predominantly consists of Neotropical species that are largely autogenic. The introduced species *Centrocestus formosanus* was the most widely distributed helminth, infecting 16 host species. Ten of the recorded helminth species have only been found in fish from the Papaloapan. This inventory contributes 157 new host records, and reports the presence of 30 helminth species in the Papaloapan for the first time. This inventory shows the richness of helminth parasite species in the fish of the Papaloapan River basin in comparison with the other hydrological basins in Mexico. It also demonstrates that this fauna is typically Neotropical and quite similar to that from the neighboring basins of the Grijalva–Usumacinta system and the Yucatan Peninsula. The data also suggest highly effective transmission between environments within the same basin and that the regional parasite fauna is strongly influenced by fish community composition.

Introduction

Recent research on the helminth parasites of freshwater fish in Mexico's hydrological basins has increased knowledge of the helminth fauna in these areas. To date, helminth parasite inventories have been published for the freshwater bodies of the Yucatán Peninsula (Moravec et al. 1995a, b; Scholz et al. 1995a, b, 1996b; Salgado-Maldonado et al. 1997; Mendoza-Franco et al. 1999; Kritsky et al. 2000), the Balsas (Salgado-Maldonado et al. 2001a), Lerma and Santiago (Salgado-Maldonado et al. 2001b) and Pánuco river basins (Salgado-Maldonado et al. 2004a), the Ayuquila River in the Sierra de Manantlán, Jalisco (Salgado-Maldonado et al. 2004b), water bodies in the Sierra Madre Oriental (Aguilar-Aguilar et al. 2004), and the lowlands in the state of Tabasco drained by the Grijalva–Usumacinta system (Salgado-Maldonado et al. 2005). Helminth inventories have also been published for some fish families, particularly for the cichlids (Salgado-Maldonado et al. 1997; Vidal-Martínez et al. 2001a), poeciliids and goodeids (Pineda-López et al. 2005). Information on the nematodes of freshwater fish in the Neotropics has been addressed by Moravec (1998). Two zoogeographic treatments aid in systematizing the knowledge generated on the distribution, richness and endemic areas of helminths in freshwater fish in Mexico (Vidal-Martínez and Kennedy 2000; Aguilar-Aguilar et al. 2003b). Notwithstanding, the helminth fauna data for fish from the Papaloapan River, one of the largest and most important watercourses in Mexico, are still scattered, mostly in taxonomic publications.

The Papaloapan River basin is the second largest hydrological basin in Mexico and is considered the northern limit of the Neotropical Region. It includes a 46,517 km² area in the states of Veracruz, Oaxaca and Puebla (17°N–19°N; 95°W–97°40'W) (Revel-Mouroz 1980). The rivers feeding the Papaloapan generally flow to the east. These tributaries include the Río Cajones,

G. Salgado-Maldonado (✉) · R. Aguilar-Aguilar
G. Cabañas-Carranza · C. Mendoza-Palmero
Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-153, 04510 México, Mexico
E-mail: gsalgado@mail.ibiologia.unam.mx

E. Soto-Galera
Laboratorio de Ictiología y Limnología,
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas,
Instituto Politécnico Nacional, Carpio y Plan de Ayala,
Santo Tomás, 11340 México, Mexico

Río de la Lana, Río Grande-Santo Domingo, Río San Juan, Río Tesechoacán, Río Tonto, Río Valle Nacional and Río Jaltepec. The Papaloapan flows into the Gulf of Mexico at the Laguna de Alvarado in the state of Veracruz. The Papaloapan basin can be divided into two sections: the Upper Papaloapan, which includes waters above 1,000 m asl, and the Lower Papaloapan. Los Tuxtlas area in Veracruz, forms part of the Lower Papaloapan, even though it does have areas higher than 1,000 m asl.

A total of 44 fish species are known in the lotic and lentic waters of the Papaloapan River basin of which ten are endemic to it (Sevilla 1977; Miller 1986; Miller and Smith 1986; Espinosa-Pérez et al. 1998). It is an ichthyologic fauna characteristic of lowland tropical Mexico, and towards the east, it mixes with the ichthyologic fauna of the Usumacinta River.

Studies of the parasites of the fish in the Papaloapan basin began in 1954 and are largely taxonomic treatments concentrating mostly on fish in the Los Tuxtlas area and particularly Catemaco Lake, Veracruz (Caballero and Winter 1954; Lamothe-Argumedo 1974, 1977; Lamothe-Argumedo and Ponciano-Rodríguez 1986; Caballero-Deloya 1977; Salgado-Maldonado 1978; Salgado-Maldonado et al. 1992, 1998; García-Prieto 1990; García-Prieto et al. 1996; Pérez et al. 1992; Jiménez-García 1993; Moravec 1998; Moravec et al. 1998, 2000, 2002a, b; Caspeta-Mandujano et al. 1999, 2000a, b; Scholz and Salgado-Maldonado 2000, 2001; Scholz et al. 2001b; Páez-Rodríguez et al. 2002; Aguilar-Aguilar et al. 2003a; Mendoza-Franco et al. 2003b). More recent studies addressing the role of freshwater fishes as transmitters of the human gnathostomiasis have been done in the Temascal Reservoir, Oaxaca (Almeyda-Artigas 1991; Almeyda-Artigas et al. 1995; Lamothe-Argumedo 1977; Lamothe-Argumedo et al. 1989). No other water bodies in this basin have been studied. In response, the present study brings together previously published information and provides new data derived from our own research to update the knowledge of the helminth parasites of the fish of the Papaloapan River basin.

Materials and methods

A review of the literature dealing with freshwater fish helminth parasites in the Papaloapan River basin was made. In addition, a total of 1,088 fish was collected from 25 sites (Table 1, Fig. 1) in the Papaloapan River basin between March 1999 and July 2002. The following fish species were examined (family and sample size, *n*, follow each taxon parenthetically, taxa marked * are endemic to the Río Papaloapan basin as stated by Miller 1986; Miller and Smith 1986; Espinosa-Pérez et al. 1993): *Agonostomus monticola* (Mugilidae, 17); *Astyanax aeneus* (Characidae, 125); **Bramocharax caballeri* (Characidae, 10); **Atherinella ammophila* (Atherinidae, 9); **Cichlasoma ellioti* (Cichlidae, 2); **C. fenestratum* (Cichlidae, 67); *C. octofasciatum* (Cichlidae, 4), *C. rob-*

ertsoni (Cichlidae, 3); *C. urophthalmus* (Cichlidae, 10); *Cichlasoma* sp. (Cichlidae, 27); *Oreochromis* sp. (Cichlidae, 3); *Petenia splendida* (Cichlidae, 1); *Eleotris* sp. (Eleotridae, 6); *Dormitator maculatus* (Eleotridae, 47); *Gobiomorus dormitor* (Eleotrididae, 50); *Dorosoma anale* (Clupeidae, 2), *D. petenense* (Clupeidae, 16); *Heterandria bimaculata* (Poeciliidae, 70); **Poecilia catemacensis* (Poeciliidae, 25); *P. mexicana* (Poeciliidae, 319); *P. reticulata* (Poeciliidae, 34); **Poeciliopsis catemaco* (Poeciliidae, 24); *Poeciliopsis gracilis* (Poeciliidae, 35); *Poeciliopsis* sp. (Poeciliidae, 13); *Xiphophorus helleri* (Poeciliidae, 68); *Ophisternon aenigmaticum* (Synbranchidae, 42); *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae, 48); *Sycidium gymnogaster* (Gobiidae, 11). Fish sample size per site are given in Table 2. We sampled localities in the Upper Papaloapan; including irrigation channels, streams and secondary rivers, and localities in the main Río Grande and Río Valle Nacional. Sampling localities of the Lower Papaloapan include streams and large rivers' tributaries to the main Papaloapan course. The principal trend of the Río Papaloapan was sampled near the Tlacotalpan village. Several streams and lakes at Los Tuxtlas region were also sampled (Table 1, Fig. 1).

Fish at each site were captured using a DC Backpack Electrofishing device, using gill nets, or by angling. Captured fish were taken alive to the laboratory and were examined within 24 h using standard procedures. A complete examination for helminth parasites was done of each specimen. External surfaces including scales, skin, and fins were examined for ectoparasites using a stereomicroscope. Gills arches were examined individually. Examination for monogeneans was done immediately after the fish were taken out of water. The buccal cavity, opercula, and eyes were examined separately. The external surfaces of the internal organs (heart, liver, spleen, gall bladder, digestive tract, gonads, swim bladder and kidney, as well as the entire body cavity and mesentery) were inspected for free or encapsulated parasites, and then separated and examined individually. The intestine was opened longitudinally. The liver, spleen, kidney, and heart were compressed between glass plates and were examined for parasites. The body musculature was removed from the vertebral column, the skin removed from the fillets, and the fillets compressed between glass plates and inspected for helminths using a stereomicroscope. All collected helminths were sorted by taxon, cleaned and counted by organ. Trematodes (adult and metacercariae), monogeneans, cestodes (adults and metacystodes), and nematodes were fixed in hot 4% formalin. Acanthocephalans were placed in distilled water, refrigerated overnight (6–12 h) to evert the proboscis, and then fixed in hot 4% formalin. Trematodes, monogeneans, cestodes, and acanthocephalans were stained with Mayer's paracarmine or Ehrlich's haematoxylin, dehydrated using a graded alcohol series, cleared in methyl salicylate, and mounted whole. To study sclerotized parts, several specimens of each species of monogenean were fixed following Malmberg's semipermanent mount method (see Ergens 1969; Vidal-Martínez

Table 1 Codes and features of the localities sampled or reported in the literature from which hosts were collected (codes identify fish collections sites in Fig. 1)

Code (Fig. 1)	Locality name (habitat type)	State (coordinates)
	Upper Papaloapan	
(1)	Ajalpan (irrigation channel)	Puebla (18°24'22"N, 97°16'21"W)
(2)	Calipán (irrigation channel)	Puebla (18°17'31"N, 97°09'45"W)
(3)	Santa María Tecomavaca (stream)	Oaxaca (17°56'47"N, 97°01'42"W)
(4)	Santiago Dominguillo (stream)	Oaxaca (17°41'16"N, 96°56'02"W)
(5)	Río Grande at Guelatao	Oaxaca (17°18'26"N, 96°30'38"W)
(6)	Río Grande at San José del Chilar	Oaxaca (17°46'06"N, 96°57'16"W)
(7)	Puente Valle Nacional	Oaxaca (17°46'15"N, 96°18'33"W)
(8)	San Juan Valle Nacional	Oaxaca (17°46'15"N, 96°18'33"W)
	Lower Papaloapan	
	Arroyo San Juan Evangelista (stream)	Oaxaca (not positioned)
	Arroyo Agrio (stream)	Oaxaca (not positioned)
(9)	Arroyo San Juan Bautista (stream)	Oaxaca (17°43'13"N, 96°18'46"W)
(10)	Presa Temascal (reservoir)	Oaxaca (21°18'N, 96°04'W)
(11)	Mouth of the Río Papaloapan at lagoon Alvarado	Veracruz (18°45'N, 95°49'W)
(12)	Tlacotalpan village	Veracruz (18°36'N, 95°39'W)
(13)	Río Tesechoacán	Veracruz (18°36'N, 95°39'W)
(14)	Río San Juan	Veracruz (18°36'N, 95°39'W)
(15)	El Saltillo – Taller (stream)	Oaxaca (18°33'55"N, 95°25'44"W)
(16)	Cascada El Saltillo (water fall)	Oaxaca (18°31'N, 95°25'W)
	Río Frio	Veracruz (not positioned)
	Los Tuxtlas region	
(17)	Arroyo Balzapote	Veracruz (18°40'N, 95°10'W)
(18)	Río La Palma	Veracruz (18°33'21"N, 95°02'59"W)
(19)	Río Máquinas	Veracruz (18°36'41"N, 95°06'27"W)
(20)	Arroyo La Basura	Veracruz (18°31'27"N, 95°02'54"W)
(21)	Lake La Escondida	Veracruz (18°38'09"N, 95°07'28"W)
(22)	Río San Joaquín (river)	Veracruz (18°26'27"N, 95°09'44"W)
(23)	Lake Catemaco	Veracruz (18°25'N, 95°07'W)

et al. 2001a). Nematodes were cleared with glycerin for light microscopy and were stored in 70% ethanol. Voucher specimens of all taxa have been deposited in the National Helminth Collection (Colección Nacional de Helmintos CNHE), Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico City. Infection parameters that have been utilized are those proposed by Bush et al. (1997), that is, prevalence (% infected) and mean intensity of infection (number of parasites per infected fish).

Results

A total of 85 taxa from 39 helminth families in 35 fish species from nine families was recorded. Table 2 presents the helminths, their hosts and collection locations as well as prevalence and mean intensity data for each helminth species. This inventory contributes 157 new host records and reports the presence of 30 helminth species in the Papaloapan for the first time.

In terms of the number of taxa recovered from the examined fish, trematodes were the most abundant group with 24 metacercariae and 9 adult species. The species *Stunkardiella minima* and *Oligogonotylus manteri* were recorded as both metacercariae and as adults (Table 2). Nematodes were also numerous and included 17 adults and 8 larvae. Monogenean fauna was well represented with data for 13 taxa. Cestodes and

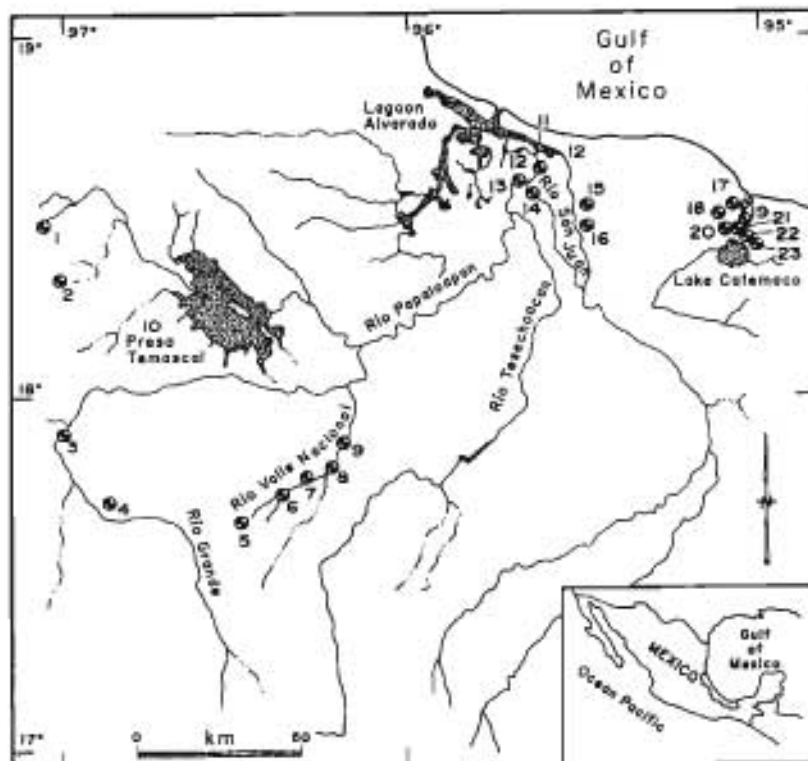
acanthocephalans had eight nominal taxa each, making them the least numerous of the recorded helminths.

Of the 85 recorded species, 58 (68%) are Neotropical, only three could be distinguished as Nearctic, four have broad geographic distribution and one is an introduced species. There was insufficient information to place the remaining taxa into one of these categories. A total of 28 (33%) of the 85 species are allogenic, which implies that they mature in birds and are dispersed by these definitive hosts; 57 (67%) are autogenic, which implies that they mature in fish and its entire life cycle is completed within an aquatic ecosystem (Esch et al. 1988) (Table 2).

The introduced species *Centrocestus formosanus* was the most widely distributed helminth among the examined hosts; metacercariae of this species were found infecting 16 host species. The other frequent helminth species were the metacercariae of *Uvulifer ambloplitis*, found infecting 13 fish species; metacercariae of *Ascoctyle (Ascoctyle) tenuicollis*, recovered from 12 host species; metacercariae of *Clinostomum complanatum* found in nine host species; and adults of the trematode *Crassicutis cichlasomae*, also found in nine host species. Larvae of the nematode *Spiroxys* sp. were recovered from 14 fish species and those of *Contracaecum* sp. were found in 13 fish species (Table 2).

In some cases very few hosts were examined; however, the data still support the conclusion that the parasite transmission dynamic in this basin is generally

Fig. 1 The Rio Papaloapan drainage basin of east Mexico, showing the fish collection sites (codes in Table 1)



intense and effective. This is shown by the high prevalence values for the different (adult and metacercariae) trematode species. For example, the prevalence of adult *Stunkardiella minima* in *Rhamdia guatemalensis* remained above 20%, and that of its metacercariae in different host species is even higher. Another instance is the prevalence of *Creptotrema agonostomi* in *Agonostomus monticola*, which was above 30%. The prevalence of the monogenean species also shows their high frequency in the Papaloapan basin. Though the metacestodes are less frequent, both *Monticellia ophisterni* and *Proteocephalus brooksi* had high prevalences (Table 2). Generally, the nematodes and acanthocephalans had more variable prevalences, though the capillariids and cystidicolids, as well as *Rhabdochona kidderi* and *Neoechinorhynchus golvani*, are very frequent in the fish of this basin.

The host species with the highest number of associated helminths was *Rhamdia guatemalensis* with 25 helminth taxa. It is followed by *Dormitator maculatus* with 22 taxa and *Cichlasoma fenestratum*, *Gobiomorus dormitor* and *Poecilia mexicana*, all with 21 taxa. The helminth communities in the remaining host species had lower richness. Of all the examined fish species, only the gobiid *Sycidium gymnogaster* ($n = 11$) was parasite-free. Species richness per fish in the Upper Papaloapan (locations above 1,000 m) was lower than in the Lower Papaloapan. To date, only ten nominal helminth species in this inventory have been recorded in the fish of the Papaloapan basin: *Saccocoeloides chauhani* and *Anacanthocotyle anacanthocotyle* in *Astyanax fasciatus*,

Caballerorhynchus lamotheti in *Ictalurus meridionalis*; *Spinitectus mexicanus* in *Heterandria bimaculata*; *Cucullanus mexicanus* and *Proteocephalus brooksi* in *Rhamdia guatemalensis*; and *Monticellia ophisterni*, *Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) ophisterni*, *Philometra ophisterni*, and *Gibsonnema ophisterni* all in *Ophisternon aenigmaticum*.

Discussion

Data for 35 fish species are included in this inventory, including four species of tilapia (*Oreochromis* spp.) and *Petenia splendida*, which are introduced into the Papaloapan River basin. A total of 31 of the 44 fish species recorded in the Papaloapan were examined, including 7 of its 15 endemic species. It is likely that the number of parasites reported in *Atherinella amophila*, *Cichlasoma ellioti*, *C. octofasciatum*, *Petenia splendida*, *Eleotris* sp., and *Sycidium gymnogaster* is higher than that reported here, as very few individuals were examined for these host species. Host species from the main fish families in the Papaloapan were examined with the exception of Lepisosteidae, Cyprinidae, Catostomidae and Cyprinodontidae. The endemic species not examined in this study are *Atractosteus spatula*, *Hybopsis moralesi*, *Rivulus robustus*, *R. tenuis*, *Heterandria jonesi*, *Atherinella marvelae*, *A. sallei*, *Priapella bonita*, and *Rhamdia reddelli*. Ten of the 36 examined fish species had not been previously studied for parasites.

Table 2 Host association, number of hosts examined (*N*), prevalence (*P*), and mean intensity (MI) of helminth parasites collected from 35 fish species from Río Papaloapan basin, Mexico. * New host record; ^bNew locality record (recorded first time in the Río Papaloapan basin). (Infection sites: *Bc* Body cavity; *Br* Brain; *Ey* eyes; *Fa* Fat; *Fi* Fins; *Ga* inside gill arches; *Gb* Gall bladder; *Gc* Gill cavity; *Gi* Gills; *Go* Gonads; *He* Heart; *In* Intestine (lumen); *Iw* Intestinal wall (serosa); *Ki* Kidney; *Li* Liver; *Me* Mesentery; *Mo* Mouth; *Mu* Muscles; *Sc* Scales of lateral line; *Sk* Skin; *Sp* Spleen; *St* Stomach; *Sw* Stomach wall; *Ub* Urinary bladder). Status: *Na* Nearctic; *Ne* Neotropical; *Al* Allogenic; *Au* Autogenic; *In* Introduced; *WW* world wide distributed

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	<i>N</i>	<i>P</i> (%)/ <i>MI</i>	Reference
Adult Trematoda						
Acanthostomidae						
<i>Stunkardiella minima</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Lago de Catemaco	1	100/9	Lamothe-Argumedo and Ponciano-Rodríguez 1986
(Stunkard 1938)		In	Lago de Catemaco	51	21.5/23.3	Pérez et al. 1992
[Ne, Au]		In	Lago de Catemaco	4	25/8	Present work
		In	San Juan Valle Nacional	3	100/1.3	Present work
		In	Puente Valle Nacional	11	27.3/8.7	Present work
		In	Tlacotalpan	8	25/3	Present work
		In	Río San Juan, Tlacotalpan	5	40/11	Present work
Allocreadiidae						
<i>Creptotrema agonostomi</i>	<i>Agonostomus monticola</i>	In	Río La Palma	9	77.8/48	Salgado-Maldonado et al. 1998
Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza and Caspeta-Mandujano 1998		In	Río La Palma	3	33.3/12	Present work
[Ne, Au]		In	Arroyo Balzapote	7	71.4/36.6	Present work
		In	Río Máquinas	15	33.3/1.8	Salgado-Maldonado et al. 1998
Apocreadiidae						
<i>Crassicutis cichlasomae</i>	<i>Cichlasoma ellioti</i> ^a	In	Arroyo San Juan Evangelista	2	50/2	Present work
Manter 1936	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	In	Lago de Catemaco	30	50/11.06	Jiménez-García 1993
[Ne, Au]		In	Lago de Catemaco	18	55.6/26.6	Present work
		In	Río Máquinas	14	78.6/7.9	Present work
		In	Arroyo Balzapote	3	100/19	Present work
		In	Lago La Escondida	12	66.7/4.9	Present work
		In	Río La Palma	2	50/11	Present work
	<i>Cichlasoma octofasciatum</i> ^a	In	Tlacotalpan	1	100/5	Present work
		In	Arroyo San Juan Evangelista	3	100/2	Present work
	<i>Cichlasoma robertsoni</i> ^a	In	Arroyo San Juan Evangelista	3	33.3/2	Present work
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	In	Tlacotalpan	10	20/6	Present work
	<i>Cichlasoma</i> sp.	In	San Juan Valle Nacional	8	12.5/1	Present work
	<i>Dorosoma petenense</i> ^a	In	Lago de Catemaco	1	100/121	Present work
	<i>Oreochromis</i> sp.	In	Lago de Catemaco	1	50/17	Present work
Cryptogonimidae						
<i>Oligogonotylus manteri</i>	<i>Cichlasoma octofasciatum</i> ^a	In	Tlacotalpan	1	100/1	Present work
Watson 1976	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	In	Tlacotalpan	10	70/5.3	Present work
[Ne, Au]						
Derogenidae						
<i>Genarchella isabellae</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Lago de Catemaco	ND	ND	Lamothe-Argumedo 1977
(Lamothe-Argumedo 1977)	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	St	Lago de Catemaco	30	23/2	Jiménez-García 1993
[Ne, Au]		In		18	11.1/2	Present work
		In	Río La Palma	2	100/6.5	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	In	Tlacotalpan	24	4.2/2	Present work
	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> ^a	In	Río Tesechoacán	10	40/2.2	Present work

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference
Haploporidae						
<i>Saccocoelioides chauhani</i> Lamothe-Argumedo 1974 [Ne, Au]	<i>Astyanax fasciatus</i>	In	Lago de Catemaco	ND	ND	Lamothe-Argumedo 1974
<i>Saccocoelioides cf. sogandaresi</i> ^b Lumsden 1961 [Ne, Au]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	In	Puente Valle Nacional	18	11.1/1	Present work
		In	Río Máquinas	14	7/1	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	In	Tlacotalpan	36	58.3/8.4	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	In	Tlacotalpan	24	16.7/5.2	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i>	In	Lago La Escondida	7	14.3/2	Present work
		In	Cascada El Saltillo	7	42.9/1.7	Present work
		In	El Saltillo - Taller	1	100/2	Present work
		In	Arroyo San Juan Evangelista	7	71.4/4.2	Present work
		In	Arroyo Balzapote	6	100/6	Present work
		In		27	70.3/11.9	Present work
		In	Río La Palma	25	32/1.9	Present work
		In	Río Máquinas	8	50/2.7	Present work
	<i>Poeciliopsis catemaco</i> ^a	In	Lago de Catemaco	24	25/4	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a	In	Lago La Escondida	7	14.3/3	Present work
		In	Río La Palma	13	38.5/4.2	Present work
		In	Río Máquinas	25	16/1	Present work
		In	Arroyo Balzapote	8	75/6	Present work
Gorgoderidae						
<i>Dendrorchis</i> sp. ^b [Ne, Au]	<i>Dorosoma petenense</i> ^a		Río Máquinas	6	33.3/1	Present work
	<i>Eleotris</i> sp. ^a	In	Río Máquinas	6	33.3/1	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	Ub	Arroyo Balzapote	3	33.3/2	Present work
Macroderoididae						
<i>Magnivitelinum simplex</i> ^b Kloss 1966 [Ne, Au]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	In	Río La Palma	3	33.3/1	Present work
		In	Río Máquinas	6	16.7/1	Present work
		In	Río Máquinas	5	20/1	Present work
		In	Lago La Escondida	5	20/1	Present work
Larval Trematoda						
Acanthostomidae						
<i>Stunkardiella minima</i> (Stunkard 1938) [Ne, Au]	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Fi	Río Tesechoacán	10	40/8.25	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	Fi	Río Tesechoacán	3	33.3/4	Present work
	<i>Poeciliopsis catemaco</i> ^a	Fi	Lago de Catemaco	24	79.2/7.7	Present work
	<i>Poecilia catemacoensis</i> ^a	Fi	Lago de Catemaco	25	64/8.2	Present work
Bucephalidae						
<i>Rhipidocotyle</i> sp. ^b [?, Au]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	Fi	Río Máquinas	14	7/3	Present work
	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	Fi, Li	Río Máquinas	5	60/1.7	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a	Fi	Río Máquinas	25	24/7.7	Present work
Clinostomidae						
<i>Clinostomum complanatum</i> (Rudolphi 1814) [WW, AI]	<i>Bramocharax caballeroi</i> ^a		Lago de Catemaco	10	10/1	Present work
	<i>Cichlasoma fenestratum</i>		Lago de Catemaco	30	3/1	Jiménez-García 1993
	<i>Cichlasoma gadovi</i> ^a	Fi	Río La Palma	2	50/1	Present work
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Bc, Me	Tlacotalpan	10	20/2	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i>	Bc	Tlacotalpan	ND	ND	Páez-Rodríguez et al. 2002
		Mo	Mouth of Río Papaloapan	184	82.3/49.7	Montoya-Mendoza et al. 2004
		Bc, Gi, Li, Me, Mu	Tlacotalpan	36	86.1/39.6	Present work

	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	He, In, Li, Me, St	Tlacotalpan	24	20.8/8	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Ey, Bc	Lago La Escondida	7	57.1/5.7	Present work
		Ey	Río La Palma	25	4/1	Present work
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Gc, Gi, Mu	Lago de Catemaco	51	27.4/24.3	Pérez et al. 1992
		Fi	Lago de Catemaco	4	25/1	Present work
		Fi, Gi, Me, Mo, Mu	Puente Valle Nacional	11	27.3/11	Present work
		Bc, Ey, Gi, Mu	Arroyo San Juan Bautista	6	16.7/25	Present work
		Bc, Me	Tlacotalpan	8	50/6.5	Present work
		Bc	Arroyo San Juan Evangelista	9	11.1/1	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a	Bc	Arroyo Balzapote	8	12.5/1	Present work
Cryptogonimidae						
<i>Oligogonotylus manteri</i> Watson 1976	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	In	Lago de Catemaco	ND	ND	Jiménez-García 1993
[Ne, Au]						
Remarks: Scholz et al. (1994, 1996) documented these metacercariae previously identified as <i>Echinochasmus zubedakhaname</i> by Jiménez-García, 1993 to be <i>O. manteri</i>						
Diplostomidae						
<i>Diplostomum compactum</i> (Lutz 1928)	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Ey	Tlacotalpan	10	10/1	Present work
[Ne, Al]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Ey	Tlacotalpan	8	37.5/2	Present work
		Ey	Lago de Catemaco	51	1.9/1	Pérez et al. 1992
	<i>Cichlasoma aureum</i>	Ey	Laguna Pipi, Tlacotalpan	ND	ND	Caballero and Winter 1954
<i>Diplostomum</i> sp. [?, Al]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	Gc	Arroyo San Juan Bautista	18	5.6/2	Present work
		Ey	Puente Valle Nacional	18	5.6/1	Present work
	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a		Lago de Catemaco	6	16.7/9	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Ey	Lago La Escondida	7	14.3/1	Present work
	<i>Poecilia catemacensis</i> ^a		Lago de Catemaco	25	8/4.5	Present work
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Me	Arroyo San Juan Evangelista	9	11.1/1	Present work
<i>Posthodiplostomum minimum</i> (MacCallum 1921)	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	Br, Ey, Fi, Gi, Mu	Lago de Catemaco	30	93/71.3	Jiménez-García 1993
[Na, Al]	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	Gi, Me	Lago de Catemaco	18	22.2/1.2	Present work
		Bc, Gi, Li, Me, Mu	Lago La Escondida	12	58.3/2.9	Present work
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Gc	Río Tesechoacán	10	10/1	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i>	Li, Me	Santiago Dominguillo	63	1.6/3	Present work
		Me	Puente Valle Nacional	18	11.1/26.5	Present work
		Li	Arroyo San Juan Bautista	14	7.1/2	Present work
		Li, Me	Arroyo San Juan Evangelista	7	42.9/2	Present work
		Ey, Li, Mu	Río La Palma	25	20/4.6	Present work
	<i>Poecilia catemacensis</i> ^a		Lago de Catemaco	25	32/2.1	Present work
	<i>Poeciliopsis catemaco</i> ^a		Lago de Catemaco	24	4.2/2	Present work
<i>Tylodelphys</i> sp. ^b [?, Al]	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	Gi	Lago de Catemaco	18	33.3/22.7	Present work
		Fi, Gc, Gi	Río Máquinas	14	42.9/12.2	Present work
		Gi	Lago La Escondida	12	83.3/27.9	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Bc, Fi, Me	Río Tesechoacán	36	2.8/6	Present work
		Ey	Tlacotalpan	36	5.6/3	Present work
	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> ^a	Me	Río Tesechoacán	10	20/2.5	Present work
	<i>Poecilia catemacensis</i> ^a		Lago de Catemaco	25	4/1	Present work
<i>Uvulifer ambloplitis</i> ^b (Hughes 1927)	<i>Agonostomus monticola</i> ^a	Gi	Arroyo Balzapote	7	14.3/1	Present work
[Na, Al]		Fi	Río La Palma	2	50/2	Present work
	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	Fi	Río Grande, Guelatao	9	11.1/3	Present work
	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	Gi	Lago La Escondida	12	8.3/1	Present work
		Fi	Río La Palma	2	50/2	Present work
		Me	Río Máquinas	5	20/1	Present work

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i> ^a	Fi	Río Tesechoacán	10	60/5	Present work
	<i>Cichlasoma</i> sp.	Fi	Puente Valle Nacional	13	30.7/4.0	Present work
	<i>Cichlasoma</i> sp.	Gi	San Juan Valle Nacional	8	25/1	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Fi, Mu, Sk	Tlacotalpan	36	11.1/16.3	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	Fi, Me	Tlacotalpan	6	50/2.7	Present work
		Fi	Arroyo Balzapote	3	33.3/2	Present work
	<i>Petenia splendida</i> ^a	Fi	Tlacotalpan	1	100/10	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Fi	Río La Palma	25	4/1	Present work
		Fa, Fi	Arroyo Balzapote	27	7.4/1.5	Present work
	<i>Poeciliopsis gracilis</i> ^a	Fi	Río Grande, San José del Chilar	10	20/24	Present work
	<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a		Tlacotalpan	8	12.5/1	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a		Río Máquinas	25	4/1	Present work
Echinostomatidae						
<i>Drepanocephalus</i> sp. [Ne, AI]	<i>Cichlasoma fenestratum</i>		Lago de Catemaco	30	7/ND	Jiménez-García 1993
<i>Echinochasmus leopoldinae</i> ^b Scholz, Ditrich and Vargas-Vázquez 1996 [Ne, AI]	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Gi	Tlacotalpan	11	9.1/28.57	Present work
	<i>Dorosoma petenense</i> ^a	Gi	Lago de Catemaco	1	100/2091	Present work
	<i>Petenia splendida</i> ^a		Tlacotalpan	1	100/1	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Gi	Arroyo Balzapote	27	14.8/5.7	Present work
Heterophyidae						
<i>Ascocotyle (Ascocotyle)</i> <i>tenuicollis</i> Price 1935 [Ne, AI]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	He	Lago La Escondida	5	20/6	Present work
	<i>Bramocharax caballeroi</i>		Lago de Catemaco	ND	ND	Scholz et al. 2001a
	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	He	Lago de Catemaco	18	11.1/33.5	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	He	Tlacotalpan	36	2.8/8	Present work
	<i>Dorosoma petenense</i> ^a	He	Lago de Catemaco	1	100/69	Present work
	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	He	Tlacotalpan	24	4.2/11.3	Present work
	<i>Heterandria bimaculata</i> ^a	Gi	Arroyo Balzapote	15	6.7/4	Present work
	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	He	Lago de Catemaco	27	7.4/44.5	Present work
				ND	ND	Scholz et al. 2001a
		He	Tlacotalpan	10	20/19.5	Present work
	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	He	El Saltillo - Taller	1	100/6	Present work
		Gi, He	Río La Palma	25	4/3	Present work
		Ga, Gi, He, Me	Arroyo Balzapote	27	44/31.8	Present work
	<i>Poecilia catemacensis</i>		Lago de Catemaco	ND	ND	Scholz et al. 2001a
	<i>Poeciliopsis catemaco</i>		Lago de Catemaco	ND	ND	Scholz et al. 2001a
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a	Fa	Arroyo Balzapote	8	12.5/1	Present work
		Gi	Río Máquinas	25	4/1	Present work
		Me	Río Máquinas	ND	ND	Scholz et al. 2001a
		He, Me	Río Máquinas	8	50/28	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a		Río Máquinas	25	56/24.6	Present work
	<i>Xiphophorus</i> sp.	Me	Río Máquinas	ND	ND	Scholz et al. 2001a
	<i>Poecilia mexicana</i>	Iw, Sw	Arroyo Balzapote	ND	ND	Scholz et al. 2001a
<i>Ascocotyle (Leighia) mcintoshii</i> Price 1936 [Ne?, AI]	<i>Poecilia mexicana</i>			27	11.1/1.7	Present work
<i>Ascocotyle (Leighia)</i> <i>megaloccephala</i> Price 1932 [Ne?, AI]						
<i>Ascocotyle (Phagicola)</i> <i>diminuta</i>	<i>Poecilia mexicana</i>	Gi	Arroyo Balzapote	ND	ND	Scholz et al. 2001a

Stunkard and Haviland 1924 [Ne?, Al]				27	25.9/29.1	Present work	
Ransom 1920 [WW, Al]	<i>Ascacotyle (Phagicola) longa</i> ^b	<i>Dormitator maculotus</i> ^a	Gi	Tlacotalpan	11	9.1/552	Present work
Ransom 1920 [Ne?, Al]	<i>Ascacotyle (Phagicola) nona</i>	<i>Cichlasoma fenestrotum</i>	Gi, Li, In, Sp Br, Ey, Gh, Gi, Go, He, In, Li, Ki, Mu, Sp	Lago de Catemaco	18	61.1/1219.7	Present work
	<i>Dorosoma petenense</i> ^a		Iw	30	100/1716	10	Present work
	<i>Heterandria bimaculata</i> ^a		In, Me	Lago de Catemaco	1	100/1125	Present work
	<i>Xiphophorus helleri</i> ^a		Gi	Arroyo Balzapote	15	33.3/7.2	Present work
			Iw	Lago La Escondida	7	14.3/177	Present work
	<i>Oreochromis sp.</i> ^a		Iw	Arroyo Balzapote	8	12.5/16	Present work
				Lago de Catemaco	2	50/1060	Present work
Centracestus formosanus (Nishigori 1924) [Id, Al]	<i>Agonostomus monticola</i>		Gi	Arroyo Balzapote	7	71.4/30.2	Present work
			Gi	Río La Palma	6	50/6	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
			Gi	Río Máquinas	13	15/3	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Astyanax aeneus</i> ^a		Gi	Sta. María Tecomavaca	7	42.9/3.7	Present work
			Gi	Calipán	7	85.7/8.2	Present work
			Gi	Arroyo San Juan Bautista	18	72.2/45.7	Present work
			Gi	Cascada El Saltillo	1	100/91	Present work
			Gi	Puente Valle Nacional	18	66.7/46.9	Present work
			Gi	Arroyo San Juan Evangelista	7	14.3/15	Present work
			Gi	Río Máquinas	14	7/2	Present work
	<i>Atherinella unimaculata</i> ^a		Gi	Río La Palma	9	55.6/3.4	Present work
	<i>Bramocharax caballeri</i>		Gi	Río La Palma	7	43/3	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a		Gi	Arroyo Balzapote	3	33.3/38	Present work
			Gi	Río La Palma	14	14/14	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>		Gi	Tlacotalpan	10	10/1	Present work
	<i>Cichlasoma sp.</i>		Gi	Puente Valle Nacional	13	7.7/3.0	Present work
	<i>Gobionorus dormitor</i>		Gi	Río Papaloapan	30	70/19	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
			Gi	Río La Palma	23	17/71	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
			Gi	Arroyo Balzapote	4	100/949	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
			Gi	Río Máquinas	7	71/86	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
			Gi	Tlacotalpan	6	66.7/6.7	Present work
			Gi	Arroyo Balzapote	3	100/153.7	Present work
	<i>Heterandria bimaculata</i> ^a		Gi	Arroyo San Juan Evangelista	2	50/1	Present work
			Gi	Arroyo Balzapote	15	13.3/1.5	Present work
			Gi	Río Máquinas	25	64/106	Present work
			Gi	Río La Basura	16	6/1	Present work
	<i>Heterandria sp.</i>		Gi	Río La Palma	4	25/1	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Poecilia mexicana</i>		Gi	Ajalpan	13	69.2/22.6	Present work
			Gi	Calipán	38	42.1/26.6	Present work
			Gi	Río Grande, San José del Chilar	11	18.2/4.5	Present work
			Gi	Santiago Dominguillo	63	12.7/2.9	Present work
			Gi	Cascada El Saltillo	7	14.3/2	Present work
			Gi	Puente Valle Nacional	18	5.6/1	Present work
			Gi	Arroyo San Juan Bautista	14	35.7/2.8	Present work
			Gi	Río Máquinas	18	5.6/1	Present work
			Gi	Río La Palma	13	46.1/16	Present work
					25	12/2.3	Present work
			Gi	Arroyo Balzapote	6	33.3/5.5	Present work
					27	3.7/2	Present work

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference
	<i>Poecilia reticulata</i> ^a	Gi	Ajalpan	34	41.2/3.2	Present work
	<i>Poecilia sphenops</i>	Gi	Río La Palma	19	11/20	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Xiphophorus helleri</i>	Gi	El Saltillo - Taller	5	20/15	Present work
		Gi	Cascada El Saltillo	2	100/141	Present work
		Gi	Río La Palma	13	7.7/1	Present work
		Gi	Arroyo Balzapote	8	37.5/83.7	Present work
		Gi	Río Máquinas	11	36/30	Scholz and Salgado-Maldonado 2000
	<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a	Gi	Arroyo San Juan Evangelista	9	33.3/34	Present work
	<i>Haplorchis pumilio</i> ^b (Looss 1896) [WW, AI]	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Arroyo Balzapote	27	3.7/1	Present work
	<i>Pygidiopsis pindoramensis</i> (Travassos 1929) [Ne?, AI]	<i>Poecilia mexicana</i>	Arroyo Balzapote	ND	ND	Scholz et al. 2001a
		Ga, He Fa		27	3.7/1	Present work
		Ga, He	Arroyo Balzapote	ND	ND	Scholz et al. 2001a
		Ga, He	Lago de Catemaco	ND	ND	Scholz et al. 2001a
Opisthorchiidae						
	<i>Cladocystis trifolium</i> (Braun 1901) [Ne, AI]	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	Lago de Catemaco	30	83/9.2	Jiménez-García 1993
Proterodiplostomidae						
	<i>Crocodylicola pseudostoma</i> (Willemoes-Suhm 1870) [Ne?, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Arroyo San Juan Evangelista	9	11.1/1	Present work
		Me Bc	Lago de Catemaco	51	23/15.9	Pérez et al. 1992
Strigeidae						
	[?, AI]	<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Río La Palma	25	8/1.5	Present work
	<i>Apharyngostrigea</i> sp. ^b	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Tlacotalpan	36	5.6/6	Present work
	<i>Cotylurus</i> sp. ^b	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Tlacotalpan	11	9.1/1	Present work
	[?, AI]					
Monogenea						
Dactylogyridae						
	<i>Ameloblastella chavarriai</i> ^b (Price 1938) [Ne, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Tlacotalpan	8	62.5/76.4	Present work
		Gi	Arroyo San Juan Evangelista	9	33.3/3.7	Present work
		Gi	Lago de Catemaco	4	25/8	Present work
	<i>Aphanoblastella travassosi</i> ^b (Price 1938) [Ne, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Tlacotalpan	8	62.5/93.2	Present work
		Gi	Lago de Catemaco	4	75/11.7	Present work
	<i>Guavinella tropica</i> Mendoza-Franco, Scholz and Cabañas-Carranza 2003 [Ne, Au]	<i>Gobiomorus dormitor</i>	Arroyo Balzapote	4	50/6	Mendoza-Franco et al. 2003b
		Fi, Gi	Río Máquinas	1	100/6	Present work
			Arroyo Balzapote	3	33.3/6	Present work
			Tlacotalpan	9	67/28	Mendoza-Franco et al. 2003b
			Arroyo San Juan Bautista	4	50/3	Mendoza-Franco et al. 2003b
		Gi	Tlacotalpan	24	12.5/2	Present work
		Gi	Río La Palma	2	50/11	Present work
		Gi	Río Frio	1	100/4	Present work

<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i> ^b Kritsky, Vidal-Martínez and Rodríguez-Canul 1994 [Ne, Au]	<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	Gi	Lago de Catemaco	18	72.2/9.8	Present work
		Gi	Río Máquinas	14	64.3/1.6	Present work
	<i>Cichlasoma octofasciatum</i> ^a <i>Cichlasoma urophthalmus</i> <i>Petenia splendida</i> <i>Astyanax aeneus</i>	Gi	Arroyo Balzapote	3	100/7	Present work
		Gi	Lago La Escondida	12	50/2.8	Present work
		Gi	Río La Palma	2	50/4	Present work
		Gi	Tlacotalpan	1	100/8	Present work
		Gi	Tlacotalpan	10	60/76.8	Present work
		Gi	Tlacotalpan	1	100/21.7	Present work
<i>Urocleidoides costaricensis</i> ^b (Price and Bussing 1967) [Ne, Au]	<i>Astyanax aeneus</i>	Gi	Lago La Escondida	5	60/2.3	Present work
<i>Urocleidoides</i> sp. [Ne, Au]	<i>Astyanax aeneus</i>	Gi	Sta. María Tecomavaca	7	57.1/2.7	Present work
			Río Grande, San José del Chilar	9	11.1/2	Present work
			Río Grande, Guelatao	9	33.3/3.7	Present work
			Arroyo San Juan Bautista	18	16.7/2	Present work
<i>Urocleidus</i> sp. [?, Au]	<i>Dormitator maculatus</i>		Tlacotalpan	36	8.3/1.7	Present work
Ancyrocephalinae gen. sp. [?, Au] [?, Au]	<i>Heterandria bimaculata</i>	Gi	Arroyo Balzapote	15	46.7/2.1	Present work
		Gi	Río Frio	4	75/1	Present work
Diplectanidae						
Diplectanidae gen. sp. [?, Au]	<i>Agonostomus monticola</i>	Gi	Río La Palma	2	100/5	Present work
Gyrodactylidae						
^b <i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> Kritsky and Fritts 1970 [Ne, Au]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	Fi	Lago La Escondida	5	20/5	Present work
<i>Gyrodactylus</i> sp. [?, Au]	<i>Astyanax aeneus</i> <i>Cichlasoma fenestratum</i> <i>Cichlasoma gadovii</i> <i>Dormitator maculatus</i> <i>Gobiomorus dormitor</i> <i>Poecilia mexicana</i>	Gi	Río Grande (Guelatao)	9	11.1/2	Present work
			Río Máquinas	14	42.9/2.8	Present work
		Gi	Río Máquinas	5	20/1	Present work
		Fi	Tlacotalpan	11	36.4/5.7	Present work
			Tlacotalpan	3	33.3/1	Present work
		Fi	Calipán	38	10.5/1.5	Present work
		Fi	Santiago Dominguillo	63	55.6/2.9	Present work
		Fi	Río Máquinas	8	12.5/4	Present work
		Fi	Santiago Dominguillo	20	5/1	Present work
			Tlacotalpan	8	12.5/1	Present work
Microcotylidae Gen. Sp. [?, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i> <i>Agonostomus monticola</i>	Gi	Río Frio	4	25/1	Present work
Adult Cestoda						
Bothriocephalidae						
<i>Bothriocephalus cuspidatus</i> ^b Cooper 1917 [Ne, Au]	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	In	Arroyo Balzapote	3	66.7/4.5	Present work
Monticelliidae						
<i>Monticellia ophisterni</i> Scholz, de Chambrier and Salgado-Maldonado 2001 [Ne, Au]	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	In	Lago de Catemaco	20	70/3.4	Scholz et al. 2001b
		In	Lago de Catemaco	27	63/1.9	Present work
		In	Río Tesechoacán	10	50/2	Present work
Protocephalidae						
<i>Megathylacoides lamothei</i> (García-Prieto 1990)	<i>Ictalurus furcatus</i>	In	Presa Temascal	1	100/4	García-Prieto 1990
		In	Tlacotalpan	ND	ND	Scholz et al. 2003

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference
[Ne, Au] <i>Proteocephalus brooksi</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Lago de Catemaco	51	23/5.7	García-Prieto et al. 1996, Pérez et al. 1992
García-Prieto, Rodríguez and Pérez 1996 [Ne, Au]		In, Me	Tlacotalpan	8	87.5/16.7	Present work
Metacestodes						
Dilepididae						
<i>Glossocercus auritus</i> (Rudolphi 1819) [Ne, Al]	<i>Poecilia catemacensis</i> <i>Poecilia mexicana</i>	Iw, Li, Me Li, Me Li, Me Me	Lago de Catemaco Lago La Escondida Lago La Escondida Puente Valle Nacional	23 2 7 18	4/1 100/1 28.6/1 5.6/4	Scholz and Salgado-Maldonado 2001 Scholz and Salgado-Maldonado 2001 Present work Present work
Dilepididae gen. sp. [?, Al]	<i>Dormitator maculatus</i> <i>Gobiomorus dormitor</i> <i>Rhamdia guatemalensis</i>	Ki In, Mu	Tlacotalpan Tlacotalpan Arroyo San Juan Evangelista	36 24 9	5.6/1.5 12.5/1 11.1/2	Present work Present work Present work
Proteocephalidea gen. sp. [?, ?]	<i>Asiyanax aeneus</i> <i>Ophisternon aenigmaticum</i>		Puente Valle Nacional Rio Tesechoacán	18 10	5.6/1 90/17.9	Present work Present work
Tetraphyllidea gen. sp. [?, Au]	<i>Dormitator maculatus</i> <i>Gobionorus dormitor</i>	In	Tlacotalpan Tlacotalpan	36 6	2.8/1 16.7/1	Present work Present work
Adult Nematoda						
Camallanidae						
<i>Procamallanus</i> (<i>Spirocamallanus</i>) sp. [Ne, Au]	<i>Dorosoma petenense</i>		Lago de Catemaco	15	6.7/1	Present work
<i>Procamallanus</i> (<i>Spirocamallanus</i>) <i>Neocahalleroi</i> (Caballero-Deloya 1977) [Ne, Au]	<i>Asiyanax aeneus</i> <i>Rhamdia guatemalensis</i>	In Me	Lago de Catemaco Lago de Catemaco Lago de Catemaco	ND 51 4	ND 13.7/1.7 25/1	Caballero-Deloya 1977 Pérez et al. 1992 Present work
<i>Procamallanus</i> (<i>Spirocamallanus</i>) <i>rebecae</i> Andrade-Salas, Pineda-López and García-Magaña 1994 [Ne, Au]	<i>Bramocharax caballeroi</i> ^a <i>Cichlasoma fenestratum</i> <i>Cichlasoma</i> sp.	In In	Lago de Catemaco Rio de los Pescados Puente Valle Nacional	10 ND 13	30/1.3 ND 30.8/2.2	Present work Salgado-Maldonado et al. 1997 Present work
Capillariidae						
<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i> (Caballero-Rodríguez 1971) [Ne, Au]	<i>Dormitator maculatus</i> <i>Gobiomorus dormitor</i>	In In In In	Tlacotalpan Tlacotalpan Tlacotalpan Rio Máquinas	36 ND 24 10	2.8/6 ND 50/2.7 30/5.3	Present work Páez-Rodríguez et al. 2002 Present work Present work
<i>Pseudocapillaria</i> (<i>Ichthyocapillaria</i>) <i>ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado and Jiménez-García 2000 [Ne, Au]	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	In, St In	Lago de Catemaco Rio Tesechoacán	10 27	50/7 7.4/2.5	Moravec et al. 2000b Present work
Cucullanidae <i>Dichelyne mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado 1999 [Ne, Au]	<i>Agonostomus monticola</i>		Rio Máquinas	9	11/3	Caspeta-Mandujano et al. 1999

<i>Cucullanus (Cucullanus) caballeroi</i> Petter 1977 [Ne, Au]	<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a		Tlacotalpan	6	16.7/11	Present work	
		In	Río Máquinas	10	10/1	Present work	
	<i>Cichlasoma</i> sp.	In	Puente Valle Nacional	13	15.3/2.5	Present work	
	<i>Dormitator maculatus</i>		Río La Palma	31	3.2/5	Caspeta-Mandujano et al. 1999	
			Río Máquinas	9	22/2	Caspeta-Mandujano et al. 1999	
			Arroyo Balzapote	4	25/1	Caspeta-Mandujano et al. 1999	
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>		Tlacotalpan	8	50/6.5	Present work	
			Arroyo San Juan Evangelista	9	11.1/1	Present work	
	<i>Cucullanus mexicanus</i>	In	Valle Nacional	14	14/2	Caspeta-Mandujano et al. 2000a	
	Caspeta-Mandujano, Moravec and Aguilar-Aguilar 2000a [Ne, Au]	In	Cascada El Saltillo	1	100/1	Caspeta-Mandujano et al. 2000a	
Cystidicolidae <i>Spinitectus mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado 2000 [Ne, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Arroyo San Juan Bautista	6	17/2	Caspeta-Mandujano et al. 2000a	
		Me	San Juan Valle Nacional	3	33/1	Present work	
		In, Me	Puente Valle Nacional	11	9/1	Present work	
	<i>Heterandria bimaculata</i>	In	Arroyo la Basura	11	73/3	Caspeta-Mandujano et al. 2000b	
		Fa, In, Me		16	77/5.5	Present work	
		In	Río Máquinas	10	70/1	Caspeta-Mandujano et al. 2000b	
				10	10/1	Present work	
		In	Río La Palma	4	25/1	Caspeta-Mandujano et al. 2000b	
		In	Río San Joaquín	21	57.1/2	Present work	
		In	Río Frio	4	25/1	Present work	
<i>Spinitectus agonostomi</i> ^b Moravec and Barus 1971 [Ne, Au]	<i>Poecilia mexicana</i> ^a		Río San Joaquín	1	100/11	Present work	
		In	Río Máquinas	18	16.7/1	Present work	
	<i>Agonostomus monticola</i>	In	Arroyo Balzapote	7	100/8.6	Present work	
		In	Río La Palma	2	100/6.5	Present work	
		In		3	66.7/1.5	Present work	
			Río Máquinas	1	100/5	Present work	
		In	Río Frio	4	100/11	Present work	
	Daniconeematidae <i>Mexiconema cichlasomae</i> Moravec, Vidal and Salgado-Maldonado 1992 [Ne, Au]	<i>Xiphophorus helleri</i>	Bc	Lago de Catemaco	23	8.7/1.5	Montoya-Mendoza et al. 2004
			Bc	Arroyo Agrio	13	92.3/11	Montoya-Mendoza et al. 2004
	Philometridae <i>Philometra ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado and Aguilar-Aguilar 2002 [Ne, Au]	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	Mc	Río Tesechoacán	9	55.5/2.6	Moravec et al. 2002a
<i>Rhamdia guatemalensis</i>		Gb	Tlacotalpan	4	25/10	Moravec et al. 2002b	
			Tlacotalpan	5	20/6	Present work	
Quimperiidae <i>Gihsonnema ophisterni</i> (Moravec, Salgado-Maldonado and Aguilar-Aguilar 2002) [Ne, Au]		<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	In	Río Tesechoacán	9	11/2	Moravec et al. 2002a

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference		
Rhabdochoniidae								
<i>Rhabdochona kidderi</i> Pearse 1936 [Ne, Au]	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	In	Lago de Catemaco	30	13/6.5	Jiménez-García 1993		
			Rio Máquinas	14	57.1/9.9	Present work		
			Lago La Escondida	12	33.3/1.5	Present work		
			Rio La Palma	2	50/30	Present work		
			Rio Máquinas	5	60/1.7	Present work		
			<i>Cichlasoma sp.</i>	In	Puente Valle Nacional	13	69.2/5.2	Present work
				In	San Juan Valle Nacional	8	87.5/24.6	Present work
					Rio Máquinas	6	100/6.5	Present work
			<i>Dorosoma anale</i> ^a		Tlacotalpan	6	16.7/8	Present work
					Arroyo Balzapote	3	66.6/2	Present work
			<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	In	Rio Máquinas	10	80/6.9	Present work
					Rio La Palma	2	50/1	Present work
					Rio Máquinas	18	5.6/2	Present work
			<i>Poecilia mexicana</i> ^a	In	Rio La Palma	13	15.4/1.5	Present work
					Rio Máquinas	6	100/6.5	Present work
Rio Grande, Guelatao	9	11.1/1			Present work			
<i>Rhabdochona mexicana</i> ^b Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado 2000 [Nc, Au]	<i>Astyanax aeneus</i>	In	Santiago Dominguillo	13	15.4/1	Present work		
			Arroyo San Juan Bautista	18	72.2/4.4	Present work		
			Puente Valle Nacional	18	50/4.6	Present work		
			Lago La Escondida	5	20/2	Present work		
Larval Nematodes								
Anisakidae								
<i>Contracaecum sp.</i> [WW, AI]	<i>Astyanax aeneus</i> ^a	Me	Arroyo San Juan Bautista	18	5.6/1	Present work		
			El Saltillo - Taller	1	100/2	Present work		
			Puente Valle Nacional	18	11.1/1	Present work		
			Arroyo San Juan Evangelista	7	14.3/1	Present work		
			Arroyo San Juan Bautista	18	5.6/1	Present work		
			<i>Bramocharax caballero</i> ^a	In	Lago de Catemaco	10	20/1	Present work
					Lago de Catemaco	18	5.6/3	Present work
			<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a	Bc, Go, Me	Lago La Escondida	12	16.7/2	Present work
					Tlacotalpan	10	100/1.8	Present work
			<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Me, St	Tlacotalpan	10	100/1.8	Present work
			<i>Cichlasoma sp.</i>	In	Puente Valle Nacional	13	7.7/3	Present work
			<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Me	Tlacotalpan	11	18.2/1	Present work
			<i>Dorosoma anale</i> ^a	Me	Tlacotalpan	2	50/60	Present work
			<i>Gobiomorus dormitor</i>	Me	Tlacotalpan	ND	ND	Páez-Rodríguez et al. 2002
					Tlacotalpan	24	29.2/4.1	Present work
			<i>Heterandria bimaculata</i> ^a	Me	Arroyo San Juan Evangelista	2	50/1	Present work
			<i>Ophisternon aenigmaticum</i> ^a	Me	Lago de Catemaco	27	11.1/1	Present work
					Tlacotalpan	10	80/3.6	Present work
					Rio La Palma	25	12/1	Present work
			<i>Poecilia mexicana</i> ^a	In, Me		4	25/1	Present work
			<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Bc	Lago de Catemaco	51	11.7/3.5	Pérez et al. 1992
					San Juan-Valle Nacional	3	66.7/3	Present work
					Puente Valle Nacional	11	81.8/11.8	Present work
					Arroyo San Juan Bautista	6	33.3/2.5	Present work
Arroyo San Juan Evangelista	9	44.4/4.2			Present work			
Tlacotalpan	8	37.5/7			Present work			

58

Camallanidae								
[Ne?, Au]	<i>Serpinema trispinosum</i> (Leidy 1852)	<i>Dormitator maculatus</i>	In	Tlacotalpan	47	2/1	Aguilar-Aguilar et al. 2003a	
		<i>Gobiomorus dormitor</i>	In	Mouth of Papaloapan	ND	ND	Montoya-Mendoza et al. 2004	
			In, Mu	Tlacotalpan	33	9/3	Aguilar-Aguilar et al. 2003a	
		<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	In	Tlacotalpan	10	10/1	Aguilar-Aguilar et al. 2003a	
		<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Tlacotalpan	13	8/4	Aguilar-Aguilar et al. 2003a	
				8	12.5/2	Present work		
Dioctophymatidae								
[?, AI]	<i>Eustrongylides</i> sp. ^b	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Me	Tlacotalpan	36	2.8/1	Present work	
		<i>Poeciliopsis catemaco</i> ^a		Lago de Catemaco	24	8.33/1	Present work	
Gnathostomidae								
[Ne?, AI]	<i>Gnathostomasp.</i>	<i>Petenia splendida</i>	Mu	Presas Temascal	73	21.9/1.3	Lamothe-Argumedo et al. 1989	
		<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Mu	Presas Temascal	80	17.5/1.2	Lamothe-Argumedo et al. 1989	
		<i>Cichlasoma fenestratum</i>	Mu	Presas Temascal	36	11.1/2	Lamothe-Argumedo et al. 1989	
				Presas Temascal	ND	ND	Lamothe-Argumedo 1997b	
		<i>Cichlasoma salvini</i>		Presas Temascal	ND	ND	Lamothe-Argumedo 1997b	
		<i>Ictalurus meridionalis</i>		Presas Temascal	ND	ND	Lamothe-Argumedo 1997b	
		<i>Oreochromis</i> sp.	Mu	Presas Temascal	194	2/1	Lamothe-Argumedo et al. 1989	
	Remarks: most of these records relate to <i>Gnathostoma binucleatum</i> larvae (Almeyda-Artigas 1991; Almeyda-Artigas et al. 1995)							
	[Ne, AI]	<i>Gnathostoma binucleatum</i>	<i>Oreochromis aureus</i>	Mu	Presas Temascal	86	1.2/1	Almeyda-Artigas 1991
			<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mu	Presas Temascal	117	1.7/1	Almeyda-Artigas 1991
		<i>Oreochromis niloticus</i>	Mu	Presas Temascal	97	2.1/1	Almeyda-Artigas 1991	
		<i>Cichlasoma fenestratum</i>	Mu	Presas Temascal	77	11.1/1.1	Almeyda-Artigas 1991	
		<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Mu	Presas Temascal	120	18.3/1.3	Almeyda-Artigas 1991	
		<i>Petenia splendida</i>	Mu	Presas Temascal	820	31.5/1.4	Almeyda-Artigas 1991	
		<i>Gobiomorus dormitor</i>	Mu	Rio Papaloapan	4	50/2.5	Almeyda-Artigas 1991	
		<i>Astyanax aeneus</i> ^a	In, Me	Puente Valle Nacional	18	16.7/1.3	Present work	
			Me	Arroyo San Juan Evangelista	7	14.3/1	Present work	
		<i>Atherinella lisa</i> ^a		Rio La Palma	9	11.1/1	Present work	
[Ne?, Au]		<i>Cichlasoma fenestratum</i> ^a		Lago de Catemaco	18	5.6/1	Present work	
			Me	Rio Máquinas	14	7.1/2	Present work	
			In, Me	Lago La Escondida	12	25/3.7	Present work	
		<i>Cichlasoma octofasciatum</i> ^a	Me, Mu	Arroyo San Juan Evangelista	3	33.3/2	Present work	
		<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Me, St	Rio Tesechoacán	10	20/3	Present work	
		<i>Cichlasoma</i> sp.	Me	San Juan Valle Nacional	8	12.5/1	Present work	
		<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Li, Me, St	Rio Tesechoacán	36	33.3/2.2	Present work	
		<i>Gobiomorus dormitor</i> ^a	Mu on Int	Mouth of Papaloapan	ND	ND	Montoya-Mendoza et al. 2004	
			In, Li, Me, Mu, St	Tlacotalpan	24	41.7/8	Present work	
				Arroyo Balzapote	3	33.3/2	Present work	
		<i>Ophisternon aenigmaticum</i> ^a	St	Tlacotalpan	10	30/5	Present work	
		<i>Oreochromis</i> sp.	Me	Arroyo San Juan Evangelista	1	100/1	Present work	
		<i>Poecilia mexicana</i> ^a	Me	Arroyo San Juan Evangelista	7	14.3/1	Present work	
		<i>Xiphophorus helleri</i> ^a		Arroyo San Juan Evangelista	1	100/1	Present work	
		<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a	Me	Tlacotalpan	8	37.5/17.3	Present work	
			Arroyo San Juan Evangelista	9	11.1/2	Present work		
Kathliniidae								
[Ne?, Au]	<i>Falcaustra</i> sp. ^b	<i>Dormitator maculatus</i> ^a	Gi	Tlacotalpan	36	5.6/1.5	Present work	
		<i>Paecilia mexicana</i> ^a	Me	Rio La Palma	25	4/2	Present work	
Rhabdochoniidae								
[Ne?, Au]	<i>Rhabdochona</i> sp.	<i>Agonostomus monticola</i>		Rio La Palma	3	33.3/1	Present work	
		<i>Atherinella amnophila</i>	In, St	Rio La Palma	9	44.4/2	Present work	
		<i>Heterandria bimaculata</i>		Arroyo Balzapote	15	6.7/1	Present work	

Table 2 (Contd.)

Helminth [Status]	Host	Infection sites	Locality	N	P(%) / MI	Reference
Adult Acanthocephala						
Acanthocephala gen. sp.	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	In	Río Tesechoacán	10	20/1	Present work
Cavisomidae						
<i>Caballerorhynchus lamothei</i> Salgado-Maldonado 1977 [Ne, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a	In	Arroyo San Juan Bautista	2	50/1	Present work
Illiosentidae						
<i>Tegorhynchus brevis</i> Van Cleave 1921 [Na?, Au]	<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a		Tlacotalpan	5	20/1	Present work
Neoechinorhynchidae						
<i>Floridosentis</i> sp. [Ne?, Au]	<i>Agonastomus monticola</i> ^a	In	Río La Palma	3	33.3/17	Present work
<i>Neoechinorhynchus golvoni</i> Salgado-Maldonado 1978 [Ne, Au]	<i>Cichlasoma fenestratum</i>	In	Lago de Catemaco	ND 120 18	ND 19.5/1.25 33.3/2.2	Salgado-Maldonado 1978 Salgado-Maldonado et al. 1992 Present work
Remarks: originally the type host for <i>N. golvoni</i> was reported as <i>C. aureum</i> ; however, this species do not inhabit in Lago de Catemaco (Miller and Smith 1998)						
	<i>Cichlasoma ellioti</i> ^a	In	Arroyo San Juan Evangelista	2 30 18	50/1 27/14.5 33.3/2.2	Present work Jiménez-García 1993 Present work
	<i>Cichlasoma acrofasciatum</i> ^a		Arroyo San Juan Evangelista	3	33.3/3	Present work
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>		Tlacotalpan	10	10/20	Present work
	<i>Dormitator maculatus</i>		Mouth of Papaloapan	184	76.1/18.7	Montoya-Mendoza et al. 2004
	<i>Gobiomarus dormitor</i>		Tlacotalpan	36	41.7/9.9	Present work
	<i>Rhamdia guatemalensis</i> ^a		Tlacotalpan	24	16.7/1.7	Present work
	<i>Heterandria bimaculata</i>	In	Tlacotalpan	8	50/6.5	Present work
<i>Octospiniferoides chandleri</i> Bullock 1957 [Na?, Au]			Lago de Catemaco	10	80/1.5	Salgado-Maldonado 1978
Polymorphidae						
<i>Southwellina hispida</i> (Van Cleave 1925) [Ww, Al]	<i>Gobiomarus dormitor</i>	Me	Tlacotalpan	ND	ND	Páez-Rodríguez et al. 2002
Larval Acanthocephala						
Polymorphidae						
<i>Polymorphus</i> sp. [?, Al]	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	In	Lago de Catemaco	4	25/1	Present work
<i>Polymorphus brevis</i> Van Cleave 1916 [Na, Al]	<i>Cichlasoma fenestratum</i> <i>Rhamdia guatemalensis</i>	Bc, Ey, Me Me	Lago de Catemaco Lago de Catemaco	ND 51	ND 3.9/2	Jiménez-García 1993 Páez-Rodríguez et al. 2002

The number of specimens examined for four of the seven endemic species in this inventory was low, between two and ten individuals. However, enough specimens of the other endemic hosts were examined: 24 hosts were examined for *Poeciliopsis catemaco*, 25 for *Poecilia catemacensis* and 37 for *Cichlasoma fenestratum*. The atherinid *Atherinella amnophila* and the clupeid *Dorosoma petenense* were the only hosts examined from these families, and the examination of a larger number of specimens from these families could provide additional helminth data that were not recorded in this inventory. The data collected to date shows that the helminths of endemic hosts are mostly generalist species with wide geographic distribution.

Data are provided for the Upper Papaloapan, a geographic area that has not been sampled previously. There are also new records for the Lower Papaloapan, including the previously sampled areas of Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz. This new data helps in creating a more general panorama of the basin's helminth fauna.

The helminth species richness reported here for the fish of the Papaloapan (85 species in 36 host species) is greater than that reported for the Balsas River basin (25 species in 13 host species, Salgado-Maldonado et al. 2001a), the Ayuquila River (28 species in 14 host species, Salgado-Maldonado et al. 2004b), and the Lerma and Santiago Rivers (43 species in 33 host species, Salgado-Maldonado et al. 2001b). In contrast, it is comparable to the species richness recorded in the Grijalva-Usumacinta system in the state of Tabasco (107 species in 49 host species, Salgado-Maldonado et al. 2005) and that for the Yucatán Peninsula (93 species in 31 host species, Moravec et al. 1995a, b, c, 2002c; Scholz et al. 1995a, b, 1996a, b, 1997a, b, 2001; Scholz and Salgado-Maldonado 2001; Scholz and Vargas-Vázquez 1998; Mendoza-Franco et al. 1997, 1999, 2000, 2003a, b; Mendoza-Franco and Vidal-Martínez 2001; Kritsky et al. 2000).

The helminth diversity of the Papaloapan basin in terms of taxonomic groups coincides with a well-known pattern for helminth communities in freshwater fish in Mexico, with nematodes and trematodes being more abundant (Salgado-Maldonado and Kennedy 1997; Salgado-Maldonado et al. 2001a, b, 2004a, b, 2005; Aguilar-Aguilar et al. 2003c; Sánchez-Nava et al. 2004). Remarkably, the Papaloapan basin also has an abundant monogenean component compared to the reported abundances in other Mexican hydrological basins. However, previous examinations of freshwater fish for inventories of Mexican freshwater basins (Salgado-Maldonado and Kennedy 1997; Salgado-Maldonado et al. 2001a, b) did not adequately evaluate monogenean presence and diversity because the gills were not examined immediately after the killing of the host. The small size and fragility of the dactylogyrids that predominate in Mexican freshwater fish require that they be collected immediately and that proper fixing and handling procedures be used to avoid their destruction (see Mendoza-Franco et al.

1999, 2000, 2003a; Vidal-Martínez et al. 2001a). The low cestode and acanthocephalan diversity in this inventory also fit previously described patterns for Mexican freshwater fish.

Aguilar-Aguilar et al. (2003b) report a close biogeographic relationship between freshwater helminth faunas from the Papaloapan and those from Tabasco, the Yucatán Peninsula and Nicaragua. The present data support the above and show that the helminth fauna composition in Papaloapan fish is related to that of the freshwater fish from the Grijalva-Usumacinta hydrological system in Tabasco (56% of species shared) (see Salgado-Maldonado et al. 2005) and from the Yucatán Peninsula (42% of species shared) (see Moravec et al. 1995a, b; Scholz et al. 1995a, b, 1996a; Mendoza-Franco et al. 1999, 2000; Kritsky et al. 2000). The Grijalva-Usumacinta system is adjacent the Papaloapan, and, like the Yucatán Peninsula, is located in southeast Mexico. Though knowledge on the helminth fauna of freshwater fish in Nicaragua is still incipient, current records show them sharing 28 helminth species (33%) with the fish of the Papaloapan (see Aguirre-Macedo et al. 2001a, b; Vidal-Martínez et al. 2001b; Mendoza-Franco et al. 2003a). In contrast, only 19% of the helminth species in the Balsas River basin are shared with the fish of the Papaloapan (see Salgado-Maldonado et al. 2001a). The Balsas River basin is adjacent the Papaloapan basin, but drains the western side of the Continental Divide, towards the Pacific Ocean.

The helminth fauna in the fish of the Papaloapan river basin predominantly consists of Neotropical species that are largely autogenic. The latter differs from the other basins in Mexico in which allogenic species are generally more numerous.

Ten of the recorded helminth species (12%) have only been found in fish from the Papaloapan. This means that they can be considered exclusive to this basin, and it provides a distinct character to the basin's helminth fauna. It would be premature, however, to say that these helminths are endemic to the Papaloapan as they were not found associated with endemic fish species. Four of these ten exclusive helminth species parasitize the swamp eel *O. aenigmaticum* and two more in the neotropical catfish *R. guatemalensis*. Both host species are also distributed outside the Papaloapan basin, in Central America. The remaining four exclusive helminth species also parasitize the fish that are distributed outside the Papaloapan. Further examination of these species could show the presence of these helminth species beyond the limits of the Papaloapan River basin.

Host specificity in each parasite species varied from those with strict specificity, such as the monogeneans, to the more frequent generalists found in several host species, like *A. (A.) tenuicollis*, *C. formosanus*, *P. minimum* and *Contracaecum* sp. It is noteworthy, however, that each host family has a closely associated suite of parasite species. For example, the helminth fauna of *Ophisternon aenigmaticum* is distinguished by the presence of the cestode *Monticellia ophisterni* and the nem-

atodes *Pseudocapillaria ophisterni*, *Philometra ophisterni* and *Gibsonema ophisterni*. Another is the mugilid *Agonostomus monticola*, which has a close relationship with the trematode *Creptotrema agonostomi*, the nematode *Spinitectus agonostomi* and even the acanthocephalan *Floridosentis mugilis*, which is only recorded from estuarine and marine mugilids. Helminth communities in characid fish are different from those of cichlid fish, which are distinguished by their association with the trematodes *Crassicutis cichlasomae*, *Oligogonotylus manteri* and *Genarchella isabellae*, the nematodes *Procamallanus (Spirocamallanus) rebecca*, and *Rhabdochona kidderi*, and the acanthocephalan *Neoechinorhynchus golvani*. There are cases of parasites, normally considered exclusive to a particular host group, transferring to fish outside this group. For instance, *C. cichlasomae* was found in the clupeid *Dorosoma petenense*, and *R. kidderi* was found in *Poecilia mexicana* and *Dorosoma petenense*. Nonetheless, there are significant quantitative differences in the infection levels between the common hosts and these atypical hosts. This is because, in the latter, these parasites are not as frequent and many do not mature.

This host specificity pattern is a determinant for the helminth fauna composition of the basin. As mentioned previously, there is a complex of helminth species in the Papaloapan that have not been recorded in other hydrological basins in Mexico, including *Saccocoelioides chauhani*, *Caballerorhynchus lamothei*, *Monticellia ophisterni*, *Philometra ophisterni*, *Gibsonema ophisterni*, *Spinitectus mexicanus* and *Cucullanus mexicanus*. The parasite fauna of the host *Ophisternon aenigmaticus* contributes 43% of these seven species and it is likely that these species may be found in other hydrological basins where this host lives.

If a host species is typical of a certain environment, then its parasites are also typical (Chubb 1963). Hence parasite host specificity is so important in determining the characteristics of the parasite fauna of a certain environment. Using this concept, if a group of hosts is abundant in an environment, their specific parasites might disseminate to other hosts, parasitizing hosts where they are not found normally (Dogiel 1961; Wootten 1973). Thus as Wootten (1973) stated, the helminth fauna composition of the Papaloapan basin is more influenced by its ichthyological composition than by limnological factors.

To delimitate host specificity at the host family level can be questionable. However, Vidal-Martínez et al. (2001b) suggest that in Central America and Mexico, these patterns can be related to certain hosts' very dynamic speciation processes. Cichlid speciation, for example, has been so rapid that no morphological or functional differences exist between different species from the same family for their parasite species. This in turn favors host switching between hosts of the same family.

This inventory shows the richness of helminth parasite species in the fish of the Papaloapan River basin in

comparison with other hydrological basins in Mexico. It also demonstrates that this fauna is typically Neotropical and quite similar to that from the neighboring basins of the Grijalva–Usumacinta system and the Yucatán Peninsula. The data also suggest highly effective transmission between environments within the same basin and that the regional parasite fauna is strongly influenced by fish community composition.

Acknowledgements This study was supported by project no. 27668N from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) Mexico. RAA was supported by Reserach Ph D Fellowship no. 138534 from CONACyT. The authors are indebted to Cristina Cañeda Guzmán, Petra Sánchez Nava, Mirza Patricia Ortega Olivares, Griselda Moreno Navarrete, Juan Manuel Caspeta Mandujano, Rafael Báez Valé and Guadalupe Lara Figueroa, for their assistance in the field and laboratory. We convey our special thanks to two anonymous reviewers and editor for their suggestions in improving the manuscript.

References

- Aguilar-Aguilar R, Báez-Valé R, Mendoza-Palmero C, Salgado-Maldonado G, Barrios-Quiroz G (2003a) Nuevos registros de *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae) para México. *Universidad y Ciencia* 19:62–65
- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Salgado-Maldonado G (2003b) Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J Biogeography* 30:1861–1872
- Aguilar-Aguilar R, Salgado-Maldonado G, Moreno-Navarrete RG, Cabañas-Carranza G (2003c) Helmintos parásitos de peces dulceacuicolas. In Luna I, Morrone JJ, Espinosa D, eds, *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental Las Prensas de Ciencias Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico*, pp 261–270
- Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solis D, Vidal-Martínez VM, Posel P, Arjona-Torres G, Siu-Estrada E, Dumailo S (2001a) Larval helminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic coast of Nicaragua. *Comp Parasitol* 68:42–51
- Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solis D, Vidal-Martínez VM, Posel P, Arjona-Torres G, Dumailo S, Siu-Estrada E (2001b) Some adult endohelminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic drainages of Nicaragua. *Comp Parasitol* 68:190–195
- Almeyda-Artigas RJ (1991) Hallazgo de *Gnathostoma binucleatum* n sp (Nematoda: Spirurida) en felinos silvestres y el papel de los peces dulceacuicolas y oligohalinos como vectores de la gnathostomiasis humana en la cuenca baja del río Papaloapan, Oaxaca-Veracruz, México. *An Inst Cienc Mar y Limnol Univ Nac Autón Méx* 18:137–155
- Almeyda-Artigas RJ, Mosqueda-Cabrera, RJ, Sánchez-Núñez E, Saldaña-Martínez G, Hernández-Viciconti ME, Alcolea-Herrera E, (1995) Development of *Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 (Nematoda: Ganthatomidae) in its first intermediate experimental host. *Res Rev Parasitol* 55:189–194
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al revisited. *J Parasitol* 83:575–583
- Caballero y CE, Winter HA (1954) Metacercariae of *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi 1819) Braun, 1893 in freshwater fishes of Mexico. *Ciencia* 14:77–80
- Caballero-Deloya J (1977) Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Veracruz Nematoda II Descripción de *Spirocamallanus neocaballeroi* sp nov (Nematoda: Camallanidae), del intestino de *Astyanax fasciatus* (Cuvier) pp 409–414 In *Excerta parasit-*

- ológica en memoria del Dr Eduardo Caballero y Caballero. Publicación Especial 4 Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Aguilar-Aguilar R (2000a) *Cucullanus mexicanus* sp n (Nematoda: Cucullanidae) from the intestine of the freshwater catfish *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae) in Mexico. *Helminthol* 37:215-217
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Salgado-Maldonado G (1999) Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus*. sp n *Folia Parasitol* 46:289-295
- Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Salgado-Maldonado G (2000b) *Spinitectus mexicanus* n sp (Nematoda: Cystidicolidae) from the intestine of the freshwater fish *Heterandria bimaculata* in Mexico. *J Parasitol* 86:83-88
- Chubb JC (1963) On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. *Proc Zool Soc Lond* 141:609-621
- Dogiel VA (1961) Ecology of the parasites of freshwater fish. pp 1-47 *In* Parasitology of Fishes, Dogiel VA, Petrushevski GK, Polyanski Yul (eds) (English Translation) Edinburgh Oliver & Boyd
- Ergens R (1969) The suitability of ammonium-picrate in preparing slides of lower Monogenea. *Folia Parasitol* 16:320
- Esch GW, Kennedy CR, Bus AO, Aho JM (1988) Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitol* 96:519-532
- Espinosa-Pérez H, Fuentes-Mata P, Gaspar-Dillanés MT, Arenas-Fuentes V (1998) Notas acerca de la ictiofauna mexicana. pp 227-249 *In* Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, (eds) *Div-ersidad Biológica de México*. Instituto de Biología Univ Nac Autón Méx México
- Espinosa-Pérez H, Gaspar-Dillanés MT, Fuentes- Mata P (1993) Listados Faunísticos de México III Los peces dulceacuicolas mexicanos. Instituto de Biología Univ Nac Autón Méx, México, pp 62
- García-Prieto L (1990) Descripción de una especie nueva del género *Choanoescolex* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) parásita de *Ictalurus meridionalis* de Temascal, Oaxaca, México. *An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool* 61:337-342
- García-Prieto L, Rodríguez LM, Pérez PG (1996) *Proteocephalus brooksi* n sp (Cestoda: Proteocephalidae) in the neotropical fish *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae) from Catemaco, Veracruz, Mexico. *J Parasitol* 82:992-997
- Jiménez-García MI (1993) Fauna helmintológica de *Cichlasoma fenestratum* (Pisces: Cichlidae) del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool* 64:75-78
- Kritsky DC, Mendoza-Franco EF, Scholz T (2000) Neotropical Monogenea. 36 Dactylogyrids from the gills of *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Pimelodidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with proposal of *Ameloblastella* gen n and *Aphanoblastella* gen n (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae). *Comp Parasitol* 67:76-84
- Lamothe-Argumedo R (1974) Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz Trematoda I Una nueva especie de *Succocoeloides* Szidat, 1954, parásita de *Astyanax fasciatus aeneus* Günther. *An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool* 45:39-44
- Lamothe-Argumedo R (1977) *Caballeroiella isabellae* gen nov sp nov. (Trematoda: Hemiuroidae) parásito de *Rhamdia guatemalensis* *In*: Excerta parasitológica en Memoria del Dr Eduardo Caballero y Caballero. Publicación Especial 4 Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México México 207-213
- Lamothe-Argumedo R (1997b) Hospederos definitivos, intermediarios y paraténicos de *Gnathostoma* en Veracruz y Oaxaca, México. *Cuad Mex Zool* 3:22-28
- Lamothe-Argumedo R, Ponciano- Rodríguez G (1986) Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz Trematoda III Redescubrimiento de *Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938). *An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool* 56:323-336
- Lamothe-Argumedo R, Medina-Vences RL, López-Jiménez S, García-Prieto L (1989) Hallazgo de la forma infectiva de *Gnathostoma* sp., en peces de Temascal, Oaxaca, México. *An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool* 60:311-320
- Mendoza-Franco EF, Vidal-Martínez VM (2001) *Salsuginus neotropicalis* n sp (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the pike killifish *Belonesox helianus* (Atheriniformes: Poeciliidae) from southeastern Mexico. *Syst Parasitol* 48:41-45
- Mendoza-Franco EF, Scholz T, Vidal-Martínez VM (1997) *Sciadicleithrum meekii* sp n (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the gills of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae) from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitol* 44:205-208
- Mendoza-Franco EF, Scholz T, Vivas-Rodríguez C, Vargas-Vázquez J (1999) Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitol* 46:267-273
- Mendoza-Franco EF, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo L, Rodríguez-Canul R, Scholz T (2000) Species of *Sciadicleithrum* (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of cichlid fishes from southeastern Mexico and Guatemala: new morphological data and host and geographical records. *Comp Parasitol* 67:85-91
- Mendoza-Franco EF, Posel P, Dumailo S (2003a) Monogeneans (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of freshwater fishes from the Caribbean coast of Nicaragua. *Comp Parasitol* 70:32-41
- Mendoza-Franco EF, Scholz T, Cabañas-Carranza G (2003b) *Guavinella tropica* n gen, n sp (Monogenea: Dactylogyridae) from the gills of the bigmouth sleeper, *Gobiomorus dormitor* (Perciformes: Eleotrididae), from Mexico. *Comp Parasitol* 70:26-31
- Miller RR (1986) Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An Esc Nac Cienc Biol Méx* 30:121-153
- Miller RR, Smith ML (1986) Origin and geography of the fishes of Central Mexico pp 487-517 *In* Hocutt CH, Wiley EO (Eds) *The zoogeography of North American freshwater fishes*. John Wiley and Sons New York USA
- Montoya-Mendoza J, Chávez-López R, Franco-López J (2004) Helminths from *Dormitator maculatus* (Pisces: Eleotridae) in Alvarado lagoon, Veracruz, México, and supplemental data for *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 from *Egretta caerulea* (Aves: Ardeidae). *Gulf Car Res* 16:115-127
- Moravec F (1998) Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region. *Academia Praha* 464 pp
- Moravec F, Scholz T, Mendoza-Franco E, (1995a) *Capillaria (Hepatocapillaria) cichlasomae* (Nematoda: Capillariidae) from the liver of the cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from Yucatan, Mexico. *Folia Parasitol* 42:65-68
- Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Scholz T, Vargas-Vázquez J, Mendoza-Franco E, Gonzalez-Solis D, (1995b) Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan Mexico. Part 1 Adults *Folia Parasitol* 42:115-129
- Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Scholz T, Vargas-Vázquez J, Mendoza-Franco E, Schmitter-Soto JJ, Gonzalez-Solis D, (1995c) Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 2 Larvae *Folia Parasitol* 42:199-210
- Moravec F, Jiménez-García MI, Salgado-Maldonado G (1998) New observations on *Mexiconema cichlasome* (Nematoda: Dracunculioidea) from fishes in Mexico. *Parasite* 5:289-293
- Moravec F, Caspeta-Mandujano JM, Salgado-Maldonado G (2000a) Three new *Procamallanus (Spirocamallanus)* species from freshwater fishes in Mexico. *J Parasitol* 86:119-127
- Moravec F, Salgado-Maldonado G, Jiménez-García MI (2000b) *Pseudocapillaria (Ichtyocapillaria) ophisterni* sp n (Nematoda: Capillariidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Pisces) in Mexico. *Parasitol Res* 86:290-293
- Moravec F, Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R (2002a) Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen et sp n (Quimperiidae) and *Philometra ophisterni* sp n (Philometridae). from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* in Mexico. *Folia Parasitol* 49:109-117

- Moravec F, Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R (2002b) *Neophilometroides* n gen (Nematoda: Philometridae) for *Philometroides caudatus* Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995, with erection of Neophilometroidinae n subfam. J Parasitol 88:774-777
- Moravec F, Mendoza-Franco E, Vivas-Rodríguez C, Vargas-Vázquez J, González-Solis D (2002c) Observations on seasonal changes in the occurrence and maturation of five helminth species in the pimelodid catfish, *Rhamdia guatemalensis*, in the cenote (= sinkhole) Ixin-há, Yucatán, Mexico. Acta Soc Zool Bohem 66:121-140
- Páez-Rodríguez M, Páez-Bistraín R, Campos-Pérez JJ, Velázquez-Silvestre MG (2002) Parasitos en peces comerciales pp 127-144 In La pesca en Veracruz y sus perspectivas de desarrollo Guzmán-Amaya P, Quiroga-Brahams C, Díaz-Luna C, Fuentes-Castellanos D, Contreras CM, Silva-López G (eds) Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de la Pesca y Universidad Veracruzana, México 434 pp
- Pérez PG, Osorio-Sarabia D, García-Prieto L (1992) Helmintofauuna del "juile" *Rhamdia guatemalensis* (Pisces: Pimelodidae), del Lago de Catemaco, Veracruz. Rev Soc Mex Hist Nat 43:25-31
- Pineda-López R, Salgado-Maldonado G, Soto-Galera E, Hernández-Camacho N, Orozco-Zamorano A, Contreras-Robledo S, Cabañas-Carranza G, Aguilar-Aguilar R (2005) Helminth parasites of viviparous fishes in Mexico In Grier H, Uribe MC (Eds) Viviparous Fishes. New Life Publications, Homestead, Florida, pp 437-456
- Revel-Mouroz J (1980) Aprovechamiento y colonización del trópico húmedo mexicano. Fondo de Cultura Económica, México pp 391
- Rosen DE (1976) A vicariance model of Caribbean biogeography. Syst Zool 24:431-464
- Salgado-Maldonado G (1978) Acanthocéfalos de peces IV. Descripción de dos especies nuevas de *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) y algunas consideraciones sobre este género. An Inst Biol Univ Nac Autón Méx Ser Zool 49:35-48
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM (1998) *Creptotrema agnostomi* n sp (Trematoda: Allocreadiidae) from the intestine of freshwater fish of Mexico. J Parasitol 84:431-434
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Brailovsky D, Báez-Vaíe R (2001a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern Mexico. Comp Parasitol 68: 196-203
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Caspeta-Mandujano JM, Moreno-Navarrete RG, Sánchez-Nava P, Aguilar-Aguilar R (2001b) A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, Mexico. Comp Parasitol 68:204-218
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López R, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, Mercado-Silva N (2004a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, east-central Mexico. Comp Parasitol 71:190-202
- Salgado-Maldonado G, Jiménez-García MI, León-Regagnon V (1992) Presence of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 in *Heterandria bimaculata* from Catemaco, Veracruz, and considerations about the acanthocephalans of fresh water fishes of Mexico. Mem Inst Oswaldo Cruz 87 Suppl I:239-240
- Salgado-Maldonado G, Kennedy CR (1997) Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. Parasitol 114:581-590
- Salgado-Maldonado G, Mercado-Silva N, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Aguilar R, Iñiguez-Dávalos LI (2004b) Helminth parasites of freshwater fishes of the Ayuquila river, Sierra de Manatlán Biosphere Reserve, west-central Mexico. Comp Parasitol 71:67-72
- Salgado-Maldonado G, Osorio-Sarabia D (1987) Helminthos de algunos peces del lago de Pátzcuaro. Ciencia y Desarrollo 74:41-57
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R (2003) The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. Biol Inv 5:261-268
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, García-Magaña L, López-Jiménez S, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo ML (2005) Helminthos parásitos de peces dulceacuicolas. In Buenosoria J, Alvarez F, Santiago-Fragoso S, eds. Biodiversidad del estado de Tabasco. CONABIO - Instituto de Biología Univ Nac Autón Méx (In press)
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, Vidal-Martínez VM, Kennedy CR (1997) A checklist of metazoan parasites of cichlid fish from Mexico. J Helminth Soc Wash 64:195-207
- Sánchez-Nava P, Salgado-Maldonado G, Soto-Galera E, Jaimes-Cruz B, (2004) Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the Upper Lerma River subbasin, Mexico. Parasitol Res 93:396-402
- Scholz T, Rosas VR, Pérez G, Choudhury A, de Chambrier A (2003) Taxonomic status of *Choanoscolex lamothei* García-Prieto, 1990 (Cestoda: Proteocephalidea) using morphological and molecular evidence. J Parasitol 89:1212-1219
- Scholz T, Salgado-Maldonado G (2000) The introduction and dispersion of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. Am Midl Nat 143:185-200
- Scholz T, Salgado-Maldonado G (2001) Metacercariae of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidae) parasitising fishes in Mexico. Syst Parasitol 49:23-40
- Scholz T, Vargas-Vázquez J (1998) Trematodes from fishes of the Rio Hondo river and freshwater lakes of Quintana Roo, Mexico. J Helminth Soc Wash 65:91-95
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E (1995a) Cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico as a habitat of adult trematodes of fish. Folia Parasitol 42:37-47
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E (1995b) Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. Folia Parasitol 42:173-192
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F (1996a) *Bothriocephalus pearsei* n sp (Cestoda: Pseudophyllidae) from cenote fishes of the Yucatan Peninsula, Mexico. J Parasitol 82:801-805
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Mendoza-Franco E (1996b) Cestoda and acanthocephala of fishes from cenotes (= sinkholes) of Yucatan, Mexico. Folia Parasitol 43:141-152
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Aguirre-Macedo L, Vidal-Martínez VM (1997a) Species of *Ascocotyle* Looss, 1899 (Digenea: Heterophyidae) of the Yucatan Peninsula, Mexico, and notes on their life-cycles. Syst Parasitol 36:161-181
- Scholz T, Vargas-Vázquez J, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo L (1997b) *Ascocotyle* (*A.*) *nunezue* n. sp. (Digenea: Heterophyidae) from Yucatan, Mexico. J Parasitol 83:141-147
- Scholz T, Aguirre-Macedo L, Salgado-Maldonado G (2001a) Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. J Nat Hist 35:1733-1772
- Scholz T, de Chambrier A, Salgado-Maldonado G (2001b) *Monticellia ophisterni* n sp (Cestoda: Monticelliidae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* (Synbranchiformes) from Mexico. J Parasitol 87:1328-1338
- Sevilla ML (1977): Fauna acuática. In Tamayo JL, Beltrán E, eds., Recursos Naturales de la Cuenca del Papaloapan. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, pp 433-454
- Uyeno T, Miller RR, Fitsimons JM (1983) Karyology of Cyprinodontoid Fishes of the Mexican family Goodeidae. Copeia 2:497-510

- Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solís D, Mendoza-Franco EF (2001a) Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico. Academia Praha pp 165
- Vidal-Martínez VM, Kennedy CR (2000) Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of neotropical cichlid fish. In Salgado-Maldonado G, García Aldrete AN, Vidal-Martínez VM, eds, *Metazoan Parasites in the neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología Univ Nac Autón Méx México pp 227–290
- Vidal-Martínez VM, Scholz T, Aguirre-Macedo ML (2001b) Dactylogyridae of cichlid fishes from Nicaragua, Central America, with descriptions of *Gussevia heterotilapiae* sp n and three new species of *Sciadicleithrum* (Monogenea: Ancyrocephalinae). *Comp Parasitol* 68:76–86
- Wootton R (1973) The metazoan parasite-fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex in relation to features of the habitat and host populations. *J Zool Lond* 171:323–331

Nuevos registros helmintológicos para los peces dulceacuícolas de la cuenca del río Lerma, México

En este trabajo se presentan nuevos registros de helmintos parásitos en los peces de la cuenca del río Lerma, que complementan los estudios realizados previamente en la región. El número de especies de peces que cuenta con registro helmintológico se eleva a 40, entre nativas e introducidas. El registro helmintológico presentado consta de 35 taxones, con un predominio de tremátodos, céstodos y nemátodos. Los datos generados confirman que los céstodos son un componente característico en los peces de la cuenca. Las especies alogénicas especialistas son casi el doble que las autogénicas especialistas. Esto último puede estar en relación con la posición de los hospederos en la cadena trófica, quienes sirven de intermediarios para acceder a aves ictiófagas, que comúnmente son los hospederos definitivos. Se presentan dos taxones que pudieran ser exclusivos de la cuenca del Lerma, así como dos nuevos registros de metacercarias que son detectadas por vez primera en peces de la cuenca, si bien son frecuentes en otros sistemas hidrológicos del país. El número de especies de monogéneos sigue siendo reducido, sin embargo, es cada vez más frecuente localizarlos en diversas especies de peces, con lo que se postula que forman un componente que por razones de método permaneció oculto en trabajos previos. En general, los datos confirman que los ensamblajes de helmintos en los peces de esta cuenca hidrológica son pobres, con un importante componente alogénico generalista, y que son frecuentemente invadidos por especies introducidas, lo cual pudiera suponer un riesgo en términos de conservación debido a que muchas de las especies de esta región son endémicas y presentan un número poblacional reducido.

Palabras clave: Helmintos, monogéneos, tremátodos, céstodos, nemátodos, acantocéfalos, peces dulceacuícolas, cuenca del río Lerma, México.

Resumen

En este trabajo se presentan nuevos registros de helmintos parásitos en los peces de la cuenca del río Lerma, que complementan los estudios realizados previamente en la región. El número de especies de peces que cuenta con registro helmintológico se eleva a 40, entre nativas e introducidas. El registro helmintológico presentado consta de 35 taxones, con un predominio de tremátodos, céstodos y nemátodos. Los datos generados confirman que los céstodos son un componente característico en los peces de la cuenca. Las especies alogénicas especialistas son casi el doble que las autogénicas especialistas. Esto último puede estar en relación con la posición de los hospederos en la cadena trófica, quienes sirven de intermediarios para acceder a aves ictiófagas, que comúnmente son los hospederos definitivos. Se presentan dos taxones que pudieran ser exclusivos de la cuenca del Lerma, así como dos nuevos registros de metacercarias que son detectadas por vez primera en peces de la cuenca, si bien son frecuentes en otros sistemas hidrológicos del país. El número de especies de monogeneos sigue siendo reducido, sin embargo, es cada vez mas frecuente localizarlos en diversas especies de peces, con lo que se postula que forman un componente que por razones de método permaneció oculto en trabajos previos. En general, los datos confirman que los ensamblajes de helmintos en los peces de esta cuenca hidrológica son pobres, con un importante componente alogénico generalista, y que son frecuentemente invadidos por especies introducidas, lo cual pudiera suponer un riesgo en términos de conservación debido a que muchas de las especies de esta región son endémicas y presentan un numero poblacional reducido.

Palabras clave: Helmintos, monogeneos, tremátodos, céstodos, nemátodos, acantocéfalos, peces dulceacuícolas, cuenca del río Lerma, México.

Introducción

Los peces de la cuenca hidrológica del Lerma-Santiago, una de las más importantes del México, han sido objeto de numerosos estudios helmintológicos en los que se han registrado diversas especies de helmintos, entre los que predominan los tremátodos, nemátodos y céstodos, siendo notable la alta proporción de helmintos cuyas fases larvianas utilizan a estos peces como hospederos intermediarios y que generalmente maduran en aves (Salgado-Maldonado et al., 2001b).

La información acerca de la fauna helmintológica de los peces de esta cuenca hidrológica fue compilada recientemente por Salgado-Maldonado et al. (2001b), y ha sido complementada por estudios posteriores (Pérez, 2001; Martínez-Aquino et al., 2004; Sánchez-Nava et al., 2004). Estos trabajos describen la fauna helmintológica de 34 especies de peces, que en general exhiben arreglos pobres, conformados la mayor parte de las veces por pocas especies.

No obstante la existencia de estos estudios, aun existen especies de peces que se distribuyen en la cuenca en los que no se han efectuado estudios helmintológicos, así como zonas dentro del sistema hidrológico que aun no reciben atención desde el punto de vista helmintológico. Este trabajo tiene como objetivo complementar el inventario existente sobre gusanos parásitos de los peces de la cuenca del río Lerma, aportando registros para especies de hospederos no estudiadas anteriormente, además de adicionar nuevos registros en hospederos previamente estudiados en otras localidades dentro de la cuenca.

Material y Métodos

Se examinaron 1507 peces de 22 especies recolectados en 20 localidades (Cuadro 1, Fig. 1). Los peces fueron capturados mediante el uso de redes o equipo de electropesca, transportados vivos al laboratorio y mantenidos en condiciones adecuadas durante las 24 horas siguientes a su captura, tiempo máximo en el que se los sacrificó para practicar a cada pez un examen helmintológico

general. Este examen incluyó la revisión de las escamas, aletas, ojos, orificios genitales y ano, así como los opérculos, arcos y filamentos branquiales, que se separaron del pez y se colocaron en cajas de Petri con agua del medio para su observación bajo el microscopio estereoscópico. El examen de órganos y tejidos internos de cada hospedero se desarrolló mediante la disección del pez y la separación de cada órgano. Los tejidos y órganos sólidos como la musculatura, grasa, mesenterios, gónadas, hígado, bazo y riñones se inspeccionaron mediante la compresión entre dos vidrios de tamaño adecuado, en tanto que el aparato digestivo completo se retiró del pez y se colocó en una caja de Petri con solución salina al 0.7%, para inspeccionarlo por desgarramiento bajo el microscopio estereoscópico. Todos los helmintos se contaron y retiraron de los tejidos y órganos del hospedero para su fijación y posterior procesamiento. A los metacéstodos y larvas de nemátodos enquistados se les retiraron las cubiertas del quiste, dejándolas libres antes de la fijación. Todos los platelmintos y nemátodos se fijaron directamente con formol salino al 4% caliente.

Para su estudio morfológico y determinación taxonómica, los tremátodos y céstodos se tiñeron con paracarmín de Mayer, se deshidrataron en una serie de alcoholes graduales, se aclararon con salicilato de metilo y se montaron en preparaciones totales permanentes con bálsamo de Canadá. Los nemátodos se estudiaron aclarándolos en preparaciones temporales en glicerina, y después se conservaron en alcohol al 70%. Los términos 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) se usaron según el criterio de Margolis *et al.* (1982). De acuerdo con Esch *et al.* (1988) se distinguieron especies autógenas (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). Los ejemplares de referencia se depositaron en la Colección Nacional de Helminfos (CNHE) del Instituto de Biología de la UNAM.

Resultados

Los helmintos parásitos recuperados, sus hospederos, localidades de colecta y datos de prevalencia e intensidad promedio se muestran en el cuadro 2. En el presente estudio se registran 35 especies de helmintos obtenidas de 22 especies de peces dentro de la cuenca del río Lerma.

De las 22 especies de peces que presentaron parásitos (adicionalmente se examinaron 2 ejemplares de *Carassius auratus* sin que se encontraran helmintos), 19 son endémicas, una nativa de México pero recientemente introducida a la cuenca del Lerma, y dos más introducidas artificialmente a cuerpos de agua de México. El presente estudio aporta el primer registro helmintológico para las especies *Lampetra geminis*, *Ameca splendens*, *Skiffia lermae*, *S. multipunctata*, *Zoogoneticus quitzeoensis* y *Chirostoma arge*, todas endémicas de la cuenca del Lerma-Santiago, incrementando a 40 el número de especies de peces que cuenta actualmente con registro helmintológico. El registro helmintológico incluye 5 especies de monogeneos, 12 de tremátodos, 10 de céstodos, 7 de nemátodos y una de acantocéfalos. De las especies de helmintos registradas, 13 (37.1%) son autógenicas, en tanto que las 22 (62.9%) restantes son formas larvarias alogénicas. Los céstodos fueron uno de los grupos predominantes en los peces analizados, presentando 10 especies (28.6% respecto al total de especies de helmintos). El número de especies de céstodos solo fue menor al de tremátodos (12 especies, 34.3%), y resultó superior al de nemátodos (7 especies, 20%). Estos tres grupos de helmintos fueron los mejor representados, en tanto que los monogeneos y acantocéfalos fueron escasos (5 y 1 especies, respectivamente). La metacercaria de *Posthodiplostomum minimum*, el céstodo *Bothriocephalus acheilognathi* y las larvas del nemátodo *Contracaecum* sp. fueron las de mayor distribución entre los peces de la cuenca estudiada, presentándose en varias especies de hospederos. La distribución

de los tremátodos metacercaria de *Lampetra* y Haploporidae gen. sp. podría estar limitada a la cuenca del Lerma-Santiago. Los helmintos introducidos *Centrocestus formosanus*, *Bothriocephalus acheilognathi* y *Pseudocapillaria tomentosa* fueron encontradas en diversas localidades parasitando un amplio espectro de hospederos.

Discusión

En la cuenca del río Lerma habitan 42 especies de peces dulceacuícolas (Soto-Galera et al, 1998). En el presente estudio se examinaron 19 especies de peces nativas de la cuenca, seis de las cuales fueron por vez primera objeto de un estudio helmintológico. Estas especies, en adición a las previamente estudiadas (Salgado-Maldonado et al., 2001; Martínez-Aquino et al., 2004), conforman un total de 40 especies de peces presentes en la cuenca, la mayoría de estas nativas, que actualmente cuentan con algún registro helmintológico.

La mayor proporción de especies registradas (62.9%) se encuentran en estado larvario dentro de los peces. Estas especies casi duplican a las de adultos y forman el principal componente de la helmintofauna, pues prácticamente la totalidad de especies de peces estudiada actúa como hospedero intermediario para diversas especies de helmintos. La excepción fue el charal *Chirostoma arge*, que solo estuvo parasitado por el tremátodo adulto *Allocreadium mexicanum* y el céstodo adulto *Bothriocephalus acheilognathi*. La alta proporción de estadios larvarios en los peces dulceacuícolas de la cuenca Lerma-Santiago coincide con lo descrito para esta misma región por Salgado-Maldonado (2001b).

La fauna helmintológica registrada en este estudio exhibe características similares con respecto a la de otros sistemas hidrológicos de México: una alta riqueza de especies de tremátodos y nemátodos, y una escasez de especies de monogeneos y acantocéfalos (Choudhury & Dick 2000; Salgado-Maldonado et al., 2001a, 2001b, 2004a, 2004b). Sin embargo, la proporción de especies de céstodos fue elevada en relación a otros sistemas hidrológicos,

coincidiendo con lo registrado previamente (Salgado-Maldonado et al., 2001b). Se considera que los céstodos no constituyen un componente importante de la fauna helmintológica de los peces de México (Salgado-Maldonado et al., 2001a, 2004a, 2004b, 2005b; Aguilar-Aguilar et al., 2004), sin embargo, las diferentes especies de metacéstodos que se encontraron parasitando distintos peces dentro de la cuenca, junto con los dos céstodos encontrados en estado adulto, conforman un porcentaje importante (aproximadamente 27%) del total de especies de helmintos que parasitan a los peces de la región y que es relativamente similar a lo registrado previamente para el sistema Lerma-Santiago (aproximadamente 30%) (Salgado-Maldonado et al., 2001). Esta alta proporción de metacéstodos define las comunidades helmintológicas del Altiplano Mexicano (Salgado-Maldonado et al., 2001b). En particular, los metacéstodos de la familia Dilepididae son parásitos relativamente frecuentes en peces del centro y sureste de México (Scholz y Salgado-Maldonado, 2001), y es muy probable que la gran diversidad de estos organismos en la cuenca del Lerma-Santiago este en relación con el área de distribución de sus hospederos definitivos, que principalmente son aves ictiófagas (Salgado-Maldonado et al., 2001b; Sánchez-Nava et al., 2004)

Comúnmente se ha considerado que los monogeneos son un grupo poco diverso en los peces dulceacuícolas de México (Salgado-Maldonado et al., 2001a, 2001b), presentando pocas especies en cada sistema hidrológico. En particular en la cuenca del Lerma-Santiago solo se habían registrado tres especies de hospederos nativas parasitadas con monogeneos (Salgado-Maldonado et al., 2001b), sin embargo, en el presente estudio el monogeneo *Salsuginus* sp., fue encontrado en cuatro especies de goodeidos, y recientemente había sido registrado en peces de la cuenca del Lerma (Martínez-Aquino et al., 2004), indicando que este grupo puede ser más diverso de lo que previamente se sugirió. De hecho, se considera que la diversidad de monogeneos en los peces dulceacuícolas de México ha sido subestimada por distintos problemas

metodológicos que sólo recientemente se han empezado a considerar (Mendoza-Franco et al., 2003; Salgado-Maldonado et al., 2005c).

La única especie de acantocéfalo registrada en el presente estudio fue *Polymorphus brevis*, que es al parecer, la única especie que se puede encontrar en la cuenca del Lerma-Santiago. Esta escasez de especies de acantocéfalos es una característica de los ensamblajes de helmintos en peces dulceacuícolas de México (Salgado-Maldonado et al., 2005c), de tal forma que se considera a este grupo como el más raro en estos hospederos (Salgado-Maldonado et al., 2005a).

Dos de las cinco especies de helmintos que no habían sido registradas previamente en la cuenca del Lerma-Santiago pudieran representar taxones restringidos a la cuenca, éstos son la metacercaria presente en *Lampetra geminis* y el tremátodo Haploporidae gen. sp., parásito del goodeido *Amea splendens*. En este último hospedero fue también registrada la metacercaria de *Ascocotyle tenuicollis*, que madura en aves ictiofagas (Scholz et al., 2001) y que presenta una distribución amplia en el país, siendo frecuente en peces de cuencas hidrológicas exorreicas (Salgado-Maldonado et al., 2004a, 2004b, 2005, b 2005c), pero que hasta la fecha no había sido registrada en el centro de México. Otra especie de goodeido (*Goodea atripinnis*) presentó a la metacercaria de *Apharyngostrigea* sp., que es otro taxón del que sólo existían registros para sistemas hidrológicos tropicales del país (Salgado-Maldonado et al., 2005, b 2005c).

La revisión del material helmintológico obtenido en este estudio permitió determinar que las metacercarias registradas como *Proterodiplostomum* sp. en Salgado-Maldonado et al. (2001b), pertenecen en realidad al género *Tylodelphys*. Así también, el estudio de un mayor número de ejemplares indica que el único nemátodo de la familia Capillariidae que se encuentra en la presa Ignacio Allende es *Pseudocapillaria tomentosa*, por lo que consideramos que los

nemátodos denominados Capillariidae gen. sp. en Salgado-Maldonado et al. (2001b), deben de ser incluidos en esta especie.

Los datos derivados de este estudio permiten confirmar que, en general, las comunidades helmintológicas en estos hospederos son pobres y con un importante componente alogénico generalista, evidenciado por la presencia de *Posthodiplostomum minimum* en 18 de las 22 especies de peces examinadas. De la misma forma, los presentes registros confirman que dichas comunidades son invadidas por especies introducidas antropogénicamente como *Bothriocephalus acheilognathi* (presente en 17 de las 22 especies de peces estudiadas), *Centrocestus formosanus*, y *Pseudocapillaria tomentosa*. Los efectos que estas especies pueden provocar en peces nativos de México han sido descritos en diversos trabajos (Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Moravec et al., 2001; Salgado-Maldonado y Pineda-Lopez, 2003), y si bien *P. tomentosa* ha podido establecerse en un escaso número de hospederos nativos, *C. formosanus* y *B. acheilognathi* han sido mucho más exitosos (ver Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Salgado-Maldonado y Pineda-Lopez, 2003), y su presencia en peces de la cuenca del Lerma puede ser un factor relevante en términos de conservación debido a que una buena proporción de los hospederos a los que invaden presentan un área de distribución restringida en combinación con un reducido número poblacional.

Literatura citada

- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R. G. Moreno-Navarrete y G. Cabañas-Carranza. 2004. Helminths parasites of freshwater fishes. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 261-270.
- Choudhury, A. & T.A. Dick. 2000. Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: empirical evidence. *Journal of Biogeography* 27: 935-956.
- Esch G.W., C.R. Kennedy, A.O. Bush & J.M. Aho. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: Alternative strategies for colonization. *Parasitology* 96: 519-532.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris & G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an *ad 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, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 889-890.

Mendoza-Franco, E., 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.

Moravec, F., R. Aguilar-Aguilar y G. Salgado-Maldonado. 2001. Systematic status of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de Leon et Salgado-Maldonado, 1986 (Nematoda: Capillaridae) from freshwater fishes in Mexico. *Acta Parasitologica* 46: 8-11.

Pérez, P.G. 2001. *Margotrema guillerminae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) from two species of freshwater fishes in lake Zacapu, Michoacan State, Mexico, and new records of *Margotrema bravoae* Lamothe, 1970. *Journal of Parasitology* 87: 1112-1114.

Salgado-Maldonado, G., R. Aguilar-Aguilar y G. Cabañas-Carranza. 2005a. *Atactorhynchus duranguensis* n. sp. (Acanthocephala: Atactorhynchinae) from *Cyprinodon meeki* (Pisces: Cyprinodontidae) near Durango, Mexico. *Systematic Parasitology* 60: 205-209.

Salgado-Maldonado, G., R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera y C. Mendoza-Palmero. 2005b. Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico. *Parasitology Research* 96: 69-89.

Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, J.M. Caspeta-Mandujano, E. Soto-Galera, E. Mayén-Peña, D. Brailovsky & 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, Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 204-218.

Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R. F. Pineda-López, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva. 2004a. Helminth parasites of Freshwater fishes of the Panuco river basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71: 190-202.

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. F. Pineda López. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5: 261-268.

Salgado-Maldonado, G., R. F. Pineda-López, L. García-Magaña, S. López-Jiménez, V.M. Vidal-Martínez & M.L. Aguirre-Macedo. 2005c. Helminths parasites of freshwater fishes. In: J. Bueno-Soria, S. Santiago-Fregoso & F. Álvarez (eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco, México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp x-x.

Sánchez-Nava, P., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera y B. Jaimes-Cruz. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Gooeidae) in the upper Lerma river sub-basin, Mexico. *Parasitology Research* 93: 396-402.

Scholz, T., M. L. Aguirre-Macedo y G. Salgado-Maldonado. 2001. Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. *Journal of Natural History* 35: 1733-1772.

Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2000. The introduction and dispersion of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *American Midland Naturalist* 143: 182-200.

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

Soto-Galera, E., E. Díaz-Pardo, E. López-López & J. Lyons. 1998. Fish as indicators of environmental quality in the Río Lerma basin, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 267-276.

Fig. 1. Sitios en la cuenca del río Lerma donde se realizaron los muestreos. Los números corresponden a los de las localidades en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Georreferencia de las localidades de muestreo en la cuenca del río Lerma

Num.	Localidad, Estado	Tipo de Hábitat	Georreferencia
1	Balneario El Rincón, Jalisco	Manantial	20° 41' N, 103° 50' O
2	Chapala, Jalisco	Lago	20° 14' N, 103° 10' O
3	Irapeo, Jalisco	Arroyo	19° 41' 11.5" N, 101° 02' 31.8" O
4	Pino Real, Jalisco	Arroyo	19° 39' 34" N, 101° 00' 04.5" O
5	Atotonilco, Guanajuato	Río	21° 00' 07.8" N, 100° 47' 58.1" O
6	Cieneguilla, Guanajuato	Río	20° 57' 08" N, 100° 47' 42.7" O
7	Ignacio Allende, Guanajuato	Presa	20° 55' N, 100° 50' O
8	Jesús María, Guanajuato	Presa	21° 21' 15.6" N, 101° 13' 03.9" O
9	La Biznaga, Guanajuato	Presa	21° 25' 30" N, 100° 52' 52.7" O
10	La Laja, Guanajuato	Río	21° 12' 22" N, 100° 55' 20.4" O
11	La Quemada, Guanajuato	Río	21° 19' 37.9" N, 101° 05' 44.6"
12	Las Adjuntas Guanajuato	Río	21° 07' 29.2" N, 100° 52' 12.2" O
13	Los Remedios, Guanajuato	Río	20° 47' 20.2" N, 100° 48' 25" O
14	Soria/La Huerta, Guanajuato	Río	20° 48' 45.5" N, 100° 49' 07.1" O
15	Ignacio Ramírez, México	Presa	19° 26' 54" N, 99° 54' 39" O
16	Santiago Tilapa, México	Presa	19° 11' 20" N, 99° 23' 55" O
17	Trinidad Fabela, México	Presa	19° 49' 27" N, 99° 47' 12" O
18	La Mintzita, Michoacán	Manantial	19° 38' 40.3" N, 101° 16' 28.2" O
19	Pátzcuaro, Michoacán	Lago	19° 32' - 19° 41' N, 101° 27' - 101° 53' O
20	Presa Cointzio, Michoacán	Presa	19° 36' 46" N, 101° 17' 58" O

Cuadro 2. Descripción de las infecciones por helmintos en los peces de la cuenca del río Lerma

P. P. = Peces parasitados; H. R. = Helmintos recolectados; I. P. = Intensidad promedio

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
PETROMYZONTIDAE						
<i>Lampetra geminis</i>						
Pino Real (n = 11)	Metacercaria	1	1	9.1%		1
Arroyo Irapeo (n = 16)	Metacercaria	6	10	37.5%	1 - 3	1.67
CYPRINIDAE						
<i>Algansea lacustris</i>						
Lago de Patzcuaro (n = 5)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	40.0%	1 - 1	1
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	20.0%		1
	<i>Spiroxys</i> sp.	2	2	40.0%	1 - 1	1
<i>Algansea tincella</i>						
Presa Ignacio Allende (n = 17)	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	175	17.7%	6 - 168	58.33
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	258	88.2%	2 - 64	17.2
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	5.9%		1
	Cryptogonimidae gen. sp.	1	1	5.9%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	5.9%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	5.9%		1
<i>Notropis sallei</i>						
Presa Ignacio Ramírez (n = 20)	Proteocephalidae gen. sp.	13	385	65.0%	1 - 133	29.62
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	5.0%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	10.0%	1 - 1	1
	<i>Ligula intestinalis</i>	4	5	20.0%	1 - 2	1.25
	<i>Cycluster a ralli</i>	3	5	15.0%	1 - 2	1.67
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	10.0%	1 - 1	1
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	5.0%		1
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	5.0%		1
<i>Yuriria alta</i>						
Río La Laja (N = 26)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	25	236	96.2%	1 - 49	9.44
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	9	44	34.6%	1 - 22	4.89

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Presa Ignacio Allende (n = 63)	<i>Contracaecum</i> sp.	10	23	38.5%	1 - 8	2.3
	<i>Tyloodelphis</i> sp.	2	3	7.7%	1 - 2	1.5
	Monogenea gen. sp.	1	6	1.6%		6
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	40	1040	63.5%	1 - 338	26
	<i>Centrocestus formosanus</i>	9	1230	14.3%	1 - 945	136.67
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	8	20	12.7%	1 - 5	2.5
Atotonilco (n = 17)	<i>Contracaecum</i> sp.	2	4	4.0%	1 - 3	2
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	4	11.8%	1 - 3	2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	5	23.5%	1 - 2	1.25
Las Adjuntas (n = 19)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	5.3%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	9	21.1%	1 - 5	1.25
Los Remedios (n = 15)	Monogenea gen. sp.	8	13	53.3%	1 - 5	1.63
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	1728	100.0%	3 - 347	115.2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	6.7%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	50	16.7%		50
La Cieneguilla (n = 6)	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	223	16.7%		223
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	15	33.3%	7 - 8	7.5
	<i>Cyprinus carpio</i>					
	Ignacio Allende (n = 16)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	6.3%	
Río La Laja (N = 12)	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	376	18.8%	61 - 183	125.33
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	12.5%	1 - 1	1
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	3	8	18.8%	1 - 6	2.67
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	3	6.3%		3
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	6.3%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	8	16.7%	1 - 7	4
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	8.3%		1
GOODEIDAE						
<i>Allophorus robustus</i>						
Río La Laja (n = 15)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	4	6.7%		4
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	6.7%		1

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Lago de Pátzcuaro (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	14	2128	50.0%	1 - 903	152
	<i>Clinostomum complanatum</i>	6	154	21.4%	1 - 80	25.67
	<i>Tylodelphis</i> sp.	13	124	46.4%	1 - 41	9.54
	<i>Cycluster a ralli</i>	5	10	17.9%	1 - 5	2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	12	10.7%	2 - 6	4
	Dilepídidae gen. sp.	2	3	7.1%	1 - 2	1.5
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	8	84	28.6%	2 - 24	10.5
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	2	3	7.1%	1 - 2	1.5
	<i>Spiroxys</i> sp.	15	262	53.6%	1 - 52	17.47
	<i>Eustrongylides</i> sp.	10	96	35.7%	1 - 24	9.6
	<i>Gnathostoma</i> sp.	1	1	3.6%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	3	10.7%	1 - 1	1
	<i>Polymorphus brevis</i>	2	3	7.1%	1 - 2	10.5
Ignacio Allende (n = 7)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	69	71.4%	2 - 28	13.8
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	14.3%		1
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	14.3%		1
<i>Ameca splendens</i>						
Balneario El Rincón (n = 35)	Haploporidae gen. sp.	10	32	28.6%	1 - 10	3.2
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	3	7	8.6%	1 - 5	2.33
	<i>Salsuginus</i> sp.	2	2	5.7%	1 - 1	1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	28	134	80.0%	1 - 23	4.79
	<i>Polymorphus brevis</i>	2	2	5.7%	1 - 1	1
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>						
Presa Ignacio Ramírez (n = 31)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	4	6.5%	1 - 3	2
	<i>Tylodelphis</i> sp.	12	697	38.7%	2 - 399	58.08
	<i>Ligula intestinalis</i>	5	8	16.1%	1 - 3	1.6
	<i>Valipora campylancristota</i>	1	5	3.2%		5
	<i>Spiroxys</i> sp.	3	3	9.7%	1 - 1	1
	<i>Polymorphus brevis</i>	1	1	3.2%		1

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
<i>Goodea atripinnis</i>						
Río La Laja (n = 32)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	142	46.9%	1 - 33	9.47
	<i>Uvulifer</i> sp.	2	3	6.3%	1 - 2	1.5
	<i>Apharingostrigea</i> sp.	1	1	3.1%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	8	8	25.0%	1 - 1	1
Presa Ignacio Allende (n = 143)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	85	614	59.4%	1 - 80	7.22
	<i>Clinostomum complanatum</i>	9	34	6.3%	1 - 11	
	<i>Centrocestus formosanus</i>	5	21	3.5%	2 - 11	4.2
	Proteocephalidae gen. sp.	6	58	4.2%	1 - 17	9.67
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	2	3	1.4%	1 - 2	1.5
	<i>Contracaecum</i> sp.	8	11	6.3%	1 - 11	1.38
Presa Trinidad Fabela (n = 33)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	7	3.0%		7
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	3.0%		1
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	3.0%		1
Presa La Biznaga (n = 53)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	30	202	56.6%	1 - 45	6.73
	Proteocephalidae gen. sp.	15	51	28.3%	1 - 17	3.4
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	1.9%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	5	6	9.4%	1 - 2	1.2
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	1.9%		1
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	1.9%		1
La Mintzita (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	6	18.2%	3 - 3	3
	<i>Tylodelphis</i> sp.	1	1	9.1%		1
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	2	9.1%		2
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	10	222	90.9%	5 - 49	22.2
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	9.1%		1
Atotonilco (n = 10)	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	12	10.0%		12
Presa Jesus Maria (n = 23)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	28	39.1%	1 - 7	3.1
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	4	13.0%	1 - 2	1.33
La Cieneguilla (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	7	108	63.6%	4 - 59	15.43
	<i>Clinostomum complanatum</i>	2	5	18.2%	1 - 4	2.5
	<i>Centrocestus formosanus</i>	6	156	54.5%	2 - 63	26

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helmineto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Los Remedios (n = 17)	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	9.1%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	4	15	36.4%	1 - 7	3.75
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	9.1%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	10	23.5%	1 - 5	2.5
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	5.9%		1
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	7	21	41.2%	1 - 6	3
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	5	62	29.4%	5 - 32	12.4
Presa Cointzio (n = 4)	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	5.9%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	3	110	75.0%	11 - 71	36.67
Lago de Chapala (n = 8)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	307	62.5%	8 - 180	61.4
	<i>Glossocercus auritus</i>	1	1	12.5%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	3	35	37.5%	3 - 25	11.67
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	2	12.5%		1
	<i>Polymorphus brevis</i>	1	1	12.5%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	44	33.3%	2 - 42	22
Soria/La Huerta (n = 6)	<i>Gyrodactylus</i> sp.	2	3	33.3%	1 - 2	1.5
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	6	16.7%		6
	<i>Skiffia lermae</i>					
La Mintzita (n = 30)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	48	30.0%	1 - 16	5.33
	<i>Tylodelphis</i> sp.	6	21	20.0%	1 - 16	3.5
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	2	3.3%		2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.3%		1
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	3.3%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	25	131	83.3%	1 - 39	5.24
	<i>Eustrongylides</i> sp.	2	2	6.7%	1 - 1	1
	<i>Skiffia multipunctata</i>					
La Mintzita (n = 31)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	53	48.4%	1 - 9	3.53
	<i>Tylodelphis</i> sp.	9	17	29.0%	1 - 3	1.89
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.2%		1
	Proteocephalidae gen. sp.	4	6	12.9%	1 - 3	1.5
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	27	136	87.1%	1 - 17	5.04

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
<i>Xenotoca variata</i>						
Río La Laja (n = 22)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	34	54.6%	1 - 6	5.04
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	4.6%		1
Ignacio Allende (n = 111)	<i>Valipora mutabilis</i>	2	3	9.1%	1 - 2	1.5
	<i>Contracaecum</i> sp.	6	7	27.3%	1 - 2	1.17
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	54	573	48.7%	1 - 67	10.61
	<i>Clinostomum complanatum</i>	9	71	8.1%	1 - 45	7.89
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	8	34	7.2%	1 - 17	4.25
	<i>Cyclusteria ralli</i>	4	4	3.6%	1 - 1	1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	6	8	5.4%	1 - 2	1.33
	<i>Contracaecum</i> sp.	22	29	19.8%	1 - 3	1.32
<i>Spiroxys</i> sp.	2	2	1.8%	1 - 1	1	
La Mintzita (n = 27)	<i>Polymorphus brevis</i>	3	4	2.7%	1 - 2	1.33
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	7	7.4%	2 - 5	3.5
	<i>Tylodelphis</i> sp.	3	4	11.1%	1 - 2	1.33
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	3.7%		1
	<i>Margotrema bravoae</i>	2	3	7.4%	1 - 2	1.5
	<i>Salsuginus</i> sp.	5	7	18.5%	1 - 3	1.4
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	4	14.8%	1 - 1	1
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	3.7%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	4	24	14.8%	1 - 17	6
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	3.7%		1
	<i>Polymorphus brevis</i>	1	1	3.7%		1
La Cieneguilla (n = 32)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	3.1%		1
	<i>Centrocestus formosanus</i>	2	2	6.3%	1 - 1	1
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	1	3.1%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	13	49	40.6%		3.77
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	1	3.1%		1

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Atotonilco (n = 16)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	6.3%		1
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	4	6.3%		4
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	6.3%		1
Los Remedios (n = 9)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	11.1%		1
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	1	11.1%		1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	11.1%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	1	11.1%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	11.1%		1
Presa Jesús María (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	8	165	72.7%	2 - 100	20.6
	<i>Contracaecum</i> sp.	6	8	54.6%	1 - 2	1.3
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>						
La Mintzita (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	12	17.9%	1 - 5	2.4
	<i>Tylodelphis</i> sp.	4	4	14.3%	1 - 1	1
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	3.6%		1
	<i>Salsuginus</i> sp.	3	6	10.7%	1 - 3	2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.6%		1
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	23	230	82.1%	1 - 27	10
POECILIIDAE						
<i>Poecilia sphenops</i>						
Lago de Chapala (n = 7)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	48	28.6%	4 - 44	24
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	5	42.9%	1 - 3	1.67
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	14.3%		1
	<i>Polymorphus brevis</i>	2	3	28.6%	1 - 2	1.5
<i>Poeciliopsis infans</i>						
Ignacio Allende (n = 20)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	105	60.0%	1 - 34	8.75
	<i>Tylodelphis</i> sp.	1	1	5.0%		1
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	1	5.0%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	4	20.0%	1 - 1	1
La Cieneguilla (n = 25)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	19	36.0%	1 - 9	2.1
	Ancyrocephalinae gen. sp.	2	3	8.0%	1 - 2	1.5
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	1	1	4.0%		1

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Lago de Chapala (n = 7)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	4.0%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	4.0%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	2	14.3%		2
	<i>Polymorphus brevis</i>	1	1	14.3%		1
Atotonilco (n = 5)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	2	40.0%	1 - 1	1
ATHERINIDAE						
<i>Chirostoma arge</i>						
Los Remedios (n = 16)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	14	105	87.5%	1 - 18	7.5
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	5	35	31.3%	1 - 18	7
<i>Chirostoma estor</i>						
Lago de Pátzcuaro (n = 68)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	6	7.4%	1 - 2	1.2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	5	5.9%	1 - 2	1.25
	<i>Parvitaenia</i> sp.	1	3	1.5%		3 ± 0
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	5	12	7.4%	1 - 5	2.4
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	4	1.5%		4
	<i>Spinitectus osorioi</i>	1	1	1.5%		1
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	1.5%		1
	<i>Polymorphus brevis</i>	10	29	14.7%	1 - 8	2.9
<i>Chirostoma jordani</i>						
Ignacio Allende (n = 38)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	43	31.6%	1 - 13	3.58
	<i>Tylodelphis</i> sp.	4	14	10.5%	1 - 8	3.5
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	14	36	36.8%	1 - 8	2.57
	<i>Paradilepis urceus</i>	5	41	13.2%	4 - 12	8.2
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	7	10.5%	1 - 3	1.75
Presa La Biznaga (n = 46)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	5	4.4%	2 - 3	2.5
	<i>Tylodelphis</i> sp.	31	99	67.4%	1 - 15	3.19
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	31	130	67.4%	1 - 16	4.19
	<i>Paradilepis urceus</i>	2	4	4.4%	1 - 3	2
	<i>Paradilepis caballeroi</i>	1	2	2.2%		2
	<i>Parvitaenia</i> sp.	1	1	2.2%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	2.2%		1

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Atotonilco (n = 15)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	6.7%		1
	Dilepididae gen. sp.	1	2	6.7%		2
Presa Jesús María (n = 15)	<i>Tylodelphis</i> sp.	7	17	46.7%	1 - 9	2.43
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	7	42	46.7%	1 - 19	6
	Dilepididae gen. sp.	13	246	86.7%	6 - 41	10.47
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	2	6.7%		2
Soria/La Huerta (n = 48)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	2	2	4.2%	1 - 1	1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	11	77	22.9%	1 - 17	7
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	2.1%		1
	Dilepididae gen. sp.	33	102	68.8%	1 - 23	3.09
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	4.2%	1 - 1	1
La Quemada (n = 14)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	6	23	42.9%	1 - 12	3.83
	Dilepididae gen. sp.	2	2	14.3%	1 - 1	1
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	7.1%		1
Las Adjuntas (n = 30)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	3.3%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	3	8	10.0%	1 - 6	2.67
	<i>Uvulifer</i> sp.	2	3	6.7%	1 - 2	1.5
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	8	20	26.7%	1 - 7	2.5
	Dilepididae gen. sp.	8	32	26.7%	1 - 16	4
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	3.3%		1
	<i>Eustrongylides</i> sp.	2	3	6.7%	1 - 2	1.5
<i>Chirostoma riojai</i>						
Santiago Tilapa (n = 44)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	2.3%		1
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	3	6	6.8%	1 - 4	2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	4	6.8%	1 - 2	1
Presa Ignacio Ramírez (n = 26)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	11	15.4%	1 - 6	2.75
	<i>Tylodelphis</i> sp.	5	24	19.2%	1 - 19	4.8
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	20	3.9%		20
<i>Chirostoma</i> sp.						
Lago de Pátzcuaro (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	3.6%		1
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	6	8	21.4%	1 - 2	1.33
	<i>Polymorphus brevis</i>	3	5	10.7%	1 - 2	1.67

Cuadro 2. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P.
Ignacio Allende (n = 13)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	9	30.8%	1 - 4	2.25
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	15.4%	1 - 1	1
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	3	23.1%	1 - 1	1
Lago de Chapala (n = 5)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	2	20.0%		1
	Dilepididae gen. sp.	1	2	20.0%		1
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	12	80.0%	1 - 8	3
CYCHLIDAE						
<i>Oreochromis</i> sp.						
Atotonilco (n = 2)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	2	50.0%		2
	<i>Enterogyrus</i> sp.	1	2	50.0%		2
Ignacio Allende (n = 8)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	12.5%		1
	<i>Enterogyrus</i> sp.	1	1	12.5%		1
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	12.5%		1

CAPÍTULO II. Comunidades de helmintos parásitos de los peces de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan

La composición taxonómica y riqueza específica de las comunidades de helmintos parásitos de los peces de un cuerpo de agua determinado, son resultado de la interacción de numerosos factores, tales como la posición geográfica y las características generales del cuerpo de agua (Kennedy, 1990; Guégan y Kennedy, 1993; Hartvigsen y Halvorsen, 1993), la antigüedad, el número y características de peces que lo habitan (Hartvigsen y Halvorsen, 1994), el origen, la procedencia y la evolución de los huéspedes (Kennedy y Guégan, 1994), la proximidad o lejanía al centro de origen y dispersión de las especies de huéspedes (Kennedy y Bush, 1994), la presencia de otras especies de peces congénicas o de la misma familia (Kennedy y Moriarty, 1987), el tamaño corporal del pez, su abundancia, dieta, gregarismo, amplitud de su distribución geográfica (Sasal y Morand, 1998) o el grado de endemismo.

La interacción de los factores mencionados está determinada por las condiciones que presenta la región donde se encuentra un determinado cuerpo de agua, y en un país como México, en cuyo territorio confluyen las regiones Neártica y Neotropical, es común encontrar distintas condiciones que probablemente modifican los factores que contribuyen a estructurar una comunidad de helmintos de localidad en localidad. Como ya se mencionó en la introducción general, la mayor parte de las generalizaciones que existen sobre comunidades helmintológicas han sido propuestas para regiones templadas. Sin embargo, la evidencia que existe sobre regiones tropicales sugiere que el arreglo de especies y la importancia de éstas es diferente en los peces tropicales. En el presente capítulo se compara y describe la composición, riqueza y estructura general de las comunidades de helmintos parásitos de las especies de peces de la cuenca del Lerma con las del Papaloapan. Esta comparación permitirá establecer las diferencias en la estructura de las comunidades helmintológicas, para con ello discernir sobre los distintos procesos de estructuración en cada región. La comparación se basa en muestreos y la aplicación de análisis utilizados en ecología de comunidades helmintológicas.

ANTECEDENTES

I. Generalidades

El estudio de los factores que definen la estructura de las comunidades de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas se ha efectuado principalmente en latitudes templadas. En ellos se ha tratado de establecer el tipo de factores que intervienen en la formación y el mantenimiento de una comunidad parasitaria. Sin embargo, el gran número de factores que parecen intervenir en la estructura de las comunidades, ha generado una diversidad de hipótesis para determinados casos. En este sentido, el estudio de la riqueza de especies en las comunidades de helmintos se ha abordado desde la perspectiva de la biogeografía de islas, encontrándose en algunas comunidades una correlación positiva entre el número de parásitos en un huésped dado y el tamaño del cuerpo de agua en el que esta habita (isla), así como una correlación negativa entre la riqueza y la altitud a la que el cuerpo de agua se encuentra (Kennedy, 1978a). Sin embargo, los resultados de otro estudio (Kennedy, 1978b) resultaron contrarios a esta teoría, por lo que este autor concluyó que no es posible proponer un patrón. También en términos de la biogeografía de islas, Leong y Holmes (1981) propusieron que la población de peces más dominante en un ecosistema actúa como una isla, la cual puede ser colonizada por una mayor cantidad de huéspedes.

Una de las primeras generalizaciones en el estudio de las comunidades de parásitos de peces fue propuesta por Price y Clancy (1983), quienes encontraron que la distribución geográfica del huésped está fuertemente relacionada con el número total de especies de parásitos por huésped (a mayor área de distribución mayor riqueza). Sin embargo, Guégan y Kennedy (1993) reinterpretaron esta teoría dando mayor importancia al tiempo de colonización del área geográfica del huésped, concluyendo que a un mayor tiempo de colonización se espera una mayor riqueza en las comunidades de parásitos.

La diferencia entre la riqueza de helmintos en peces de zonas templadas y tropicales fue sugerida a partir estudios helmintológicos efectuados en anguilas, cuyos tractos digestivos alojaron comunidades pobres (máximo tres especies en un huésped) en regiones templadas

(Kennedy, 1990). En cambio, las comunidades se enriquecían significativamente cuando el huésped se estudió en regiones tropicales y subtropicales de Australia (Kennedy, 1995).

Otra de las explicaciones sobre cómo se estructura una comunidad de parásitos sugiere que los grupos de huéspedes filogenéticamente más viejos (p. ej. peces) presentan en general comunidades de parásitos más ricas que grupos recientes (p. ej. mamíferos) (Bush et al., 1990). Sin embargo, Poulin (1995) consideró inadecuadas algunas de las interpretaciones de Bush et al. (1990), sugiriendo que algunas características propias del huésped son más importantes para determinar la estructura de las comunidades, que la interpretación filogenética por sí sola.

II. Estudios sobre comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas en México

El estudio de las comunidades de peces dulceacuícolas en América tropical es hasta el momento escaso. Sin embargo, los resultados sugieren que las comunidades en peces dulceacuícolas son más ricas y no se comportan de acuerdo con lo establecido para regiones templadas (Salgado-Maldonado, 1993; Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997). El primer estudio enfocado en la comunidad de helmintos de peces dulceacuícolas de México fue realizado en el cíclido *Cichlasoma urophthalmus* de la Península de Yucatán, en donde se encontró una comunidad muy rica, además de que se sugirió que la especificidad hospedatoria constituye un factor importante en la estructura de las comunidades (Salgado-Maldonado, 1993). En la misma especie de huésped, Salgado-Maldonado y Kennedy (1997) encontraron comunidades con una riqueza y abundancia alta pero con una diversidad baja, resultado de la dominancia de un grupo particular de especies en las mismas. Utilizando también a los cíclidos como grupo de estudio, se realizó un trabajo en el que se determinó la contribución relativa de helmintos generalistas y especialistas en la composición de la fauna helmintológica de estos peces en Sudamérica, Centroamérica y el sureste de México (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000b), en tanto que otro estudio abordó la predictibilidad en las comunidades helmintológicas (Vidal-Martínez y Poulin, 2003). Pérez et al. (2000) encontraron comunidades helmintológicas pobres y dominadas en los peces del lago de Pátzcuaro, Michoacán, e indicaron que esta característica es similar a lo

registrado en otros peces de regiones templadas, situación que también fue sugerida por Choudhury y Dick (2000). El estudio más reciente sobre la comunidad de helmintos en un pez dulceacuícola fue el realizado en el pejelagarto *Atractosteus tropicus*, en donde se encontraron comunidades pobres, poco abundantes y de baja diversidad, a pesar de tratarse de una especie de pez muy antigua y distribuida en regiones tropicales (Salgado-Maldonado et al., 2004c).

MÉTODO

El análisis de comunidades se realizó en términos de composición taxonómica, riqueza y distribución de abundancias de las especies que conformaron cada comunidad (dominancia y diversidad) a nivel de infracomunidad y de comunidad componente (ver documento anexo). En la literatura existen diversos índices para determinar estos parámetros (ver Magurran, 1988; Moreno, 2001), entre los cuales se eligieron aquellos que se adecuaron mejor a los datos disponibles, los cuales se detallan a continuación.

Ecología de organismos de vida libre y ecología de parásitos. Los estudios ecológicos se llevan a cabo de manera más o menos similar entre los biólogos dedicados al estudio de las plantas y los que trabajan con animales de vida libre. En ocasiones los enfoques que se desarrollan en estos estudios son similares al trasladarlos al estudio de los helmintos parásitos, sin embargo, en otras ocasiones ha sido necesario acuñar una serie de conceptos y términos complementarios aplicables a las características de la vida parasitaria, y que en general no se utilizan en los estudios con especies de vida libre. Antes de enfocarnos en el estudio de las comunidades que forman los helmintos parásitos, se explicaran brevemente las similitudes y diferencias básicas entre los estudios ecológicos efectuados en cada conjunto de organismos para cada nivel de organización; debido a que algunos autores (Odum, 1978) consideraron que la relación hospedero-parásito está ubicada en un nivel intermedio entre población y comunidad, ambos niveles jerárquicos serán discutidos en conjunto. En cada caso mencionaremos algunos de

los conceptos y términos que se han postulado para interpretar las relaciones ecológicas de los helmintos parásitos.

Nivel jerárquico especie. En este nivel, es posible determinar algunas características para todos los seres vivos como su nicho, medio ambiente, hábitat y sitio. En general, el nicho de un organismo es la suma total de sus requerimientos en términos de alimento, oxígeno, y demás factores, incluyendo la competencia con otras especies, en tanto que el hábitat es el lugar donde estos requerimientos son encontrados. El medio ambiente está constituido por el conjunto de condiciones que rodean y afectan a los seres vivos, mientras que el sitio es el lugar preciso donde un organismo es encontrado. En el caso de los organismos parásitos, las condiciones del nicho y medio ambiente varían debido a que se considera que sus requerimientos se pueden extender a dos “medio ambiente”, uno constituido por el hospedero en sí mismo, y otro formado por el medio ambiente externo al hospedero, donde este se desarrolla (William y Jones, 1994). Por otra parte, a diferencia del resto de los organismos, es poco frecuente encontrar relaciones de competencia, depredación o parasitismo (en este caso llamado hiperparasitismo). Los términos hábitat y sitio se definen igual que en organismos de vida libre, si bien siempre se refieren al medio ambiente proporcionado por el hospedero.

Niveles jerárquicos población y comunidad. Una población puede ser definida como un grupo de individuos de una especie con interacciones tanto genéticas como ecológicas, que habita bajo las mismas condiciones físicas, está sujeto a sus propios efectos de influencia y cuya evolución está afectada por sus propias características o atributos⁸. Por tanto, la población está afectada por sus tasas de natalidad y mortalidad, su densidad, su capacidad de dispersión, su crecimiento y su estructura de edades, entre otros factores. Por otra parte, se considera una comunidad a cualquier ensamble de poblaciones de seres vivos en un área o hábitat (Krebs, 1985). En el estudio de los parásitos, es importante considerar que una sola especie puede ser encontrada en un hospedero

individual, en una población de hospederos e incluso en múltiples poblaciones de hospederos infectados por alguno de los estados de desarrollo del parásito. Debido a esto, se ha enfatizado en la necesidad de considerar una jerarquización en el estudio de los niveles de población y comunidad de organismos parásitos. De esta manera, fue propuesto el término infrapoblación para definir a todos los miembros de una especie de parásito dada dentro de un hospedero individual, mientras que una infracomunidad incluye a todas las infrapoblaciones dentro de un hospedero individual. En el siguiente nivel jerárquico, una metapoblación representa todas las infrapoblaciones muestreadas en una especie de hospedero dentro de un ecosistema, en tanto que el componente de comunidad se refiere a todas las infracomunidades dentro de una población dada de hospedero. El último par jerárquico incluye a la suprapoblación, que se refiere a la totalidad de individuos de una población de parásitos determinada, en cualquier fase de su ciclo de vida (las que pueden involucrar diferentes hospederos e incluso fases de vida libre), dentro de un ecosistema. El otro componente del par jerárquico es la comunidad compuesta, definida como todas las comunidades de parásitos dentro de un ecosistema. Por lo general los estudios sobre ecología de parásitos incluyen análisis en los dos primeros pares jerárquicos, en tanto que la suprapoblación y la comunidad compuesta, debido a su complejidad implícita, son poco abordadas.

Estudio de las comunidades de helmintos parásitos. El estudio de las comunidades de helmintos parásitos inicia con la colecta de los datos. Los gusanos parásitos son recolectados mediante el examen helmintológico de los hospederos, en ese momento son diferenciados taxonómicamente, contados y fijados. Posteriormente son procesados para confirmar su posición taxonómica. Con esto se obtiene la primera serie de datos con la que se comienza a describir cada ensamblaje, estos datos son la riqueza de especies y el número de individuos por especies de helminto. Esta información permite establecer cuáles y cuántos helmintos conforman una

infracomunidad dada, e idealmente, también permite conocer cómo está conformado el componente de comunidad, si bien esto depende directamente del tamaño y representatividad de la muestra de hospederos (ver sección de riqueza específica).

Una vez concluida la fase de colecta y determinación taxonómica, se procede a caracterizar las infecciones determinando el número de gusanos por especie, la prevalencia, la abundancia, la intensidad promedio y el número mínimo y máximo de parásitos recuperados. La mayor parte de estos datos son utilizados posteriormente, al abordar completamente el estudio de las comunidades de estos organismos.

La comunidades de helmintos parásitos pueden ser estudiadas desde diversos enfoques, idealmente aplicados a cada uno de los niveles jerárquicos correspondientes, y que integrados, dan un indicio sobre el comportamiento de esa comunidad. Estos enfoques son la composición de las especies, la riqueza específica, la distribución de abundancias (que involucra diversidad y dominancia), y la similitud.

Composición de especies. El listado taxonómico resultado del análisis permite conocer los distintos taxones de helmintos que forman cada ensamblaje, esto permite establecer su composición, y determinar el papel que cada taxón desempeña en dicho ensamblaje. De esta manera, los parasitólogos han adoptado conceptos que facilitan la formación de grupos de acuerdo a determinado criterio. Algunos de estos conceptos, como el de especies generalistas y especialistas, pueden ser compartidos con la ecología de organismos de vida libre. Una especie de parásito generalista será aquella en que sus individuos utilicen durante la misma fase de su ciclo de vida, hospederos de taxones poco relacionados entre sí y que incluso se ubiquen en distintas categorías taxonómicas (de la misma forma, un herbívoro generalista consumirá distintas plantas, de taxones poco relacionados entre sí). Una especie de parásito especialista será la que involucre, para cada etapa de su ciclo de vida, hospederos ubicados en una sola categoría taxonómica dada,

comúnmente inferior a orden. Cuanto más inferior sea la categoría taxonómica en que se ubiquen los hospederos, mayor será el grado de especialidad del parásito (p. ej. el nemátodo *Ascaris lumbricoides*, exclusivo del taxón *Homo sapiens*). Se considera que organismos ubicados en la categoría taxonómica de familia están lo suficientemente relacionados entre sí como para considerar especialista a un parásito que utilice a varias especies y géneros dentro de ésta (p. ej. el tremátodo *Crassicutis cichlasomae* o el monogéneo *Sciadichleithrum bravohollisae*, parásitos en estado adulto del intestino y las branquias, respectivamente, de las mojarra de agua dulce de la familia Cichlidae). Categorías taxonómicas superiores conjuntan a organismos cada vez menos relacionados, por lo que hablar de especificidad en los parásitos es relativo, sin embargo, algunos trabajos han considerado dicha especificidad a nivel de orden.

En la composición de las especies de una comunidad de helmintos parásitos, es frecuente encontrar en un mismo tiempo a individuos de la misma especie en los tres niveles jerárquicos (infracomunidad, componente de comunidad y comunidad compuesta), de tal forma que ha sido útil clasificar a los helmintos parásitos de acuerdo a cómo utilizan en su ciclo de vida al hospedero en donde se los encuentra. De esta manera, una especie de parásito que emplea a un pez u otro organismo completamente acuático como hospedero intermediario y que alcanza la madurez sexual en reptiles, aves o mamíferos es considerada alogénica, en tanto que si una especie desarrolla todo su ciclo de vida dentro de un ecosistema acuático es llamada autogénica (Esch et al., 1988).

Riqueza específica. La riqueza específica, considerada la forma más sencilla de medir la biodiversidad, se basa únicamente en el número de especies presentes en la comunidad sin tomar en cuenta su abundancia. En el caso de las comunidades de parásitos el valor de riqueza es un total absoluto para el caso de las infracomunidades, que resultan completamente muestreadas. La riqueza en el componente de comunidad, en cambio, es un valor relativo, que refleja la riqueza

conjunta de una serie de infracomunidades que son a su vez, una muestra idealmente representativa. El cálculo de la riqueza a este nivel es similar a los estudios en organismos de vida libre, donde generalmente se determina la riqueza para un área determinada, tomada como representativa. En ambos casos puede existir incertidumbre sobre la representatividad real de la muestra; esta situación se atenúa con la construcción de gráficas de acumulación de especies, en las que se relaciona el incremento de especies con el incremento en el número de estaciones de muestreo, de esta manera, los puntos de la gráfica forman una curva que crece relativamente rápido y que conforme aumentan las estaciones de muestreo detiene su crecimiento hasta formar una asintota, que representa la riqueza máxima de la comunidad. Adicionalmente, se pueden utilizar los mismos datos para sobreponer en la gráfica resultante una función de acumulación de especies, que genera una curva ajustada e indica en uno de sus parámetros la riqueza máxima esperada de acuerdo al comportamiento de los datos. Existen distintas funciones de acumulación de las cuales el modelo de Clench (Clench, 1979) es el que, por sus supuestos, es recomendado para predecir la riqueza en un componente de comunidad dado. Por otra parte, existen estimadores de riqueza que calculan un número de especies esperado a partir de la riqueza observada y de la abundancia de algunas especies, generalmente las que se registran ocasionalmente. Recientemente se ha descrito la utilidad del estimador de riqueza no paramétrico de Chao (Escalante, 2003). En tanto que en parasitología se ha discutido la utilidad de diversos índices, siendo recomendada la utilización del llamado Bootstrap (Poulin, 1998).

Distribución de abundancias. En el análisis de la distribución de abundancias se determina la importancia que tiene cada especie en la estructura de la comunidad y se identifica la presencia de especies dominantes en la misma. Como primer paso se calcula la proporción (P_i) que cada especie representa respecto al total de gusanos recolectados. Posteriormente se efectúa el cálculo de la diversidad de la comunidad, que determina qué tan homogéneo es el ensamblaje

en términos de número de individuos de cada especie presentes en éste. Para determinar el valor de la diversidad en una infracomunidad es utilizado el índice de Brillouin , que está diseñado para determinar la diversidad en una comunidad totalmente censada (Moreno, 2001). En el nivel de componente de comunidad el cálculo también es similar al que se desarrolla en algunos estudios en organismos de vida libre, utilizando índices como el de Simpson o su recíproco (Valores en apéndice) para determinar qué tan diversa es la comunidad en la muestra representativa.

Cuando el valor de la diversidad es bajo se habla de una comunidad dominada. La categoría de dominante puede ser dada a una sola especie o bien al conjunto que se presenta con altos valores de prevalencia y abundancia en la comunidad. Se ha tratado de identificar cuáles son las especies dominantes en las comunidades de parásitos por medio de índices de dominancia o de criterios como el de especies principales y satélite (Hanski, 1982) empleados en comunidades de vida libre pero que no proporcionan resultados claros al aplicarlos en las comunidades de parásitos. Por esta razón, se propuso aplicar el término de especie común a aquella que en la comunidad presenta una prevalencia mayor a 10% y una abundancia de por lo menos un parásito por hospedero examinado, considerando “rara” a cualquier especie que no cumpla con lo anterior (Bush et al., 1990), esta distinción se hizo principalmente con el fin de eliminar de los análisis a las especies “accidentales”, y aunque los propios autores reconocen que es una decisión arbitraria, el concepto sigue siendo utilizado en el estudio de las comunidades de parásitos.

Con el fin de eliminar esta subjetividad relativa, en nuestro grupo de trabajo hemos aplicado el los supuestos derivados del análisis de asociación de esquinas de Olmstead-Tukey (Steel y Torrie, 1980) en donde se grafican los valores de prevalencia en relación con los de la abundancia de cada especie en la comunidad. Cada punto es ubicado en uno de los cuatro cuadrantes formados por la sobreposición de los valores de tendencia central (promedio o mediana) de cada parámetro. De esta manera, en uno de los cuadrantes se agrupan las especies

que presentan valores altos de prevalencia y abundancia en el ensamblaje, pudiéndose considerar dominantes, en el cuadrante opuesto se encuentran las especies con baja prevalencia y abundancia, consideradas especies raras, en tanto que en los cuadrantes restantes se consideran situaciones intermedias que reciben explicaciones particulares.

Los métodos descritos son utilizados para la evaluación de la diversidad alfa, que se refiere a la diversidad dentro de las comunidades. Estos métodos son divididos en conjuntos llamados de riqueza específica y de estructura y en los párrafos anteriores nos hemos referido a por lo menos un método de cada conjunto

Similitud. La medida de similitud se considera un método para evaluar la diversidad beta, que es la que determina el grado de reemplazamiento de las especies entre hábitats. En el caso de las comunidades de vida libre, la diversidad beta se tiene que calcular entre hábitats. En las comunidades de parásitos esta diversidad también se calcula entre hábitats, pero en el caso de las infracomunidades, cada hospedero analizado corresponde a un hábitat, por lo que no hay una estricta separación geográfica entre estos. Al igual que en los casos anteriores, el nivel de componente de comunidad es el más cercano a las comunidades de vida libre, siendo necesaria la separación geográfica para la comparación entre los valores de similitud de cada componente. Estrictamente, el valor de similitud es considerado como inverso a la diversidad beta, que busca determinar recambio entre las comunidades, por lo que similitudes altas reflejaran baja diversidad regional. El cálculo de la similitud puede ser cualitativo (donde sólo se toma en cuenta el recambio de las especies) por medio de índices como el de Jaccard o Sorensen, o cuantitativa (donde además del recambio de las especies se considera la abundancia de estas en cada comunidad), por medio de índices como el de Sorensen cuantitativo o el de Morisita.-Horn (Moreno, 2001).

RESULTADOS

Caracterización de las infecciones

La descripción de las infecciones por helmintos en 1005 peces de 18 especies examinados en la cuenca del Papaloapan y en 1452 peces de 21 especies en la cuenca del Lerma se presenta en los cuadros I y II, en donde se muestra el número de peces examinados por localidad, así como las especies de helmintos registradas en cada sitio para cada especie de huésped con datos de prevalencia, intensidad promedio y abundancia. En la cuenca del Papaloapan, además de las especies de huéspedes mencionadas en el cuadro, se revisaron 11 peces de la especie *Sycidium gymnogaster* de la región de Los Tuxtlas que resultaron libres de infección por helmintos.

Descripción de las comunidades

Se analizaron 37 componentes de comunidad en la cuenca del río Papaloapan, estos componentes estuvieron formados por infracomunidades que variaron en número de 9 a 99 huéspedes. La riqueza específica en los componentes de comunidad varió de 1 a 21. En la cuenca del Lerma se analizaron 51 componentes de comunidad cuyas infracomunidades variaron de 7 a 143 huéspedes. La riqueza específica en estos componentes varió de 1 a 13. En los cuadros III y IV se presenta el valor de riqueza observada en cada componente, el valor estimado por el índice de Bootstrap, y el estimado por el modelo de Clench obtenido a partir de los datos de las curvas de acumulación de especies. Los arreglos de especies de los helmintos de peces de la cuenca del río Lerma presentaron una riqueza relativamente baja, regularmente menor a 10 especies de helmintos por componente, presentando un promedio de 4.5 especies. Por su parte, los arreglos de especies de helmintos en los peces de la cuenca del Papaloapan exhibieron una riqueza comparativamente mayor, presentando 6.1 especies en promedio.

El componente de especies alogénicas es mayoritario en los arreglos de especies de la cuenca del río Lerma, estando menos representadas las especies autogénicas especialistas. La mayor parte de estos arreglos estuvo dominado por al menos una especie de helminto (Cuadro V), que generalmente fue el estadio larvario del trematodo *Posthodiplostomum minimum*, el cual

formó parte de la helmintofauna del 85% de las especies de huéspedes examinados, estando ausente sólo en las especies *Lampetra geminis*, *Ameca splendens* y *Chirostoma arge* (ver Cuadro I). Los arreglos de especies de la cuenca del río Papaloapan resultaron menos dominados, siendo más comunes las especies autogénicas especialistas, las cuales fueron los taxones dominantes en algunas comunidades.

DISCUSIÓN

El término comunidad se utiliza generalmente para denominar cualquier conjunto de poblaciones de seres vivos en un área o hábitat (Krebs, 1985). Sin embargo, dicho término adopta diferentes connotaciones de acuerdo con la perspectiva, método o unidades de estudio del investigador, por lo que establecer una definición del término resulta arbitrario (Underwood, 1986). El presente capítulo describe comunidades formadas por especies parásitas. Por su naturaleza particular, estas comunidades difieren en varios aspectos de las de vida libre (Price, 1984; Toft, 1986), entre las principales diferencias descritas en la literatura se encuentran la virtual ausencia de depredación y de una interacción relevante entre las especies que conforman cada comunidad. Price (1984) enfatizó la importancia de considerar a las relaciones parasitarias en los estudios sobre ecología de comunidades, sin embargo, las especies parásitas se consideran parte de la comunidad debido a que utilizan un recurso similar y por lo general los estudios de comunidades de parásitos se restringen a uno o unos pocos taxones (en el presente estudio se limita al conjunto artificial denominado helmintos), sin considerar a la totalidad de las formas parasitarias (ej. bacterias, protozoarios, hongos, etc.). Por esta razón en la presente discusión se utiliza el término arreglos de especies como sinónimo de comunidad de acuerdo con los argumentos de Underwood (1986), recurriendo también a los términos usualmente utilizados para describir jerárquicamente a las comunidades, como infracomunidad, comunidad componente y comunidad compuesta (Holmes y Price, 1986; ver también Simberloff y Moore, 1997)

Los arreglos de especies de parásitos en los peces de las cuencas estudiadas evidenciaron diferencias en su estructura. Estas diferencias se presentaron entre distintas especies de huéspedes

de la misma cuenca, sin embargo, es posible observar en cada cuenca un conjunto particular (set) de especies de helmintos parásitos característico y que ocasiona que se encuentren diferencias más notorias al comparar la estructura de los arreglos de especies de helmintos entre los peces de ambas cuencas.

Al comparar la composición taxonómica entre las comunidades helmintológicas de los peces de ambas cuencas, es posible establecer que en las comunidades de helmintos de la cuenca del Lerma los céstodos constituyen uno de los grupos mejor representados, pues estos arreglos de especies cuentan con una proporción de especies superior a la de cualquier otra cuenca del país (ver Salgado-Maldonado et al., 2001a, 2004a, 2004b, 2005a, 2005b).

La cuenca del río Lerma presenta una mayor proporción de helmintos que utilizan a los peces como huéspedes intermediarios, y que generalmente alcanzan la madurez sexual en aves o reptiles. En estos mismos peces las comunidades de helmintos son relativamente pobres y están notoriamente dominadas por una o unas pocas especies de parásitos. Estas características son frecuentes en comunidades de helmintos de peces de regiones templadas, donde numerosos estudios realizados en peces dulceacuícolas y marinos registran recurrentemente baja riqueza y diversidad (Leong y Holmes, 1981; Kennedy, 1990, 1993, 1997, 2001; Espinosa-Huerta et al. 1996; Groenwold et al., 1996; Sardella y Timi, 1996; Choudhury y Dick, 1998; Muzzall, 1999; Sures et al., 1999; Kennedy y Hartvigsen, 2000, Sanmartin et al., 2000; Weichman y Janovi, 2000; Salgado-Maldonado et al, 2001a, 2001b; Valtonen et al., 2001; De Liberato et al, 2002; Norton et al., 2003; Aguilar-Aguilar et al., 2004; Martínez-Aquino et al, 2004, en prensa; Poulin, 2004; Sánchez-Nava et al., 2004). Por su parte, en la cuenca del Papaloapan es más frecuente encontrar helmintos en estado adulto conviviendo con numerosas especies de helmintos en estadio larvario. Estas especies encontradas en estado adulto en muchas ocasiones son especialistas para su huésped, lo que confiere a estos componentes cierto grado de predictibilidad.

Al comparar la riqueza de especies en ambas cuencas, resulta evidente que la del Papaloapan presenta un mayor número de especies de helmintos, entre estadios larvarios y adultos. Esta mayor riqueza es observable a nivel de componente de comunidad y de

infracomunidad y es más evidente en peces de las familias Pimelodidae, Synbranchidae, Cichlidae y Eleotrididae. Este patrón coincide con lo establecido para algunos cíclidos de regiones tropicales de México (Salgado-Maldonado, 1993; Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997), sin embargo, contrasta con otros trabajos que sugieren que no es posible establecer diferencias entre la riqueza helmintológica en peces de regiones templadas y tropicales (Choudhury y Dick, 2001). Una discusión más amplia sobre estas propuestas se realiza en la sección de Discusión General de este trabajo (ver pág. XX).

Con respecto a la diversidad de los arreglos de especies, los índices utilizados permiten observar que los peces de la cuenca del Lerma tienen las comunidades menos diversas, dominadas por pocos taxones que constituyen el mayor porcentaje en cada una de las infecciones. Este patrón se repite a nivel de infracomunidad, ya que en la cuenca del Papaloapan se encuentran las infracomunidades más diversas en promedio. De hecho de las 10 infracomunidades con mayor diversidad (medida con el recíproco de Simpson), ocho (incluyendo las siete con valor de diversidad más alto) pertenecen a dicha cuenca.

A pesar de lo mencionado en párrafos anteriores, la cuenca del Papaloapan también presenta peces con riqueza helmintológica y diversidad bajas o muy bajas. Al relacionar estos valores con las localidades de colecta de los huéspedes, es posible observar que en sitios localizados en la parte alta de la cuenca (ver apéndice III) se presentan los valores más bajos en comparación con localidades situadas en la parte baja. Además de esta característica, también es posible observar que los valores más altos tanto en riqueza como en diversidad se presentan en peces colectados en sitios cercanos al mar. Por ejemplo, los componentes de comunidad e infracomunidades de *R. guatemalensis*, *O. aenigmaticum*, *D. maculatus* y *G. dormitor* exhibieron valores de riqueza y diversidad mayores que en la región de los Tuxtlas o de Valle Nacional, donde los arreglos de especies presentaron valores intermedios para estos atributos.

Tabla I. Caracterización de las infecciones por helmintos en los peces de la cuenca del río Lerma

P. P. = Peces parasitados; H. R. = Helmintos recolectados; I. P. = Intensidad promedio; D. E. = Desviación estándar

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
PETROMYZONTIDAE							
<i>Lampetra geminis</i>							
Pino Real (n = 11)	Metacercaria	1	1	9.1%		1	0.09 ± 0.3
Arroyo Irapeo (n = 16)	Metacercaria	6	10	37.5%	1 - 3	1.67	0.63 ± 0.96
CYPRINIDAE							
<i>Algansea tincella</i>							
Presa Ignacio Allende (n = 17)	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	175	17.7%	6 - 168	58.33 ±	10.29 ± 40.67
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	258	88.2%	2 - 64	17.2 ±	15.18 ± 15.92
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
	Cryptogonimidae gen. sp.	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
<i>Notropis sallei</i>							
Presa Ignacio Ramírez (n = 20)	Proteocephalidae gen. sp.	13	385	65.0%	1 - 133	29.62 ±	19.25 ± 37.51
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	5.0%		1	0.05 ± 0.22
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	10.0%	1 - 1	1	0.1 ± 0.31
	<i>Ligula intestinalis</i>	4	5	20.0%	1 - 2	1.25 ±	0.25 ± 0.55
	<i>Cyclusteria ralli</i>	3	5	15.0%	1 - 2	1.67 ±	0.25 ± 0.64
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	10.0%	1 - 1	1	0.1 ± 0.31
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	5.0%		1	0.05 ± 0.22
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	5.0%		1	0.05 ± 0.22
<i>Yuriria alta</i>							
Río La Laja (N = 26)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	25	236	96.2%	1 - 49	9.44 ±	9.08 ± 12.29
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	9	44	34.6%	1 - 22	4.89 ±	1.69 ± 4.53
	<i>Contracaecum</i> sp.	10	23	38.5%	1 - 8	2.3 ±	0.88 ± 1.7
	<i>Tylodelphis</i> sp.	2	3	7.7%	1 - 2	1.5 ±	0.12 ± 0.43
	Presa Ignacio Allende (n = 63)	Monogenea gen. sp.	1	6	1.6%		6
<i>Posthodiplostomum minimum</i>		40	1040	63.5%	1 - 338	26 ±	16.51 ± 52.14
<i>Centrocestus formosanus</i>		9	1230	14.3%	1 - 945	136.67 ±	19.52 ± 122.07
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>		8	20	12.7%	1 - 5	2.5 ±	0.32 ± 0.96
<i>Contracaecum</i> sp.		2	4	4.0%	1 - 3	2 ±	0.06 ± 0.4

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Atotonilco (n = 17)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	4	11.8%	1 - 3	2 ± 1.41	0.24 ± 0.75
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	5	23.5%	1 - 2	1.25 ± 0.5	0.29 ± 0.59
Las Adjuntas (n = 19)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	5.3%		1 ± 7.78	0.1 ± 0.23
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	9	21.1%	1 - 5	1.25 ± 0.7	0.29 ± 0.61
Los Remedios (n = 15)	Monogenea gen. sp.	8	13	53.3%	1 - 5	1.63 ± 1.46	0.87 ± 1.38
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	1728	100.0%	3 - 347	115.2 ± 100.1	115.2 ± 100.1
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	6.7%		1	0.07 ± 0.26
<i>Cyprinus carpio</i>							
Presa Ignacio Allende (n = 16)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	6.3%		1 ± 0	0.06 ± 0.25
	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	376	18.8%	61 - 183	125.33 ±	23.5 ± 55.26
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	12.5%	1 - 1	1 ± 0	0.13 ± 0.34
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	3	8	18.8%	1 - 6	2.67 ±	0.5 ± 1.51
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	3	6.3%		3 ± 0	0.19 ± 0.75
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	6.3%		1 ± 0	0.06 ± 0.25
Río La Laja (n = 12)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	8	16.7%	1 - 7	4 ±	0.67 ± 2.02
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	8.3%		1 ± 0	0.08 ± 0.29
GOODEIDAE							
<i>Allophorus robustus</i>							
Río La Laja (n = 15)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	4	6.7%		4	0.27 ± 1.03
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	6.7%		1	0.07 ± 0.26
Lago de Pátzcuaro (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	14	2128	50.0%	1 - 903	152.0 ±	76.0 ± 173.03
	<i>Clinostomum complanatum</i>	6	154	21.4%	1 - 80	25.67 ±	5.5 ± 17.76
	<i>Tylodelphis</i> sp.	13	124	46.4%	1 - 41	9.54 ±	4.43 ± 9.02
	<i>Cyclustera ralli</i>	5	10	17.9%	1 - 5	2.0 ±	0.36 ± 1.03
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	12	10.7%	2 - 6	4.0 ±	0.43 ± 1.37
	Dilepíidae gen. sp.	2	3	7.1%	1 - 2	1.5 ±	0.11 ± 0.42
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	8	84	28.6%	2 - 24	10.5 ±	3.0 ± 6.61
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	2	3	7.1%	1 - 2	1.5 ±	0.11 ± 0.42
	<i>Spiroxys</i> sp.	15	262	53.6%	1 - 52	17.47 ±	9.36 ± 14.07
	<i>Eustrongylides</i> sp.	10	96	35.7%	1 - 24	9.6 ±	3.43 ± 6.78
	<i>Gnathostoma</i> sp.	1	1	3.6%		1	0.04 ± 0.19
<i>Contracaecum</i> sp.	3	3	10.7%	1 - 1	1.0 ±	0.11 ± 0.31	
<i>Polymorphus brevis</i>	2	3	7.1%	1 - 2	10.5 ±	0.11 ± 0.42	

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
<i>Ameba splendens</i>							
Balneario El Rincón (n = 35)	Haploporidae gen. sp.	10	32	28.6%	1 - 10	3.2 ± 2.97	0.91 ± 2.12
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	3	7	8.6%	1 - 5	2.33 ± 2.3	0.2 ± 0.87
	<i>Salsuginus</i> sp.	2	2	5.7%	1 - 1	1 ± 0	0.06 ± 0.24
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	28	134	80.0%	1 - 23	4.79 ± 5.0	3.83 ± 4.91
	<i>Polymorphus brevis</i>	2	2	5.7%	1 - 1	1 ± 0	0.06 ± 0.24
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>							
Presa Ignacio Ramírez (n = 31)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	4	6.5%	1 - 3	2.0 ±	0.13 ± 0.56
	<i>Tylodelphis</i> sp.	12	697	38.7%	2 - 399	58.08 ±	22.48 ± 72.02
	<i>Ligula intestinalis</i>	5	8	16.1%	1 - 3	1.6 ±	0.26 ± 0.68
	<i>Valipora campylancristota</i>	1	5	3.2%		5 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Spiroxys</i> sp.	3	3	9.7%	1 - 1	1 ± 0	0.1 ± 0.3
	<i>Polymorphus brevis</i>	1	1	3.2%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
<i>Goodea atripinnis</i>							
Río La Laja (n = 32)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	142	46.9%	1 - 33	9.47 ±	4.44 ± 9.47
	<i>Uvulifer</i> sp.	2	3	6.3%	1 - 2	1.5 ±	0.09 ± 0.39
	<i>Apharigostrigea</i> sp.	1	1	3.1%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Contracaecum</i> sp.	8	8	25.0%	1 - 1	1 ± 0	0.25 ± 0.44
Presa Ignacio Allende (n = 143)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	85	614	59.4%	1 - 80	7.22 ±	4.29 ± 7.77
	<i>Clinostomum complanatum</i>	9	34	6.3%	1 - 11	3.78 ±	1.28 ± 1.65
	<i>Centrocestus formosanus</i>	5	21	3.5%	2 - 11	4.2 ±	0.15 ± 1.01
	Proteocephalidae gen. sp.	6	58	4.2%	1 - 17	9.67 ±	0.41 ± 2.25
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	2	3	1.4%	1 - 2	1.5 ±	0.02 ± 0.19
	<i>Contracaecum</i> sp.	8	11	6.3%	1 - 11	1.38 ±	0.08 ± 0.36
Presa Trinidad Fabela (n = 33)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	7	3.0%		7 ± 0	0.21 ± 1.22
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	3.0%		1 ± 0	0.03 ± 0.17
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	3.0%		1 ± 0	0.03 ± 0.17
Presa La Biznaga (n = 53)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	30	202	56.6%	1 - 45	6.73 ±	3.81 ± 7.6
	Proteocephalidae gen. sp.	15	51	28.3%	1 - 17	3.4 ±	0.96 ± 2.66
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	1	1	1.9%		1 ± 0	0.02 ± 0.14
	<i>Contracaecum</i> sp.	5	6	9.4%	1 - 2	1.2 ±	0.11 ± 0.38
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	1.9%		1 ± 0	0.02 ± 0.14
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	1.9%		1 ± 0	0.02 ± 0.14
La Mintzita (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	6	18.2%	3 - 3	3 ±	0.55 ± 1.21
	<i>Tylodelphis</i> sp.	1	1	9.1%		1 ± 0	0.09 ± 0.3

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helmineto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	2	9.1%		2 ±	0.18 ± 0.6
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	10	222	90.9%	5 - 49	22.2 ±	20.18 ± 15.16
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	9.1%		1 ± 0	0.09 ± 0.3
Atotonilco (n = 10)	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	12	10.0%		12 ± 0	1.2 ± 1.8
Presa Jesus Maria (n = 23)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	28	39.1%	1 - 7	3.1 ± 2.47	1.2 ± 2.2
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	4	13.0%	1 - 2	1.33 ± 0.58	0.2 ± 0.49
La Cieneguilla (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	7	108	63.6%	4 - 59	15.43 ± 19.4	10.8 ± 17.5
	<i>Clinostomum complanatum</i>	2	5	18.2%	1 - 4	2.5 ± 2.12	0.5 ± 1.21
	<i>Centrocestus formosanus</i>	6	156	54.5%	2 - 63	26 ± 25.53	14.2 ± 22.59
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	9.1%		1 ± 0	0.1 ± 0.3
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	4	15	36.4%	1 - 7	3.75 ± 2.75	1.4 ± 2.42
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	9.1%		1 ± 0	0.1 ± 0.3
Los Remedios (n = 17)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	10	23.5%	1 - 5	2.5 ± 1.73	0.6 ± 1.33
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	5.9%		1 ± 0	0.1 ± 0.24
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	7	21	41.2%	1 - 6	3 ± 1.91	1.2 ± 1.92
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	5	62	29.4%	5 - 32	12.4 ± 11.1	3.6 ± 8.05
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	5.9%		1 ± 0	0.1 ± 0.24
<i>Skiffia lermæ</i>							
La Mintzita (n = 30)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	48	30.0%	1 - 16	5.33 ±	1.6 ± 4.27
	<i>Tylodelphis</i> sp.	6	21	20.0%	1 - 16	3.5 ±	0.7 ± 3.87
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	2	3.3%		2 ± 0	0.07 ± 0.49
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.3%		1 ± 0	0.03 ± 0.24
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	3.3%		1 ± 0	0.03 ± 0.24
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	25	131	83.3%	1 - 39	5.24 ±	4.37 ± 8.98
	<i>Eustrongylides</i> sp.	2	2	6.7%	1 - 1	1 ± 0	0.07 ± 0.24
<i>Skiffia multipunctata</i>							
La Mintzita (n = 31)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	15	53	48.4%	1 - 9	3.53 ±	1.71 ± 2.41
	<i>Tylodelphis</i> sp.	9	17	29.0%	1 - 3	1.89 ±	0.55 ± 0.96
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.2%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	Proteocephalidae gen. sp.	4	6	12.9%	1 - 3	1.5 ±	0.19 ± 0.6
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	27	136	87.1%	1 - 17	5.04 ±	4.39 ± 3.79
<i>Xenotoca variata</i>							
Río La Laja (n = 22)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	34	54.6%	1 - 6	5.04 ±	4.39 ± 3.79
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	4.6%		1 ± 0	0.05 ± 0.21
	<i>Valipora mutabilis</i>	2	3	9.1%	1 - 2	1.5 ±	0.14 ± 0.47
	<i>Contracaecum</i> sp.	6	7	27.3%	1 - 2	1.17 ±	0.32 ± 0.57

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Presa Ignacio Allende (n = 111)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	54	573	48.7%	1 - 67	10.61 ±	5.16 ± 10.67
	<i>Clinostomum complanatum</i>	9	71	8.1%	1 - 45	7.89 ±	0.64 ± 4.38
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	8	34	7.2%	1 - 17	4.25 ±	0.31 ± 1.84
	<i>Cyclusteria ralli</i>	4	4	3.6%	1 - 1	1 ± 0	0.04 ± 0.23
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	6	8	5.4%	1 - 2	1.33 ±	0.07 ± 0.32
	<i>Contracaecum</i> sp.	22	29	19.8%	1 - 3	1.32 ±	0.26 ± 0.6
	<i>Spiroxys</i> sp.	2	2	1.8%	1 - 1	1 ± 0	0.02 ± 0.13
	<i>Polymorphus brevis</i>	3	4	2.7%	1 - 2	1.33 ±	0.04 ± 0.23
	La Mintzita (n = 27)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	7	7.4%	2 - 5	3.5 ±
<i>Tylodelphis</i> sp.		3	4	11.1%	1 - 2	1.33 ±	0.04 ± 0.19
<i>Clinostomum complanatum</i>		1	1	3.7%		1 ± 0	0.04 ± 0.19
<i>Margotrema bravoae</i>		2	3	7.4%	1 - 2	1.5 ±	0.11 ± 0.42
<i>Salsuginus</i> sp.		5	7	18.5%	1 - 3	1.4 ±	0.26 ± 0.66
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>		4	4	14.8%	1 - 1	1 ± 0	0.15 ± 0.36
Proteocephalidae gen. sp.		1	1	3.7%		1 ± 0	0.04 ± 0.19
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>		4	24	14.8%	1 - 17	6 ±	0.89 ± 3.33
<i>Spiroxys</i> sp.		1	1	3.7%		1 ± 0	0.04 ± 0.19
<i>Polymorphus brevis</i>		1	1	3.7%		1 ± 0	0.04 ± 0.19
La Cieneguilla (n = 32)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	3.1%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Centrocestus formosanus</i>	2	2	6.3%	1 - 1	1 ± 0	0.06 ± 0.25
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	1	3.1%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	13	49	40.6%		3.77 ± 3.42	1.53 ± 2.84
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	1	3.1%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
Atotonilco (n = 16)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	6.3%		1 ± 0	0.06 ± 0.25
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	4	6.3%		4 ± 0	0.25 ± 1.0
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	6.3%		1 ± 0	0.06 ± 0.25
Los Remedios (n = 9)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	11.1%		1 ± 0	0.11 ± 0.33
	<i>Salsuginus</i> sp.	1	1	11.1%		1 ± 0	0.11 ± 0.33
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	11.1%		1 ± 0	0.11 ± 0.33
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	1	11.1%		1 ± 0	0.11 ± 0.33
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	11.1%		1 ± 0	0.11 ± 0.33
Presa Jesús María (n = 11)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	8	165	72.7%	2 - 100	20.6 ±	15.0 ± 29.2
	<i>Contracaecum</i> sp.	6	8	54.6%	1 - 2	1.3 ±	0.73 ± 0.79
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>							
La Mintzita (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	12	17.9%	1 - 5	2.4 ±	0.43 ± 1.14
	<i>Tylodelphis</i> sp.	4	4	14.3%	1 - 1	1 ± 0	0.14 ± 0.36
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	3.6%		1 ± 0	0.04 ± 0.19

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
	<i>Salsuginus</i> sp.	3	6	10.7%	1 - 3	2 ±	0.21 ± 0.69
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	3.6%		1 ± 0	0.04 ± 0.19
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	23	230	82.1%	1 - 27	10 ±	8.21 ± 5.98
POEILIDAE							
<i>Poelia sphenops</i>							
Lago de Chapala (n = 7)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	48	28.6%	4 - 44	24 ±	6.86 ± 16.45
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	5	42.9%	1 - 3	1.67 ±	0.71 ± 1.11
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	14.3%		1 ± 0	0.14 ± 0.38
	<i>Polymorphus brevis</i>	2	3	28.6%	1 - 2	1.5 ±	0.43 ± 0.79
<i>Poeliopsis infans</i>							
Ignacio Allende (n = 20)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	105	60.0%	1 - 34	8.75 ±	5.25 ± 8.43
	<i>Tylodelphis</i> sp.	1	1	5.0%		1 ± 0	0.05 ± 0.22
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	1	5.0%		1 ± 0	0.05 ± 0.22
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	4	20.0%	1 - 1	1 ± 0	0.2 ± 0.41
La Cieneguilla (n = 25)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	19	36.0%	1 - 9	2.1 ±	0.76 ± 1.83
	Ancyrocephalinae gen. sp.	2	3	8.0%	1 - 2	1.5 ±	0.12 ± 0.44
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	1	1	4.0%		1 ± 0	0.04 ± 0.2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	1	4.0%		1 ± 0	0.04 ± 0.2
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	4.0%		1 ± 0	0.04 ± 0.2
ATHERINIDAE							
<i>Chirostoma arge</i>							
Los Remedios (n = 16)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	14	105	87.5%	1 - 18	7.5 ±	6.56 ± 6.36
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	5	35	31.3%	1 - 18	7 ±	2.19 ± 5.0
<i>Chirostoma estor</i>							
Lago de Pátzcuaro (n = 68)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	6	7.4%	1 - 2	1.2 ±	0.09 ± 0.33
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	4	5	5.9%	1 - 2	1.25 ±	0.07 ± 0.31
	<i>Parvitaenia</i> sp.	1	3	1.5%		3 ± 0	0.04 ± 0.36
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	5	12	7.4%	1 - 5	2.4 ±	0.18 ± 0.73
	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	1	4	1.5%		4 ± 0	0.06 ± 0.49
	<i>Spinitectus osorioi</i>	1	1	1.5%		1 ± 0	0.01 ± 0.12
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	1.5%		1 ± 0	0.01 ± 0.12
	<i>Polymorphus brevis</i>	10	29	14.7%	1 - 8	2.9 ±	0.43 ± 1.35
<i>Chirostoma jordani</i>							
Presas Ignacio Allende (n = 38)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	12	43	31.6%	1 - 13	3.58 ±	1.13 ± 2.46
	<i>Tylodelphis</i> sp.	4	14	10.5%	1 - 8	3.5 ±	0.37 ± 1.40

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Presa La Biznaga (n = 46)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	14	36	36.8%	1 - 8	2.57 ±	0.95 ± 1.75
	<i>Paradilepis urceus</i>	5	41	13.2%	4 - 12	8.2 ±	1.08 ± 3.05
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	7	10.5%	1 - 3	1.75 ±	0.18 ± 0.61
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	5	4.4%	2 - 3	2.5 ±	0.11 ± 0.53
	<i>Tylodelphis</i> sp.	31	99	67.4%	1 - 15	3.19 ±	2.15 ± 2.84
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	31	130	67.4%	1 - 16	4.19 ±	2.88 ± 3.79
	<i>Paradilepis urceus</i>	2	4	4.4%	1 - 3	2 ±	0.09 ± 0.46
	<i>Paradilepis caballeroi</i>	1	2	2.2%		2 ± 0	0.04 ± 0.29
	<i>Parvitaenia</i> sp.	1	1	2.2%		1 ± 0	0.02 ± 0.15
Atotonilco (n = 15)	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	2.2%		1 ± 0	0.02 ± 0.15
	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	6.7%		1 ± 0	0.07 ± 0.26
	Dilepididae gen. sp.	1	2	6.7%		2 ± 0	0.13 ± 0.52
Presa Jesús María (n = 16)	<i>Tylodelphis</i> sp.	8	17	43.8%	1 - 9	2.43 ±	1.06 ± 2.21
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	7	42	43.8%	1 - 19	6 ±	2.63 ± 5.39
	Dilepididae gen. sp.	14	246	81.3%	6 - 41	10.47 ±	15.37 ± 11.45
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	2	6.3%		2 ± 0	0.13 ± 0.5
Soria/La Huerta (n = 48)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	2	2	4.2%	1 - 1	1 ± 0	0.04 ± 0.2
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	11	77	22.9%	1 - 17	7 ±	1.6 ± 4.0
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	2.1%		1 ± 0	0.02 ± 0.14
	Dilepididae gen. sp.	33	102	68.8%	1 - 23	3.09 ±	2.13 ± 3.82
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	4.2%	1 - 1	1 ± 0	0.04 ± 0.2
La Quemada (n = 14)	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	6	23	42.9%	1 - 12	3.83 ± 0	1.64 ± 3.2
	Dilepididae gen. sp.	2	2	14.3%	1 - 1	1 ± 0	0.14 ± 0.36
	Proteocephalidae gen. sp.	1	1	7.1%		1 ± 0	0.07 ± 0.27
Las Adjuntas (n = 30)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	3.3%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	3	8	10.0%	1 - 6	2.67 ±	0.27 ± 0.11
	<i>Uvulifer</i> sp.	2	3	6.7%	1 - 2	1.5 ±	0.1 ± 0.4
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	8	20	26.7%	1 - 7	2.5 ±	0.67 ± 1.52
	Dilepididae gen. sp.	8	32	26.7%	1 - 16	4 ±	1.07 ± 3.0
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	3.3%		1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Eustrongylides</i> sp.	2	3	6.7%	1 - 2	1.5 ±	0.1 ± 0.4
	<i>Chirostoma riojai</i>						
Santiago Tilapa (n = 44)	<i>Allocreadium mexicanum</i>	1	1	2.3%		1 ± 0	0.02 ± 0.15
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	3	6	6.8%	1 - 4	2 ±	0.14 ± 0.63
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	3	4	6.8%	1 - 2	1 ± 0	0.09 ± 0.36

Tabla I. Continuación

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. \pm D. E.	Abundancia \pm D. E.
Presa Ignacio Ramírez (n = 26)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	11	15.4%	1 - 6	2.75 \pm	0.42 \pm 1.3
	<i>Tylodelphis</i> sp.	5	24	19.2%	1 - 19	4.8 \pm	0.92 \pm 3.72
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	1	20	3.9%		20 \pm 0	0.77 \pm 3.92
<i>Chirostoma</i> sp.							
Lago de Pátzcuaro (n = 28)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	3.6%		1 \pm 0	0.04 \pm 0.19
	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	6	8	21.4%	1 - 2	1.33 \pm	0.29 \pm 0.6
	<i>Polymorphus brevis</i>	3	5	10.7%	1 - 2	1.67 \pm	0.18 \pm 0.55
Ignacio Allende (n = 13)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	9	30.8%	1 - 4	2.25 \pm	0.69 \pm 1.32
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	2	2	15.4%	1 - 1	1 \pm 0	0.15 \pm 0.38
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	3	23.1%	1 - 1	1 \pm 0	0.23 \pm 0.44
CICHLIDAE							
<i>Oreochromis</i> sp.							
Ignacio Allende (n = 8)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	12.5%		1 \pm 0	0.13 \pm 0.35
	<i>Enterogyrus</i> sp.	1	1	12.5%		1 \pm 0	0.13 \pm 0.35
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	12.5%		1 \pm 0	0.13 \pm 0.35

Tabla II. Caracterización de las infecciones por helmintos en los peces de la cuenca del río Papaloapan

P. P. = Peces parasitados; H. R. = Helmintos recolectados; I. P. = Intensidad promedio; D. E. = Desviación estándar

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
CLUPEIDAE							
<i>Dorosoma petenense</i>							
Lago de Catemaco (n = 15)	<i>Procamallanus</i> sp.	1	1	6.7%		1	0.07 ± .07
CHARACIDAE							
<i>Astyanax aeneus</i>							
Alto Papaloapan (n = 25)	<i>Centrocestus formosanus</i>	9	60	36.0%	1 - 17	6.7 ± 5.85	2.4 ± 4.7
	<i>Urocleidoides</i> sp.	5	13	13.0%	1 - 7	2.6 ± 2.5	0.52 ± 1.48
Guclatao (n = 9)	<i>Uvulifer ambloplites</i>	1	3	11.1%		3	0.33 ± 1
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	1	2	11.1%		2	0.22 ± 0.67
	<i>Urocleidoides</i> sp.	3	11	33.3%	1 - 7	3.7 ± 3.05	1.22 ± 2.39
	<i>Rhabdochona mexicana</i>	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33
Santiago Dominguillo (n = 13)	<i>Rhabdochona mexicana</i>	2	2	15.4%	1 - 1	1 ± 0	0.15 ± 0.38
Arroyo San Juan Bautista (n = 18)	<i>Diplostomum</i> sp.	1	2	5.6%		2	0.11 ± 0.47
	<i>Centrocestus formosanus</i>	13	594	72.2%	2 - 142	45.7 ± 38.05	33 ± 38.28
	<i>Urocleidoides</i> sp.	3	6	16.7%	2 - 2	2 ± 0	0.33 ± 0.77
	<i>Rhabdochona mexicana</i>	13	57	72.2%	1 - 11	4.4 ± 3.9	3.17 ± 3.85
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	1	5.6%		1	0.06 ± 0.24
Valle Nacional (n = 18)	<i>Saccocoeloides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	2	2	11.1%	1 - 1	1 ± 0	0.11 ± 0.32
	<i>Diplostomum</i> sp.	1	1	5.6%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Centrocestus formosanus</i>	12	563	66.7%	1 - 228	46.9 ± 66.88	31.3 ± 58.41
	<i>Proteocephaloidea</i> gen. sp.	1	1	5.6%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Rhabdochona mexicana</i>	9	41	50.0%	1 - 21	4.6 ± 6.38	2.28 ± 4.97
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	11.1%	1 - 1	1 ± 0	0.11 ± 0.32
	<i>Spiroxys</i> sp.	3	4	16.7%	1 - 2	1.33 ± 0.57	0.22 ± 0.55
Los Tuxtlas (n = 34)	<i>Magnivittellinum simplex</i>	4	4	11.8%	1 - 1	1 ± 0	0.12 ± 0.33
	<i>Saccocoeloides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	1	1	2.9%		1	0.03 ± 0.17
	<i>Rhipidocotyle</i> sp.	1	3	2.9%		3	0.09 ± 0.51
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	1	6	2.9%		6	0.18 ± 1.03
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	2	2.9%		2	0.06 ± 0.34
	<i>Urocleidoides costaricensis</i>	3	7	8.8%	2 - 3	2.3 ± 0.57	0.21 ± 0.69
	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	1	5	2.9%		5	0.15 ± 0.86
	<i>Rhabdochona mexicana</i>	1	2	2.9%		2	0.06 ± 0.34

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Los Tuxtlas (lótico) (n = 29)	<i>Magnivittellinum simplex</i>	3	3	10.3%	1 - 1	1 ± 0	0.1 ± 0.31
	<i>Saccocoelioides cf. sogandaresi</i>	1	1	3.5%		1	0.03 ± 0.19
	<i>Rhipidocotyle</i> sp.	1	3	3.5%		3	0.1 ± 0.56
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	2	3.5%		2	0.07 ± 0.37
<i>Bramocharax caballeroi</i>							
Lago de Catemaco (n = 10)	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	10.0%		1	0.1 ± 0.32
	<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	3	4	30.0%	1 - 2	1.3 ± 0.57	0.4 ± 0.7
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	20.0%	1 - 1	1 ± 0	0.2 ± 0.42
PIMELODIDAE							
<i>Rhamdia guatemalensis</i>							
Valle Nacional (n = 16)	<i>Stunkardiella minima</i>	6	30	37.5%	1 - 19	5 ± 7.12	1.88 ± 4.81
	<i>Clinostomum complanatum</i>	3	33	18.7%	1 - 30	11 ± 16.46	2.06 ± 7.47
	<i>Cucullanus mexicanus</i>	3	3	18.7%	1 - 1	1 ± 0	0.19 ± 0.4
	<i>Contracaecum</i> sp.	11	112	68.7%	1 - 45	10.2 ± 12.8	7 ± 11.54
Afluente Sn Juan E. (n = 9)	<i>Diplostomum</i> sp.	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33
	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	102	33.3%	17 - 60	34 ± 22.86	11.3 ± 20.49
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33
	<i>Crocodylicola pseudostoma</i>	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33
	<i>Ameloblastella chavarriai</i>	3	11	33.3%	1 - 5	3.7 ± 2.3	1.22 ± 2.17
	Dilepididae gen. sp.	1	2	11.1%		2	0.22 ± 0.67
	<i>Cucullanus caballeroi</i>	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33
	<i>Contracaecum</i> sp.	4	17	44.4%	2 - 10	4.2 ± 3.86	1.9 ± 3.26
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	2	11.1%		2	0.22 ± 0.67
	Tlacotalpan (n = 13)	<i>Stunkardiella minima</i>	4	28	30.8%	2 - 19	7 ± 8.04
<i>Diplostomum compactum</i>		3	6	23.1%	1 - 4	2 ± 1.73	0.46 ± 1.13
<i>Uvulifer ambloplites</i>		1	1	7.7%		1	0.08 ± 0.28
<i>Clinostomum complanatum</i>		6	47	46.1%	1 - 19	7.8 ± 7.73	3.62 ± 6.44
<i>Ameloblastella chavarriai</i>		5	382	38.5%	16 - 154	76.4 ± 59.16	29.38 ± 51.61
<i>Aphanoblastella travassosi</i>		7	473	53.8%	2 - 139	67.6 ± 61.37	36.38 ± 55.79
<i>Gyrodactylus</i> sp.		1	1	7.7%		1	0.08 ± 0.28
<i>Proteocephalus brooksi</i>		7	117	53.8%	2 - 49	16.7 ± 20.66	9 ± 17
<i>Cucullanus caballeroi</i>		1	1	7.7%		1	0.08 ± 0.28
<i>Neophilometroides caudatus</i>		1	6	7.7%		6	0.46 ± 1.66
<i>Contracaecum</i> sp.		7	39	53.8%	1 - 16	5.6 ± 5.44	3 ± 4.81
<i>Serpinema trispinosum</i>		1	2	7.7%		2	0.15 ± 0.55
<i>Spiroxys</i> sp.	8	225	61.5%	3 - 142	28.1 ± 47.84	17.31 ± 39.22	

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
	<i>Tegorhynchus brevis</i>	1	1	7.7%		1	0.08 ± 0.28
	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	5	29	38.5%	1 - 11	5.8 ± 4.43	2.23 ± 3.9
POECILIIDAE							
<i>Heterandria bimaculata</i>							
Río San Joaquín (n = 21)	<i>Spinitectus mexicanus</i>	12	25	57.1%	1 - 4	2.1 ± 0.9	1.19 ± 1.25
Los Tuxtlas (n = 45)	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	1	4	2.2%		4	0.09 ± 0.6
	<i>Ascocotyle nana</i>	5	36	11.1%	3 - 19	7.2 ± 6.72	0.8 ± 3.06
	<i>Centrocestus formosanus</i>	3	31	6.7%	1 - 27	10.3 ± 14.46	0.69 ± 4.04
	<i>Urocleidoides</i> sp.	10	18	22.2%	1 - 6	1.8 ± 1.54	0.4 ± 1.03
	<i>Rhabdochona</i> sp.	1	1	2.2%		1	0.02 ± 0.15
	<i>Spinitectus mexicanus</i>	16	79	35.6%	1 - 14	4.9 ± 3.8	1.76 ± 3.26
<i>Poecilia catemacensis</i>							
Lago de Catemaco (n = 25)	<i>Stunkardiella minima</i>	16	132	64.0%	2 - 26	8.2 ± 7.3	5.28 ± 7.05
	<i>Diplostomum</i> sp.	2	9	8.0%	3 - 6	4.5 ± 2.12	0.36 ± 1.32
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	8	17	32.0%	1 - 6	2.1 ± 1.8	0.68 ± 1.41
	<i>Tylodelphys</i> sp.	1	1	4.0%		1	0.04 ± 0.2
<i>Poecilia mexicana</i>							
Alto Papaloapan (n = 90)	<i>Centrocestus formosanus</i>	33	687	36.7%	1 - 337	20.8 ± 59.95	7.63 ± 37.34
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	4	6	4.4%	1 - 2	1.5 ± 0.57	0.07 ± 0.83
Santiago Dominguillo (n = 63)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	3	1.6%		3	0.05 ± 0.38
	<i>Centrocestus formosanus</i>	8	23	12.7%	1 - 12	2.9 ± 3.75	0.37 ± 1.59
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	35	101	55.6%	1 - 14	2.9 ± 3.04	1.6 ± 2.68
Valle Nacional (n = 18)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	2	53	11.1%	2 - 51	26.5 ± 34.64	2.94 ± 12
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	1	5.6%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Glossocercus auritus</i>	1	4	5.6%		4	0.22 ± 0.94
Arroyo San Juan Bautista (n = 14)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	2	7.1%		2	0.14 ± 0.53
	<i>Centrocestus formosanus</i>	5	14	35.7%	1 - 5	2.8 ± 1.48	1 ± 1.62
Los Tuxtlas (lótico) (n = 99)	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	37	289	37.4%	1 - 60	7.8 ± 13.28	2.92 ± 8.91
	<i>Clinostomum complanatum</i>	8	205	8.1%	1 - 93	25.6 ± 32.24	2.07 ± 11.12
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	5	23	5.0%	1 - 11	4.6 ± 3.84	0.23 ± 1.28
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	3	4	3.0%	1 - 2	1.3 ± 0.57	0.04 ± 0.24
	<i>Echinochasmus leopoldinae</i>	4	23	4.0%	1 - 15	5.7 ± 6.6	0.23 ± 1.62
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	13	385	13.1%	1 - 207	29.6 ± 55.76	3.89 ± 21.95
	<i>Ascocotyle macintoshi</i>	4	112	4.0%	1 - 105	28 ± 51.34	1.13 ± 10.56
	<i>Ascocotyle megalcephala</i>	3	5	3.0%	1 - 2	1.7 ± 0.57	0.05 ± 0.3
<i>Centrocestus formosanus</i>	15	127	15.1%	1 - 35	8.5 ± 9.82	1.28 ± 4.81	

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Lago La Escondida (n = 31)	<i>Haplorchis pumilio</i>	1	1	1.0%		1	0.01 ± 0.1
	<i>Pygidiopsis pindoramensis</i>	1	1	1.0%		1	0.01 ± 0.1
	<i>Apharyngostrigea</i> sp.	2	3	2.0%	1 - 2	1.5 ± 0.7	0.03 ± 0.22
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	1	4	1.0%		4	0.04 ± 0.4
	<i>Spinitectus mexicanus</i>	3	3	3.0%	1 - 1	1 ± 0	0.03 ± 0.17
	<i>Rhabdochona kidderi</i>	3	5	3.0%	1 - 2	1.7 ± 0.57	0.05 ± 0.3
	<i>Contracaecum</i> sp.	3	3	3.0%	1 - 1	1 ± 0	0.03 ± 0.17
	<i>Falcaustra</i> sp.	1	2	1.0%		2	0.02 ± 0.2
	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	1	2	3.2%		2	0.06 ± 0.36
	<i>Diplostomum</i> sp.	1	1	3.2%		1	0.03 ± 0.18
<i>Poecilia reticulata</i> Ajalpan (n = 34)	<i>Centrocestus formosanus</i>	14	45	41.2%	1 - 11	3.2 ± 3.46	1.32 ± 2.7
	<i>Poeciliopsis catemaco</i> Lago de Catemaco (n = 24)	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	6	24	25.0%	1 - 10	4 ± 3.34
<i>Stunkardiella minima</i>		19	146	79.2%	1 - 27	7.7 ± 7.71	6.08 ± 7.53
<i>Posthodiplostomum minimum</i>		1	2	4.2%		2	0.08 ± 0.41
<i>Eustrongylides</i> sp.		2	2	8.3%	1 - 1	1 ± 0	0.08 ± 0.28
<i>Poeciliopsis gracilis</i> Alto Papaloapan (n = 15)	<i>Uvulifer ambloplites</i>	2	48	13.3%	1 - 47	24 ± 32.52	3.2 ± 12.12
	Santiago Domingullo (n = 20)	<i>Gyrodactylus</i> sp.	1	1	5.0%		1
<i>Xiphophorus helleri</i> Los Tuxtlas (n = 60)	<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i>	16	64	26.7%	1 - 14	4 ± 3.65	1.07 ± 2.56
	<i>Rhipidocotyle</i> sp.	6	46	10.0%	2 - 23	7.7 ± 8.45	0.77 ± 3.38
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	1.7%		1	0.02 ± 0.13
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	1	1	1.7%		1	0.02 ± 0.13
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	2	2	3.3%	1 - 1	1 ± 0	0.03 ± 0.18
	<i>Ascocotyle mcintoshi</i>	14	345	23.3%	1 - 97	24.6 ± 30.35	5.75 ± 17.7
	<i>Ascocotyle nana</i>	2	193	3.3%	16 - 177	96.5 ± 113.84	3.22 ± 22.91
	<i>Centrocestus formosanus</i>	20	1948	33.3%	2 - 570	97.4 ± 163.81	32.47 ± 103.85
ATHERINIDAE							
<i>Atherinella ammophila</i> Río La Palma (n = 9)	<i>Centrocestus formosanus</i>	5	17	55.6%	1 - 8	3.4 ± 2.7	1.89 ± 2.62
	<i>Rhabdochona</i> sp.	4	8	44.4%	1 - 3	2 ± 1.15	0.89 ± 1.27
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	11.1%		1	0.11 ± 0.33

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
SYNBRANCHIDAE							
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>							
Lago de Catemaco (n = 27)	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	2	89	7.4%	24 - 65	44.5 ± 28.99	3.3 ± 13.17
	<i>Monticellia ophisterni</i>	17	33	63.0%	1 - 4	1.2 ± 0.89	1.22 ± 1.19
	<i>Pseudocapillaria ophisterni</i>	2	5	7.4%	1 - 4	2.5 ± 2.12	0.19 ± 0.79
	<i>Contraecum</i> sp.	3	3	11.1%	1 - 1	1 ± 0	0.11 ± 0.32
Tlacotalpan (n = 10)	<i>Genarchella isabellae</i>	4	9	40.0%	1 - 5	2.2 ± 1.89	0.9 ± 1.6
	<i>Tylodelphys</i> sp.	2	5	20.0%	1 - 4	2.5 ± 2.12	0.5 ± 1.27
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	2	39	20.0%	1 - 38	19.5 ± 26.16	3.9 ± 11.99
	<i>Monticellia ophisterni</i>	5	10	50.0%	1 - 3	2 ± 1	1 ± 1.25
	<i>Proteocephaloidea</i> gen. sp.	9	161	90.0%	1 - 53	17.9 ± 15.82	16.1 ± 15.95
	<i>Pseudocapillaria ophisterni</i>	2	8	20.0%	1 - 7	4 ± 4.24	0.8 ± 2.2
	<i>Philometra ophisterni</i>	5	13	50.0%	1 - 5	2.6 ± 1.81	1.3 ± 1.83
	<i>Gibsonnema ophisterni</i>	1	2	10.0%		2	0.2 ± 0.63
	<i>Contraecum</i> sp.	8	29	80.0%		3.6 ± 3.54	2.9 ± 3.48
	<i>Serpinema trispinosum</i>	1	1	10.0%		1	0.1 ± 0.32
	<i>Spiroxys</i> sp.	3	15	30.0%	2 - 10	5 ± 4.35	1.5 ± 3.17
	<i>Acanthocephala</i> Fam. gen. sp.	2	2	20.0%	1 - 1	1 ± 0	0.2 ± 0.42
CICHLIDAE							
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>							
Tlacotalpan (n = 10)	<i>Crassicutis cichlasomae</i>	2	12	20.0%	5 - 7	6 ± 1.41	1.2 ± 2.57
	<i>Oligonotilus manteri</i>	7	37	70.0%	1 - 17	5.3 ± 5.46	3.7 ± 5.14
	<i>Stunkardiella minima</i>	4	33	40.0%	1 - 20	8.2 ± 8.34	3.3 ± 6.43
	<i>Clinostomum complanatum</i>	2	4	20.0%	1 - 3	2 ± 1.41	0.4 ± 0.97
	<i>Diplostomum compactum</i>	1	1	10.0%		1	0.1 ± 0.32
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	1	1	10.0%		1	0.1 ± 0.32
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	6	30	60.0%	1 - 12	5 ± 4.6	3 ± 4.29
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	1	10.0%		1	0.1 ± 0.32
	<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i>	6	461	60.0%	26 - 143	76.8 ± 41.77	46.1 ± 50.44
	<i>Contraecum</i> sp.	10	18	100.0%	1 - 3	1.8 ± 0.78	1.8 ± 0.79
	<i>Spiroxys</i> sp.	2	6	20.0%	1 - 5	3 ± 2.82	0.6 ± 1.58
	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	1	20	10.0%		20	2 ± 6.32
<i>Vieja fenestrata</i>							
Lago de Catemaco (n = 24)	<i>Crassicutis cichlasomae</i>	14	347	58.3%	1 - 110	24.8 ± 28.75	14.46 ± 24.96
	<i>Genarchella isabellae</i>	3	8	12.5%	1 - 4	2.7 ± 1.52	0.33 ± 1.01
	<i>Diplostomum</i> sp.	1	9	4.2%		9	0.38 ± 1.84

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Los Tuxtlas (lótico) (n = 24)	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	4	5	16.7%	1 - 2	1.2 ± 0.5	0.21 ± 0.51
	<i>Tylodelphys</i> sp.	6	136	25.0%	1 - 83	22.7 ± 32.61	5.67 ± 18.21
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	2	67	8.3%	21 - 46	33.5 ± 17.67	2.79 ± 10.15
	<i>Ascocotyle nana</i>	11	13417	45.8%	30 - 4783	1219.7 ± 1393.68	559.04 ± 1109.02
	<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i>	13	127	54.2%	1 - 33	9.8 ± 9.9	5.29 ± 8.71
	<i>Contracaecum</i> sp.	1	3	4.2%		3	0.13 ± 0.61
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	1	4.2%		1	0.04 ± 0.2
	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	7	14	29.2%	1 - 6	2 ± 1.82	0.58 ± 1.32
	<i>Crassicutis cichlasomae</i>	15	155	62.5%	1 - 43	10.3 ± 13.51	6.46 ± 11.72
	<i>Genarchella isabellae</i>	2	13	8.3%	1 - 12	6.5 ± 7.77	0.54 ± 2.45
	<i>Rhipidocotyle</i> sp.	3	5	12.5%	1 - 2	1.7 ± 0.57	0.21 ± 0.59
	<i>Clinostomum complanatum</i>	1	1	4.2%		1	0.04 ± 0.2
	<i>Tylodelphys</i> sp.	6	73	25.0%	4 - 21	12.2 ± 6.24	3.04 ± 6.12
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	2	3	8.3%	1 - 2	1.5 ± 0.7	0.13 ± 0.45
	<i>Centrocestus formosanus</i>	1	38	4.2%		38	1.58 ± 7.76
	<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i>	13	39	54.2%	1 - 13	3 ± 3.36	1.63 ± 2.87
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	7	18	29.2%	1 - 8	2.6 ± 2.63	0.75 ± 1.8
Lago La Escondida (n = 19)	<i>Rhabdochona kidderi</i>	12	114	50.0%	1 - 41	9.5 ± 12.95	4.75 ± 10.19
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	2	4.2%		2	0.08 ± 0.41
	<i>Crassicutis cichlasomae</i>	9	49	47.4%	3 - 10	5.4 ± 2.06	2.58 ± 3.11
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	9	33	47.4%	1 - 12	3.7 ± 4.55	1.74 ± 3.57
	<i>Tylodelphys</i> sp.	10	279	52.6%	1 - 229	27.9 ± 70.97	14.68 ± 52.19
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	1	1	5.3%		1	0.05 ± 0.23
	<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i>	6	17	31.6%	1 - 5	2.8 ± 1.6	0.89 ± 1.59
	<i>Rhabdochona kidderi</i>	4	6	21.0%	1 - 2	1.5 ± 0.57	0.32 ± 0.67
	<i>Contracaecum</i> sp.	5	8	26.3%	1 - 2	1.6 ± 0.54	0.42 ± 0.77
	<i>Spiroxys</i> sp.	3	11	15.8%	1 - 9	3.7 ± 4.61	0.58 ± 2.06
MUGILIDAE							
<i>Agonostomus monticola</i>							
Los Tuxtlas (n = 17)	<i>Creptotrema agonostomi</i>	8	204	47.1%	1 - 50	25.5 ± 21.86	12 ± 19.53
	<i>Spinitectus agonostomi</i>	16	125	94.1%	1 - 34	7.8 ± 10.21	7.35 ± 10.07
	<i>Rhabdochona</i> sp.	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Floridosentis</i> sp.	1	17	5.9%		17	1 ± 4.12

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
ELEOTRIDIDAE							
<i>Dormitator maculatus</i>							
Tlacotalpan (n = 47)	<i>Saccocoelioides cf. sogandaresi</i>	22	186	46.8%	1 - 39	8.5 ± 9.79	3.96 ± 7.87
	<i>Clinostomum complanatum</i>	40	1561	85.1%	1 - 225	39 ± 46.44	33.21 ± 45.01
	<i>Tylodelphys</i> sp.	2	62	4.3%	6 - 56	31 ± 35.35	1.32 ± 8.2
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	5	66	10.6%	1 - 60	13.2 ± 26.16	1.4 ± 8.74
	<i>Echinochasmus leopoldinae</i>	1	2857	2.1%		2857	60.79 ± 416.74
	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>	1	8	2.1%		8	0.17 ± 1.17
	<i>Ascocotyle longa</i>	1	552	2.1%		552	11.74 ± 80.52
	<i>Apharyngostrigea</i> sp.	2	12	4.3%	5 - 7	6 ± 1.41	0.26 ± 1.24
	<i>Cotylurus</i> sp.	1	1	2.1%		1	0.02 ± 0.15
	Dactylogyridae gen. sp.	5	18	10.6%	1 - 6	3.6 ± 2.4	0.38 ± 1.33
	<i>Gyrodactylus</i> sp.	4	23	8.5%	2 - 9	5.7 ± 2.98	0.49 ± 1.79
	Monogenea Fam. gen. sp.	3	5	6.4%	1 - 3	1.7 ± 1.15	0.11 ± 0.48
	Dilepididae gen. sp.	2	3	4.3%	1 - 2	1.5 ± 0.7	0.06 ± 0.32
	Tetrabothridae gen. sp.	1	1	2.1%		1	0.02 ± 0.15
	<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i>	1	6	2.1%		6	0.13 ± 0.88
	<i>Contracaecum</i> sp.	2	2	4.3%	1 - 1	1 ± 0	0.04 ± 0.2
	<i>Serpinema trispinosum</i>	1	1	2.1%		1	0.02 ± 0.15
	<i>Eustrongylides</i> sp.	1	1	2.1%		1	0.02 ± 0.15
	<i>Spiroxys</i> sp.	13	28	27.7%	1 - 15	2.1 ± 3.86	0.6 ± 2.2
	<i>Falcaustra</i> sp.	2	3	4.3%	1 - 2	1.5 ± 0.7	0.06 ± 0.32
	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	22	205	46.8%		9.3 ± 10.42	4.36 ± 8.47
<i>Gobiomorus dormitor</i>							
Tlacotalpan (n = 33)	<i>Genarchella isabellae</i>	2	5	6.1%	2 - 3	2.5 ± 0.7	0.15 ± 0.62
	<i>Clinostomum complanatum</i>	9	79	27.3%	1 - 34	8.8 ± 11.14	2.39 ± 6.84
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	5	19	15.1%	2 - 7	3.8 ± 1.92	0.58 ± 1.54
	<i>Centrocestus formosanus</i>	5	28	15.1%	1 - 11	5.6 ± 4.56	0.85 ± 2.6
	<i>Guavinella tropica</i>	9	175	27.3%	1 - 94	19.4 ± 30.45	5.3 ± 17.58
	Tetrabothridae gen. sp.	1	1	3.0%		1	0.03 ± 0.17
	<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i>	3	11	9.1%	1 - 7	3.7 ± 3.05	0.33 ± 1.31
	<i>Cucullanus caballeroi</i>	2	45	6.1%	11 - 34	22.5 ± 16.23	1.36 ± 6.16
	<i>Rhabdochona kidderi</i>	1	8	3.0%		8	0.24 ± 1.39
	<i>Contracaecum</i> sp.	14	165	42.4%	1 - 70	11.8 ± 18.25	5 ± 13.05
	<i>Spiroxys</i> sp.	12	138	36.4%	1 - 57	11.5 ± 19.83	4.18 ± 12.92
	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	11	132	33.3%	1 - 40	12 ± 13.56	4 ± 9.51

Tabla II. Continuación.

Hospedero/Localidad	Helminto	P. P.	H. R.	Prevalencia	Intervalo	I. P. ± D. E.	Abundancia ± D. E.
Los Tuxtlas (n = 17)	<i>Dendrorchis</i> sp.	1	2	5.9%		2	0.12 ± 0.49
	<i>Uvulifer ambloplites</i>	1	2	5.9%		2	0.12 ± 0.49
	<i>Centrocestus formosanus</i>	4	465	23.5%	4 - 343	116.2 ± 155.86	27.35 ± 84.49
	<i>Guavinella tropica</i>	4	27	23.5%	4 - 11	6.7 ± 2.98	1.59 ± 3.22
	<i>Bothriocephalus cuspidatus</i>	2	9	11.8%	2 - 7	4.5 ± 3.53	0.53 ± 1.74
	<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i>	3	16	17.6%	3 - 8	5.3 ± 2.51	0.94 ± 2.28
	<i>Cucullanus caballeroi</i>	1	1	5.9%		1	0.06 ± 0.24
	<i>Rhabdochona kidderi</i>	12	74	70.6%	1 - 14	6.2 ± 4.56	4.35 ± 4.77
	<i>Spiroxys</i> sp.	1	2	5.9%		2	0.12 ± 0.49

Cuadro III. Valores de riqueza observada y estimada de los componentes de comunidad de los peces de la cuenca del río Lerma

	Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
PETROMYZONTIDAE				
<i>Lampetra geminis</i>				
	Pino Real (n = 11)	1	1.35	
	Arroyo Irapeo (n = 16)	1	1.35	
CYPRINIDAE				
<i>Algansea tincella</i>				
	Presa Ignacio Allende (n = 17)	6	7.48	6.9
<i>Notropis sallei</i>				
	Presa Ignacio Ramirez (n = 20)	8	9.37	10.2
<i>Yuriria alta</i>				
	Rio La Laja (n = 26)	4	4.12	4.56
	Presa Ignacio Allende (n = 63)	5	5.5	7
	Atotonilco (n = 17)	2	2.13	
	Las Adjuntas (n = 19)	2	2.36	
	Los Remedios (n = 15)	3	3.36	
<i>Cyprinus carpio</i>				
	Presa Ignacio Allende (n = 16)	5	7.26	***
	Rio La Laja (n = 12)	2	2.46	
GOODEIDAE				
<i>Allophorus robustus</i>				
	Rio La Laja (n = 15)	2	2.72	
	Lago de Patzcuaro (n = 28)	13	13.83	16.8
<i>Ameca splendens</i>				
	Balneario El Rincon (n = 35)	5	5.3	
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>				
	Presa Ignacio Ramirez (n = 31)	6	6.9	8.7

Cuadro III. Continuación

	Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
	<i>Goodea atripinnis</i>			
	Rio La Laja (n = 32)	4	4.49	6.2
	Presa Ignacio Allende (n = 143)	6	6.14	8.9
	Presa Trinidad Fabela (n = 33)	3	4.09	
	Presa La Biznaga (n = 53)	6	7.1	12.2
	La Mintzita (n = 11)	5	6.16	
	Atotonilco (n = 12)	1	1.35	
	Los Remedios (n = 17)	5	5.73	
	Rio Laja (Pueblo) (n = 22)	4	4.4	
	Presa I. Allende (bajo la cortina) (n = 11)	5	5.81	
	Presa Jesus Maria (n = 23)	2	2.04	
	La Cieneguilla (n = 11)	6	6.82	
	<i>Skiffia lermæ</i>			
	La Mintzita (n = 30)	7	8.21	
	<i>Skiffia multipunctata</i>			
	La Mintzita (n = 31)	5	5.38	
	<i>Xenotoca variata</i>			
	Rio La Laja (n = 22)	4	4.48	
	Presa Ignacio Allende (n = 111)	8	8.2	8.5
	La Mintzita (n = 27)	10	11.77	
	La Cieneguilla (n = 32)	5	6.21	
	Atotonilco (n = 16)	3	4.07	
	Los Remedios (n = 9)	5	6.73	
	Presa Jesus Maria (n = 11)	2	2	
	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>			
	La Mintzita (n = 28)	6	6.78	
	POECILIIDAE			
	<i>Poecilia sphenops</i>			
	Lago de Chapala (n = 7)	4	4.55	

Cuadro III. Continuación

Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
<i>Poeciliopsis infans</i>			
Presa Ignacio Allende (n = 20)	4	4.73	***
La Cieneguilla (n = 25)	5	6.21	
ATHERINIDAE			
<i>Chirostoma arge</i>			
Los Remedios (n = 16)	2	2	
<i>Chirostoma estor</i>			
Lago de Patzcuaro (n = 68)	8	9.55	10.8
<i>Chirostoma jordani</i>			
Presa Ignacio Allende (n = 38)	5	5.03	5.1
Presa La Biznaga (n = 46)	7	8.35	10.3
Atotonilco (n = 15)	2	2.42	
Presa Jesus Maria (n = 15)	4	4.36	
Soria/La Huerta (n = 48)	5	5.62	
La Quemada (n = 14)	3	3.47	
Las Adjuntas (n = 30)	7	8.02	
<i>Chirostoma riojai</i>			
Santiago Tilapa (n = 44)	3	3.45	7.7
Presa Ignacio Ramirez (n = 26)	3	3.38	3.6
<i>Chirostoma sp.</i>			
Lago de Patzcuaro (n = 28)	3	3.4	4.5
Presa Ignacio Allende (n = 13)	3	3.16	4.8
CICHLIDAE			
<i>Oreochromis sp.</i>			
Presa Ignacio Allende (n = 8)	3	4.03	

Cuadro IV. Valores de riqueza observada y estimada de los componentes de comunidad de los peces de la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
CLUPEIDAE			
<i>Dorosoma petenense</i>			
Lago de Catemaco (n = 15)	1	1.4	1.3
CHARACIDAE			
<i>Astyanax aeneus</i>			
Alto Papaloapan (n = 25)	2	2.0	2.1
Guelatao (n = 9)	4	5.1	7.2
Santiago Dominguillo (n = 13)	1	1.1	***
Arroyo San Juan Bautista (n = 18)	5	5.8	7.2
Valle Nacional (n = 18)	7	8.0	14.1
Los Tuxtlas (n = 34)	8	10.3	***
Los Tuxtlas (lótico) (n = 29)	4	5.1	5.8
<i>Bramocharax caballeroi</i>			
Lago de Catemaco (n = 10)	3	3.5	7.7
PIMELODIDAE			
<i>Rhamdia guatemalensis</i>			
Valle Nacional (n = 16)	4	4.1	4.37
Afluente Sn Juan E. (n = 9)	9	11.1	***
Tlacotalpan (n = 13)	15	17.2	19.7
POECILIIDAE			
<i>Heterandria bimaculata</i>			
Río San Joaquín (n = 21)	1	1.0	1.1
Los Tuxtlas (n = 45)	6	6.8	8.8
<i>Poecilia catemacensis</i>			
Lago de Catemaco (n = 25)	4	4.5	6.6

Cuadro IV. Continuación

Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
<i>Poecilia mexicana</i>			
Alto Papaloapan (n = 90)	2	2.0	2.1
Santiago Dominguillo (n = 63)	3	3.6	3.3
Valle Nacional (n = 18)	3	3.8	6.4
Arroyo San Juan Bautista (n = 14)	2	2.4	3.3
Los Tuxtlas (lótico) (n = 99)	17	19.1	***
Lago La Escondida (n = 31)	4	4.9	6.76
<i>Poecilia reticulata</i>			
Ajalpan (n = 34)	1	1.0	1.17
<i>Poeciliopsis catemaco</i>			
Lago de Catemaco (n = 24)	4	4.5	4.7
<i>Poeciliopsis gracilis</i>			
Alto Papaloapan (n = 15)	1	1.1	***
Santiago Dominguillo (n = 20)	1	1.4	2.5
<i>Xiphophorus helleri</i>			
Los Tuxtlas (n = 60)	8	9.0	***
ATHERINIDAE			
<i>Atherinella ammophila</i>			
Río La Palma (n = 9)	3	3.4	3.2
SYNBRANCHIDAE			
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>			
Lago de Catemaco (n = 27)	4	4.3	4.4
Tlacotalpan (n = 10)	12	13.5	17.4
CICHLIDAE			
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>			
Tlacotalpan (n = 10)	12	13.7	14.9

Cuadro IV. Continuación

Hospedero	Riqueza observada	Estimador Bootstrap	Clench
<i>Vieja fenestrata</i>			
Lago de Catemaco (n = 24)	11	12.3	12.5
Los Tuxtlas (lótico) (n = 24)	11	12.4	12.6
Lago La Escondida (n = 19)	8	8.4	9.15
MUGILIDAE			
<i>Agonostomus monticola</i>			
Los Tuxtlas (n = 17)	4	6.0	4.92
ELEOTRIDIDAE			
<i>Dormitator maculatus</i>			
Tlacotalpan (n = 47)	21	25.0	24.2
<i>Gobiomorus dormitor</i>			
Tlacotalpan (n = 33)	12	13.0	13.6
Los Tuxtlas (n = 17)	9	10.6	23.8

Lista de abreviaturas

Cuadro V.

A. me	<i>Allocreadium mexicanum</i>	S. me	<i>Spinitectus mexicanus</i>
B. ac	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	S. mi	<i>Stunkardiella minima</i>
C. fo	<i>Centrocestus formosanus</i>	S. so	<i>Saccocoeloides sogandaresi</i>
Cont.	<i>Contracaecum</i> sp.	Spir.	<i>Spiroxys</i> sp.
Dile.	Dilepididae gen. sp.	Tylo	<i>Tylodelphys</i> sp.
Dipl.	<i>Diplostomum</i> sp.	U. co	<i>Urocleidoides costarricensis</i>
Eust	<i>Eustrongylides</i> sp.	Uroc.	<i>Urocleidoides</i> sp.
Gyro.	<i>Gyrodactylus</i> sp.	Uvul.	<i>Uvulifer</i> sp.
Haplo.	Haploporidae gen. sp.		
L. in	<i>Ligula intestinalis</i>		
P. mi	<i>Posthodiplostomum minimum</i>		
P. to	<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>		
Po. br	<i>Polymorphus brevis</i>		
R. li	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>		
Spir.	<i>Spiroxys</i> sp.		
Tylo.	<i>Tylodelphys</i> sp.		

Cuadro VI.

A. ch	<i>Ameloblastella chavarriai</i>
A. mc	<i>Ascocotyle macintoshi</i>
A. na	<i>Ascocotyle nana</i>
A. te	<i>Ascocotyle tenuicollis</i>
A. tr	<i>Aphanoblastella travassosi</i>
C. ag	<i>Creptotrema agonostomi</i>
C. ci	<i>Crassicutis cichlasomae</i>
C. co	<i>Clinostomum complanatum</i>
C. fo	<i>Centrocestus formosanus</i>
Cont.	<i>Contracaecum</i> sp.
G. tr	<i>Guavinella tropica</i>
Gyro.	<i>Gyrodactylus</i> sp.
M. op	<i>Monticellia ophisterni</i>
M. si	<i>Magnivitellinum simplex</i>
N. go	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>
O. ma	<i>Oligogonotilus manteri</i>
P. mi	<i>Posthodiplostomum minimum</i>
P. br	<i>Proteocephalus brooksi</i>
Ph. op.	<i>Philometra ophisterni</i>
Prot.	Proteocephaloidea gen. sp.
R. ki	<i>Rhabdochona kidderi</i>
R. me	<i>Rhabdochona mexicana</i>
Rhab.	<i>Rhabdochona</i> sp.
S. ag	<i>Spinitectus agonostomi</i>
S. br	<i>Sciadichleitrum bravohollisae</i>

Tabla V-a. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Petromyzontidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>L. geminis</i>	<i>L. geminis</i>
Localidad	Pino R.	Arr. Irap.
Hospederos examinados	11	16
No. de gusanos recolectados	1	10
No. de especies en el componente	1	1
Especies autógenas	0	0
Especies alogénicas	1	1
Especies especialistas	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0	0
Índice de Simpson (D)	***	***
Equidad	***	***
Especie dominante	***	***

951

Tabla V-b. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Cyprinidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>A. tincella</i>	<i>N. sallei</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>C. carpio</i>	<i>C. carpio</i>
Localidad	I. All.	I. Ram.	Laj.	I. All.	Atot.	Adj.	Rem.	I. All.	Laj.
Hospederos examinados	17	20	26	63	17	19	15	16	12
No. de gusanos recolectados	437	402	306	2300	9	10	1742	391	9
No. de especies en el componente	5	8	4	5	2	2	3	6	2
Especies autógenas	1	2	1	2	1	1	2	2	2
Especies alogénicas	4	6	3	3	1	1	1	4	0
Especies especialistas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.492	0.083	0.38	0.51	0.556	0.2	0.016	0.075	0.222
Índice de Simpson (D)	0.508	0.917	0.62	0.49	0.444	0.8	0.984	0.925	0.778
Equidad	0.589	0.094	0.505	0.637	1	0.36	0.024	0.09	0.4
Especie dominante	P. mi							P.to , C.fo	***

Tabla V-c. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Goodeidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>A. robustus</i>	<i>A. robustus</i>	<i>A. splendens</i>	<i>G. multiradiatus</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>
Localidad	Laj.	Patz.	Rinc.	I. Ram.	Laj.	I. All.	T. Fab.	Bizn.
Hospederos examinados	15	28	35	31	32	143	33	53
No. de gusanos recolectados	5	2883	177	718	154	741	9	262
No. de especies en el componente	2	13	5	6	4	6	3	6
Especies autogénicas	0	3	3	0	0	1	0	1
Especies alogénicas	2	10	2	6	4	5	3	5
Especies especialistas	0	1	2	0	0	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.4	0.44	0.395	0.057	0.148	0.305	0.417	0.369
Índice de Simpson (D)	0.6	0.56	0.605	0.943	0.852	0.695	0.583	0.631
Equidad	0.667	0.477	0.49	0.069	0.196	0.365	0.556	0.441
Especie dominante	***	R.li, P.mi, Eust. Spir., ylo.		Tylo.	P. mi, Cont.	P. mi	***	Tylo.

Tabla V-c. Continuación

Hospedero	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>S. lermæ</i>	<i>Z. quitzeoensis</i>
Localidad	Mint.	Atot.	J. Ma.	Cien.	Rem.	Mint.	Mint.
Hospederos examinados	11	10	23	11	17	61	28
No. de gusanos recolectados	232	12	32	286	95	419	254
No. de especies en el componente	5	1	2	6	5	7	6
Especies autogénicas	2	0	0	1	2	3	3
Especies alogénicas	3	1	2	5	3	4	3
Especies especialistas	2	0	0	1	1	2	2
Índice de Simpson (1-D)	0.084		0.226	0.559	0.519	0.529	0.178
Índice de Simpson (D)	0.916		0.774	0.441	0.481	0.471	0.822
Equidad	0.104		0.438	0.668	0.642	0.615	0.212
Especie dominante							

Tabla V-c. Continuación

Hospedero	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>
Localidad	Laj.	I. All.	Mint.	Cien.	Atot.	Rem.	J. Ma.
Hospederos examinados	22	111	27	32	16	9	11
No. de gusanos recolectados	45	725	53	54	6	5	173
No. de especies en el componente	4	8	10	5	3	5	2
Especies autogénicas	0	2	5	3	1	3	0
Especies alogénicas	4	6	5	2	2	2	2
Especies especialistas	0	1	3	2	0	2	0
Índice de Simpson (1-D)	0.409	0.362	0.758	0.177	0.6	1	0.089
Índice de Simpson (D)	0.591	0.638	0.242	0.823	0.4	0	0.911
Equidad	0.534	0.413	0.827	0.218	0.75	1	0.176
Especie dominante							

158

Tabla V-d. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Poeciliidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>P. sphenops</i>	<i>P. infans</i>	<i>P. infans</i>
Localidad	Chap.	I. All.	Cien.
Hospederos examinados	7	20	25
No. de gusanos recolectados	57	111	24
No. de especies en el componente	4	4	5
Especies autogénicas	1	0	2
Especies alogénicas	3	4	3
Especies especialistas	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.285	0.105	0.42
Índice de Simpson (D)	0.715	0.895	0.58
Equidad	0.374	0.138	0.504
Especie dominante			

Tabla V-e. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Atherinidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>C. arge</i>	<i>C. estor</i>	<i>C. riojai</i>	<i>C. riojai</i>	<i>Chirostoma</i> sp.	<i>Chirostoma</i> sp.
Localidad	Rem.	Patz	S. Til.	I. Ram.	Patz.	I. All.
Hospederos examinados	16	68	44	26	28	13
No. de gusanos recolectados	140	61	11	55	14	14
No. de especies en el componente	2	8	3	3	3	3
Especies autógenas	2	4	2	1	1	1
Especies alogénicas	0	4	1	2	2	2
Especies especialistas	1	2	1	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.378	0.729	0.618	0.649	0.582	0.56
Índice de Simpson (D)	0.622	0.277	0.382	0.351	0.815	0.44
Equidad	0.75	0.814	0.85	0.956	0.815	0.785
Especie dominante		B.ac, P.to, P.mi, Po.br	B.ac, P.mi	Tylo	P. to	P. mi

151

Tabla V-e. Continuación

Hospedero	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>
Localidad	I. All.	Biz.	Atot.	J. Ma	Sor./Hue.	Quem.	Adj.
Hospederos examinados	38	46	15	15	48	14	30
No. de gusanos recolectados	141	242	3	307	184	26	68
No. de especies en el componente	5	7	2	4	5	3	7
Especies autógenas	1	1	1	1	2	1	2
Especies alogénicas	4	6	1	3	3	2	5
Especies especialistas	0	0	1	0	1	0	1
Índice de Simpson (1-D)	0.75	0.546	0.667	0.337	0.52	0.218	0.684
Índice de Simpson (D)	0.25	0.454	0.333	0.663	0.48	0.782	0.316
Equidad	0.931	0.634	1	0.448	0.647	0.316	0.786
Especie dominante	B.ac, P.mi	B.ac, Dipl.					

Tabla V-f. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Cichlidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>Oreochromis</i> sp.
Localidad	I. All.
Hospederos examinados	8
No. de gusanos recolectados	3
No. de especies en el componente	3
Especies autogénicas	0
Especies alogénicas	3
Especies especialistas	0
Índice de Simpson (1-D)	1
Índice de Simpson (D)	0
Equidad	1
Especie dominante	

Tabla VI-a. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Clupeidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>D. petenense</i>
Localidad	Cat.
Hospederos examinados	15
No. de gusanos recolectados	1
No. de especies en el componente	1
Especies autógenas	1
Especies alogénicas	0
Especies especialistas	0
Índice de Simpson (1-D)	0
Índice de Simpson (D)	***
Equidad	***
Especie dominante	***

Tabla VI-b. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Characidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>B. caballeroi</i>
Localidad	Alto P.	Guel.	Stgo. D.	Arr. SJB	V. Nal.	Tuxtł.	Tuxtł. (L)	Cat.
Hospederos examinados	25	9	13	18	18	34	29	10
No. de gusanos recolectados	73	17	2	660	614	30	9	7
No. de especies en el componente	2	4	1	5	7	8	4	3
Especies autógenas	1	3	1	2	2	5	2	1
Especies alogénicas	1	1	0	3	5	3	2	2
Especies especialistas	0	1	1	1	1	3	0	1
Índice de Simpson (1-D)	0.297	0.566	0	0.183	0.155	0.869	0.806	0.667
Índice de Simpson (D)	0.703	0.434	***	0.817	0.845	0.131	0.194	0.333
Equidad	0.586	0.713	***	0.228	0.18	0.962	0.967	0.875
Especie dominante	C. fo	Uroc.	***	R. me , C. fo	R. me , C. fo	M. si , U. Co	M. si	***

Tabla VI-c. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Pimelodidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>R. guatemalensis</i>	<i>R. guatemalensis</i>	<i>R. guatemalensis</i>
Localidad	V. Nal.	Afl. SJE	Tlac.
Hospederos examinados	16	9	13
No. de gusanos recolectados	178	138	1358
No. de especies en el componente	4	9	15
Especies autógenas	2	2	9
Especies alogénicas	2	7	6
Especies especialistas	1	1	3
Índice de Simpson (1-D)	0.544	0.435	0.762
Índice de Simpson (D)	0.456	0.565	0.238
Equidad	0.721	0.486	0.816
Especie dominante	S. mi , Cont.	A.ch, C.fo, Cont.	S.mi, N.go, C.co, P.br, Cont., Spir., A.tr, A.ch

162

Tabla V-d. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Atherinidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. ammophila</i>
Localidad	Palm.
Hospederos examinados	9
No. de gusanos recolectados	26
No. de especies en el componente	3
Especies autógenas	1
Especies alogénicas	2
Especies especialistas	0
Índice de Simpson (1-D)	0.495
Índice de Simpson (D)	0.505
Equidad	0.716
Especie dominante	C. fo , Rhab.

Tabla VI-e. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Poeciliidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. reticulata</i>
Localidad	Alto P.	Stgo. D.	V. Nal.	Arr. SJB	Tuxt. (L)	Esc.	Aja.
Hospederos examinados	90	63	18	14	99	31	34
No. de gusanos recolectados	693	127	58	16	1195	46	45
No. de especies en el componente	2	3	3	2	17	4	1
Especies autogénicas	1	1	0	0	4	1	0
Especies alogénicas	1	2	3	2	13	3	1
Especies especialistas	0	0	0	0	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.017	0.337	0.163	0.233	0.792	0.206	0
Índice de Simpson (D)	0.983	0.663	0.837	0.767	0.208	0.794	***
Equidad	1.017	0.501	0.24	1.28	0.84	0.269	***
Especie dominante	C. fo	Gyro.	P. mi	C. fo	S.so, C.fo, A.te, C.co	C.co	***

191

Tabla VI-e. Continuación.

Hospedero	<i>P. catemacensis</i>	<i>H. bimaculata</i>	<i>H. bimaculata</i>	<i>P. catemaco</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>X. helleri</i>
Localidad	Cat.	Sn. Joa.	Tuxt.	Cat.	Alto P.	Stgo. D.	Tuxt.
Hospederos examinados	25	21	45	24	15	20	60
No. de gusanos recolectados	159	25	169	174	48	1	2600
No. de especies en el componente	4	1	6	4	1	1	8
Especies autogénicas	1	1	3	2	0	1	1
Especies alogénicas	3	0	3	2	1	0	7
Especies especialistas	0	1	1	0	0	0	0
Índice de Simpson (1-D)	0.298	0	0.695	0.278	0	0	0.415
Índice de Simpson (D)	0.702	***	0.305	0.722	***	***	0.585
Equidad	0.395	***	0.829	0.369	***	***	0.474
Especie dominante	S. mi, P. mi	***	S. me, Uroc.	S. mi	***	***	S.so, A.mc, C.fo

Tabla VI-f. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Synbranchidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>O. aenigmaticum</i>	<i>O. aenigmaticum</i>
Localidad	Cat.	Tlac.
Hospederos examinados	27	10
No. de gusanos recolectados	130	294
No. de especies en el componente	4	12
Especies autógenas	2	6
Especies alogénicas	2	6
Especies especialistas	2	4
Índice de Simpson (1-D)	0.468	0.667
Índice de Simpson (D)	0.532	0.333
Equidad	0.62	0.725
Especie dominante	M. op	M.op, Ph.op, Cont., Prot.

191

Tabla VI-g. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Cichlidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>C. urophthalmus</i>	<i>V. fenestrata</i>	<i>V. fenestrata</i>	<i>V. fenestrata</i>
Localidad	Tlac.	Cat.	Tuxt. (L)	Esc
Hospederos examinados	10	24	24	19
No. de gusanos recolectados	624	14134	461	404
No. de especies en el componente	12	11	11	8
Especies autógenas	5	4	5	3
Especies alogénicas	7	7	6	5
Especies especialistas	3	2	2	2
Índice de Simpson (1-D)	0.444	0.098	0.786	0.5
Índice de Simpson (D)	0.556	0.902	0.214	0.5
Equidad	0.483	0.108	0.863	0.57
Especie dominante	S.br, S.mi, O.ma, Uvul. Cont.	S.br, C.ci, A.na, Tylo.	S.br, C.ci, R.ki, Gyro., Tylo.	S.br, P.mi, C.ci, Tylo

Tabla VI-h. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Mugilidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. monticola</i>
Localidad	Tuxt.
Hospederos examinados	17
No. de gusanos recolectados	347
No. de especies en el componente	4
Especies autógenas	4
Especies alogénicas	0
Especies especialistas	2
Índice de Simpson (1-D)	0.524
Índice de Simpson (D)	0.476
Equidad	0.696
Especie dominante	S. ag, C. ag

591

Tabla VI-i. Características de la comunidad componente de helmintos de los peces de la familia Eleotrididae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>D. maculatus</i>	<i>G. dormitor</i>	<i>G. dormitor</i>
Localidad	Tlac.	Tlac.	Tuxt.
Hospederos examinados	47	33	17
No. de gusanos recolectados	5601	806	598
No. de especies en el componente	21	12	9
Especies autógenas	6	6	5
Especies alogénicas	15	6	4
Especies especialistas	2	2	2
Índice de Simpson (1-D)	0.65	0.841	0.378
Índice de Simpson (D)	0.35	0.159	0.622
Equidad	0.682	0.916	0.424
Especie dominante	C.co, S.so, N.go, Spir.	G.tr, N.go, C.co, Spir. Cont	G.tr, R.ki, C. fo

Tabla VII-a. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Petromyzontidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>L. geminis</i>	<i>L. geminis</i>
Localidad	Pino R.	Arr. Irap.
Hospederos examinados	11	16
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	1 (9.09)	6 (37.5)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	1 (9.09)	6 (37.5)
Núm. promedio de especies por IC	0.09	0.37
Intervalo (mínimo - máximo)		
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	0.09 (0 - 1)	0.62 (0 - 3)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0 ***	0 ***
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	***	***
Promedio del recíproco Simpson (I-D) (intervalo mínimo-máximo)	0 ***	0 ***

997

Tabla VII-b. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Cyprinidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>A. tincella</i>	<i>N. sallei</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>Y. alta</i>	<i>C. carpio</i>	<i>C. carpio</i>
Localidad	I. All.	I. Ram.	Laj.	I. All.	Atot.	Adj.	Rem.	I. All.	Laj.
Hospederos examinados	17	20	26	63	17	19	15	16	12
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	15 (88.23)	16 (80)	25 (96.2)	41 (65.1)	5 (29.4)	5 (26.3)	15 (100)	9 (56.25)	2 (16.67)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	11 (64.7)	11 (55)	12 (46.2)	26 (41.3)	4 (23.5)	5 (26.3)	7 (46.6)	8 (50)	1 (5.88)
Núm. promedio de especies por IC	1.29	1.35	1.76	0.95	0.35	0.26	1.53	0.62	0.25
Intervalo (mínimo - máximo)									
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	25.7 (0 - 188)	20.1 (0 - 133)	11.76 (0 - 54)	36.52 (0 - 1283)	0.52 (0 - 4)	0.52 (0 - 5)	116.13 (4 - 347)	24.43 (0 - 189)	0.75 (0 - 8)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.082 (0 - 0.528)	0.146 (0 - 1.02)	0.25 (0 - 0.72)		0.069 (0 - 0.35)	0 ***	0.068 (0 - 0.35)	0.053 (0 - .347)	0.13 (0 - .26)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.379 (0.16 - 0.87)	0.155 (0.05 - 0.91)	0.596 (0.31 - 0.87)		0.774 ***	***	0.226 (0.02 - 0.77)	0.596 (0.19 - 1)	0.49 ***
Promedio del recíproco Simpson (I-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.054 (0 - 0.42)	0.119 (0 - 0.78)	0.207 (0 - 0.57)		0.075 (0 - 0.38)	0 ***	0.049 (0 - 0.38)	0.062 (0 - 0.5)	0.109 (0 - .219)

Tabla VII-c. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Goodeidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>A. robustus</i>	<i>A. robustus</i>	<i>A. splendens</i>	<i>G. multiradiatus</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>
Localidad	Laj.	Patz.	Rinc.	I. Ram.	Laj.	I. All.	T. Fab.	Bizn.
Hospederos examinados	15	28	35	31	32	143	33	53
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	2 (13.33)	27 (96.42)	30 (85.71)	18 (58.06)	19 (59.37)	88 (61.53)	3 (9.09)	40 (75.47)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	2 (13.33)	4 (14.28)	19 (54.28)	12 (38.7)	13 (40.62)	67 (46.85)	3 (9.09)	27 (50.94)
Núm. promedio de especies por IC	0.13	2.96	1.28	0.77	0.78	0.78	0.09	1
Intervalo (mínimo - máximo)								
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	0.33 (0 - 4)	102.96 (0 - 903)	5.05 (0 - 23)	23.16 (0 - 399)	4.81 (0 - 33)	5.18 (0 - 74)	0.27 (0 - 7)	4.94 (0 - 45)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0 ***	0.46 (0 - 0.93)	0.174 (0 - 0.59)	0.082 (0 - 0.53)	0.111 (0 - 0.57)		0 ***	
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	***	0.528 (0.12 - 1)	0.45 (0.27 - 1)	0.379 (0.16 - 0.87)	0.629 (0.18 - 1)		***	
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0 ***	0.299 (0 - 0.57)	0.173 (0 - .666)	0.054 (0 - 0.42)	0.113 (0 - 0.5)		0 ***	

167

Tabla VII-c. Continuación

Hospedero	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. atripinnis</i>	<i>S. lermæ</i>	<i>Z. quitzeoensis</i>
Localidad	Mint.	Atot.	J. Ma.	Cien.	Rem.	Mint.	Mint.
Hospederos examinados	11	10	23	11	17	61	28
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	10 (90.9)	1 (10)	11 (47.82)	11 (100)	14 (82.35)	59 (96.72)	27 (96.42)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	6 (54.54)	1 (10)	10 (19.23)	3 (27.27)	11 (64.7)	26 (42.62)	18 (64.28)
Núm. promedio de especies por IC	1.36	0.1	0.52	1.81	1.05	1.65	1.42
Intervalo (mínimo - máximo)							
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	21.09 (0 - 52)	1.2 (0 - 12)	1.39 (0 - 7)	26 (3 - 122)	5.58 (0 - 32)	6.86 (0 - 74)	9.07 (0 - 32)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.118 (0 - 0.39)	0 ***	0.033 (0 - 0.37)	0.375 (0 - 0.86)	0.087 (0 - 0.62)	0.184 (0 - 1.07)	0.126 (0 - 0.63)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.42 (0.21 - 0.67)	***	0.613 ***	0.515 (0.34 - 0.99)	0.632 (0.17 - 0.95)	0.668 (0.42 - 0.95)	0.515 (0.3 - 0.73)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.084 (0 - 0.31)	0 ***	0.04 (0 - 0.44)	0.315 (0 - .59)	0.082 (0 - .63)	0.16 (0 - 0.63)	0.096 (0 - 0.49)

Tabla VII-c. Continuación

Hospedero	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>	<i>X. variata</i>
Localidad	Laj.	I. All.	Mint.	Cien.	Atot.	Rem.	J. Ma.
Hospederos examinados	22	111	27	32	16	9	11
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	17 (77.27)	78 (70.27)	18 (66.67)	16 (50)	3 (18.75)	4 (44.44)	9 (81.81)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	13 (59.09)	52 (46.84)	13 (48.14)	14 (43.75)	3 (18.75)	3 (33.33)	4 (36.36)
Núm. promedio de especies por IC	0.95	0.97	0.88	0.56	0.18	0.55	1.27
Intervalo (mínimo - máximo)							
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	2.04 (0 - 6)	6.53 (0 - 69)	1.96 (0 - 18)	1.68 (0 - 14)	0.37 (0 - 4)	0.55 (0 - 2)	15.72 (0 - 100)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.078 (0 - 0.37)		0.116 (0 - 0.68)	0.034 (0 - 0.37)	0 ***	0.086 (0 - 0.35)	0.153 (0 - 0.37)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.671 (0.47 - 1)		0.692 (0.27 - 1)	0.468 (0.32 - 0.61)	***	1 ***	0.483 (0.29 - 0.61)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.09 (0 - 0.5)		0.121 (0 - 0.64)	0.035 (0 - 0.43)	0 ***	0.125 (0 - 0.5)	0.136 (0 - 0.44)

168

Tabla VII-d. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Poeciliidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>P. sphenops</i>	<i>P. infans</i>	<i>P. infans</i>
Localidad	Chap.	I. All.	Cien.
Hospederos examinados	7	20	25
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	5 (71.42)	14 (70)	12 (48)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	3 (42.85)	12 (60)	10 (40)
Núm. promedio de especies por IC	1.14	0.8	0.48
Intervalo (mínimo - máximo)			
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	8.14 (0 - 44)	5.55 (0 - 34)	1 (0 - 10)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.211 (0 - 0.59)	0.074 (0 - 0.82)	0.048 (0 - 0.35)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.838 (0.67 - 1)	0.578 (0.3 - 0.86)	0.101 (0.42 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.229 (0 - 0.67)	0.063 (0 - 0.72)	0.056 (0 - 0.5)

Tabla VII-e. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Atherinidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>C. arge</i>	<i>C. estor</i>	<i>C. riojai</i>	<i>C. riojai</i>	<i>Chirostoma</i> sp.	<i>Chirostoma</i> sp.
Localidad	Rem.	Patz.	S. Til.	I. Ram.	Patz.	I. All.
Hospederos examinados	16	68	44	26	28	13
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	15 (93.75)	25 (36.76)	7 (15.9)	10 (38.46)	10 (35.71)	7 (53.84)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	11 (68.75)	23 (33.82)	7 (15.9)	10 (38.46)	10 (35.71)	5 (38.46)
Núm. promedio de especies por IC	1.18	0.39	0.15	0.38	0.35	0.69
Intervalo (mínimo - máximo)						
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	8.75 (0 - 18)	0.89 (0 - 8)	0.25 (0 - 4)	2.11 (0 - 20)	0.5 (0 - 2)	1.07 (0 - 4)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.074 (0 - 0.44)		0 ***	0 ***	0 ***	0.099 (0 - 0.35)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.442 (0.27 - 0.6)		***	***	***	0.887 (0.77 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.06 (0 - 0.36)		0 ***	0 ***	0 ***	0.125 (0 - 0.5)

691

Tabla VII-e. Continuación

Hospedero	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>	<i>C. jordani</i>
Localidad	I. All.	Biz.	Atot.	J. Ma	Sor./Hue.	Quem.	Adj.
Hospederos examinados	38	46	15	16	48	14	30
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	23 (60.52)	43 (93.47)	2 (13.33)	16 (100)	38 (79.16)	8 (57.14)	16 (53.33)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	9 (23.68)	21 (45.65)	2 (13.33)	6 (37.5)	29 (60.41)	7 (50)	9 (30)
Núm. promedio de especies por IC	1.02	1.5	0.13	1.87	1.02	0.64	0.83
Intervalo (mínimo - máximo)							
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	3.71 (0 - 18)	5.26 (0 - 20)	0.2 (0 - 2)	19.18 (1 - 43)	3.83 (0 - 24)	1.85 (0 - 12)	2.26 (0 - 18)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.26 (0 - 0.72)	0.247 (0 - 0.84)	0 ***	0.269 (0 - 0.64)	0.076 (0 - 0.7)	0.043 (0 - 0.35)	0.175 (0 - 0.45)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.679 (0.27 - 1)	0.685 (0.23 - 1)	***	0.557 (0.18 - 0.99)	0.524 (0.22 - 1)	1 ***	0.789 (0.45 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.243 (0 - 0.59)	0.228 (0 - 0.64)	0 ***	0.206 (0 - 0.49)	0.071 (0 - 0.56)	0.062 (0 - 0.5)	0.194 (0 - 0.5)

Tabla VII-f. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Cichlidae en la cuenca del río Lerma

Hospedero	<i>Oreochromis</i> sp.
Localidad	I. All.
Hospederos examinados	8
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	3 (37.5)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	3 (37.5)
Núm. promedio de especies por IC	0.37
Intervalo (mínimo - máximo)	
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	0.37 (0 - 1)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0 ***
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	*** ***
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0 ***

Tabla VIII-a. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Clupeidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>D. petenense</i>
Localidad	Cat.
Hospederos examinados	15
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	1 (6.67)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	1 (6.67)
Núm. promedio de especies por IC	0.06
Intervalo (mínimo - máximo)	
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	0.06 (0-1)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0 ***
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	*** ***
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0 ***

141

Tabla VIII-b. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Characidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>A. aeneus</i>	<i>B. caballeroi</i>
Localidad	Alto P.	Guel.	Stgo. D.	Arr. SJB	V. Nal.	Tuxt.	Tuxt. (L)	Cat.
Hospederos examinados	25	9	13	18	18	34	29	10
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	12 (48)	5 (55.55)	2 (15.38)	17 (94.44)	16 (88.88)	11 (32.35)	6 (20.68)	6 (60)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	10 (40)	4 (44.44)	2 (15.38)	7 (38.88)	7 (38.88)	9 (26.47)	6 (20.68)	6 (60)
Núm. promedio de especies por IC	0.56	0.66	0.15	1.72	1.67	0.38	0.2	0.6
Intervalo (mínimo - máximo)								
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	2.92 (0-17)	1.88 (0-9)	0.15 (0-1)	36.66 (0-145)	34.11 (0-228)	0.88 (0-7)	0.31 (0-3)	0.7 (0-2)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.062 (0-0.45)	0 ***	0 ***	0.182 (0-0.65)	0.219 (0-0.73)	0.08 (0-0.45)	0 ***	0 ***
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.751 (0.59-0.9)	***	***	0.411 (0.09-0.96)	0.525 (0.11-1)	0.808 (0.62-1)	***	***
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.06 (0-0.44)	0 ***	0 ***	0.119 (0-0.48)	0.174 (0-0.67)	0.056 (0-0.5)	0 ***	0 ***

Tabla VIII-c. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Pimelodidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>R. guatemalensis</i>	<i>R. guatemalensis</i>	<i>R. guatemalensis</i>
Localidad	V. Nal.	Afl. SJE	Tlac.
Hospederos examinados	16	9	13
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	14 (87.5)	7 (77.77)	13 (100)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	8 (50)	2 (22.22)	0 (0)
Núm. promedio de especies por IC	1.21	1.77	4.46
Intervalo (mínimo - máximo)			
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	11.12 (0 - 45)	15.33 (0 - 66)	104.46 (11 - 351)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.232 (0 - 0.75)	0.332 (0 - 0.77)	0.875 (0.18 - 1.48)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.748 (0.59 - 1)	0.52 (0.29 - 0.78)	0.643 (0.17 - 0.98)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.199 (0 - 0.67)	0.269 (0 - 0.62)	0.535 (0.08 - 0.77)

172

Tabla VIII-d. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Atherinidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. ammophila</i>
Localidad	Palm.
Hospederos examinados	9
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	7 (77.77)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	4 (44.44)
Núm. promedio de especies por IC	1.11
Intervalo (mínimo - máximo)	
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	2.88 (0 - 11)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.187 (0 - 0.49)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.881 (0.64 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.199 (0 - 0.5)

Tabla VIII-e. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Poeciliidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>P. reticulata</i>
Localidad	Alto P.	Stgo. D.	V. Nal.	Arr. SJB	Tuxt. (L)	Esc.	Aja.
Hospederos examinados	90	63	18	14	99	31	34
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	37 (41.11)	39 (61.9)	3 (16.67)	6 (42.85)	67 (67.67)	12 (38.7)	14 (41.17)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	37 (41.11)	34 (53.96)	2 (11.11)	6 (42.85)	39 (39.39)	10 (32.25)	14 (41.17)
Núm. promedio de especies por IC	0.41	0.69	0.22	0.42	1.08	0.45	0.41
Intervalo (mínimo - máximo)							
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	7.7 (0 - 337)	2.01 (0 - 14)	3.22 (0 - 52)	1.14 (0 - 5)	12.07 (0 - 214)	1.48 (0 - 10)	1.32 (0 - 11)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)		0.043 (0 - 0.46)	0.025 (0 - 0.08)	0 ***		0.049 (0 - 0.37)	0 ***
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)		0.578 (0.34 - 0.77)	0.117 ***	*** ***		0.514 (0.42 - 0.61)	*** ***
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)		0.044 (0 - 0.48)	0.012 (0 - .012)	0 ***		0.052 (0 - 0.44)	0 ***

177

Tabla VIII-e. Continuación

Hospedero	<i>P. catemaco</i>	<i>H. bimaculata</i>	<i>H. bimaculata</i>	<i>P. catemaco</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>X. helleri</i>
Localidad	Cat.	Sn. Joa.	Tuxt.	Cat.	Alto P.	Stgo. D.	Tuxt.
Hospederos examinados	25	21	45	24	15	20	60
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	19 (76)	12 (57.14)	29 (64.44)	20 (83.33)	2 (13.33)	1 (5)	40 (66.67)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	13 (52)	12 (57.14)	23 (51.11)	12 (50)	2 (13.33)	1 (5)	22 (36.66)
Núm. promedio de especies por IC	1.04	0.57	0.8	1.16	0.13	0.05	1
Intervalo (mínimo - máximo)							
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	6.36 (0 - 26)	1.19 (0 - 4)	3.75 (0 - 31)	7.25 (0 - 27)	3.2 (0 - 47)	0.05 (0 - 1)	43.33 (0 - 582)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.152 (0 - 0.86)	0 ***	0.08 (0 - 0.48)	0.142 (0 - 0.54)	0 ***	0 ***	0.189 (0 - 0.82)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.684 (0.45 - 0.95)	***	0.629 (0.36 - 1)	0.596 (0.19 - 0.77)	***	***	0.597 (0.043 - 0.98)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.132 (0 - 0.62)	0 ***	0.076 (0 - 0.5)	0.136 (0 - 0.49)	0 ***	0 ***	0.14 (0 - 0.57)

Tabla VIII-f. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Synbranchidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>O. aenigmaticum</i>	<i>O. aenigmaticum</i>
Localidad	Cat.	Tlac.
Hospederos examinados	27	10
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	19 (70.37)	10 (100)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	14 (51.85)	0 (0)
Núm. promedio de especies por IC	0.88	4.4
Intervalo (mínimo - máximo)		
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	4.81 (0 - 66)	29.4 (2 - 56)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.083 (0 - 0.45)	0.766 (0.18 - 1.29)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.636 (0.1 - 1)	0.613 (0.18 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.087 (0 - 0.5)	0.493 (0.09 - 0.74)

171

Tabla VIII-g. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Cichlidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>C. urophthalmus</i>	<i>V. fenestrata</i>	<i>V. fenestrata</i>	<i>V. fenestrata</i>
Localidad	Tlac.	Cat.	Tuxt. (L)	Esc
Hospederos examinados	10	24	24	19
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	10 (100)	23 (95.83)	24 (100)	16 (84.21)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	1 (10)	5 (20.83)	7 (29.16)	4 (21.05)
Núm. promedio de especies por IC	4.3	2.62	2.62	2.47
Intervalo (mínimo - máximo)				
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	62.4 (2 - 168)	588.91 (0 - 4784)	19.2 (0 - 83)	21.26 (0 - 247)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.596 (0 - 1.14)	0.235 (0 - 0.78)	0.481 (0 - 1.2)	0.515 (0 - 1.09)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.51 (0.23 - 0.91)	0.29 (0.002 - 0.86)	0.688 (0.43 - 1)	0.693 (0.18 - 1)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.359 (0 - 0.67)	0.137 (0 - 0.49)	0.356 (0 - 0.76)	0.4 (0 - 0.7)

Tabla VIII-h. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Mugilidae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>A. monticola</i>
Localidad	Tuxt.
Hospederos examinados	17
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	17 (100)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	9 (52.94)
Núm. promedio de especies por IC	1.52
Intervalo (mínimo - máximo)	
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	20.41 (1 - 83)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.214 (0 - 0.65)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.709 (0.52 - 0.98)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.176 (0 - 0.49)

175

Tabla VIII-i. Características de las infracomunidades (IC) de helmintos de los peces de la familia Eleotrididae en la cuenca del río Papaloapan

Hospedero	<i>D. maculatus</i>	<i>G. dormitor</i>	<i>G. dormitor</i>
Localidad	Tlac.	Tlac.	Tuxt.
Hospederos examinados	47	33	17
Hospederos parasitados (% de hosp. parasitados con al menos una especie)	45 (95.74)	26 (78.78)	16 (94.11)
Núm. de IC con una especie de parásito (% respecto al total)	3 (6.38)	9 (27.27)	10 (58.82)
Núm. promedio de especies por IC	2.83	2.24	1.7
Intervalo (mínimo - máximo)			
Promedio de helmintos individuales (intervalo mínimo-máximo)	119.17 (0 - 3414)	24.42 (0 - 214)	35.17 (0 - 350)
Promedio del índice de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.515 (0 - 1.33)	0.485 (0 - 1.68)	0.203 (0 - 0.83)
Promedio de equidad de Brillouin (intervalo mínimo-máximo)	0.564 (0.08 - 0.96)	0.675 (0.29 - 1)	0.491 (0.09 - 0.86)
Promedio del recíproco Simpson (1-D) (intervalo mínimo-máximo)	0.357 (0 - 0.79)	0.32 (0 - 0.79)	0.139 (0 - 0.56)

CAPÍTULO III

Análisis de beta diversidad

El análisis sobre las comunidades de helmintos de los peces de las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan sugiere que en cada región actúan diferentes procesos que determinan la composición de especies. De la misma forma, es posible observar que en la fauna helmintológica de cada cuenca existen especies exclusivas de cada región, tanto alogénicas como autogénicas especialistas, por lo que son relativamente pocas las especies que comparten ambas regiones de estudio. Siendo los helmintos parásitos un componente más de la diversidad biológica, resulta interesante cuestionarse sobre la contribución de estos taxones a la diversidad general de México, y en el ámbito de la comparación entre cuencas, determinar si alguna de estas es más importante en términos de biodiversidad, o si bien, ambas presentan una diversidad biológica similar a pesar de las diferencias encontradas en los parámetros analizados en el capítulo sobre comunidades.

Para abordar estas cuestiones, se realizó un estudio sobre diversidad de helmintos parásitos en las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan, el cual se presenta a manera de manuscrito sometido a publicación y cuyo título es: **“Diversidad de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en dos cuencas hidrológicas de México: los helmintos y la hipótesis del México betadiverso”**. A continuación se presenta la carta de recepción de la revista y una versión del manuscrito.

INBOX: Manuscrito # 1927 (156 de 176)

Fecha: Wed, 19 Oct 2005 14:52:18 -0400
De: Interciencia <interciencia@revistainterciencia.org>
Para: raguilar@ibiologia.unam.mx
Responder-a: interciencia@revistainterciencia.org
Asunto: Manuscrito # 1927
2 unnamed text/html 10,97 KB

Caracas, 19 de octubre de 2005.

Prof. Rogelio Aguilar-Aguilar
Laboratorio de Helmintología
Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D.F.
México

MS # 1927

Apreciado Prof. Aguilar-Aguilar,

Hemos recibido el trabajo titulado DIVERSIDAD DE HELMINTOS PARÁSITOS DE PECES DULCEACUÍCOLAS EN DOS CUENCAS HIDROLÓGICAS DE MÉXICO: LOS HELMINTOS Y LA HIPÓTESIS DEL MÉXICO BETADIVERSO por Rogelio Aguilar-Aguilar y Guillermo Salgado-Maldonado, el cual será sometido al usual proceso de arbitraje.

Debido a las serias dificultades financieras de la revista nos hemos visto obligados a solicitar una contribución de US\$ 100 por página publicada. Aunque la publicación de un artículo aceptado no estará supeditada al pago de los costos de publicación por parte de los autores, esperamos que ellos hagan uso de los fondos destinados a este fin en sus subvenciones de investigación o que las instituciones donde prestan sus servicios cubran dichos costos. Tomen en cuenta esto si el trabajo es aceptado para publicar, agradecemos de antemano la contribución que seguramente aportarán.

Atentamente,
Ana Raquel Picón
Gerente Editorial

INTERCIENCIA
Revista de Ciencia y Tecnología de América
Journal of Science and Technology of the Americas
Apartado Postal 51842, Caracas 1050-A
Tel: 58+212+9917525, Tel/Fax: 58+212+9923224
e-mail: interciencia@ivic.ve
Venezuela

Diversidad de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en dos cuencas hidrológicas de México: los helmintos y la hipótesis del México betadiverso

Rogelio Aguilar-Aguilar y Guillermo Salgado-Maldonado

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

Resumen

Se realizó un análisis sobre la diversidad de helmintos parásitos de los peces dulceacuícolas en distintas unidades geográficas dentro de dos de las cuencas hidrológicas más importantes de México, la cuenca del río Lerma y la del río Papaloapan, con la finalidad de establecer la tasa de recambio entre unidades y determinar cómo contribuye la diversidad de cada región a la hipótesis del México betadiverso. A cada cuenca hidrológica se le sobrepuso una gradilla de medio grado de longitud por medio grado de latitud, y se tomaron en cuenta para el análisis aquellos cuadros en los que existe por lo menos una localidad con registro de helmintos de peces. Tomando como base la riqueza de especies en cada cuadro, se calculó la diversidad beta de la cuenca hidrológica utilizando la fórmula $\beta = S_{\gamma} / S_{\alpha}$. Adicionalmente, se calculó un índice de complementariedad para determinar qué tan disímiles son entre sí los cuadros de cada cuenca y qué tan diferentes son las cuencas entre sí en cuanto a su composición de especies. El total de especies de helmintos parásitos de las cuencas analizadas está contenido en nueve cuadros, cinco localizados en la cuenca del Papaloapan, en tanto que los cuatro restantes en la cuenca del Lerma. De manera similar a algunos estudios dirigidos a establecer áreas de conservación, las áreas complementarias obtenidas en este estudio pueden ser consideradas como relevantes debido a que en estos cuadros existen localidades que mantienen una calidad ambiental suficiente para que en ellas puedan ser completados los complejos ciclos de vida que posee la mayor parte de los organismos seleccionados para este estudio.

Palabras clave: Diversidad, helmintos parásitos, río Lerma, río Papaloapan, México.

Diversity of helminth parasites of freshwater fishes in two Mexican hydrological basins: helminth parasites and the betadiverse Mexico hypothesis

Summary

A diversity analysis of helminth parasites of freshwater fishes in different geographic units included in two of the most important Mexican hydrological basins, Río Lerma and Río Papaloapan, was undertaken in order to establish the rate of change in species diversity among these geographic units, and to detect the contribution of each region to the hypothesis of betadiversity Mexico. A grid cell of $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ was superimposed on each hydrological basin. Only those grid squares with almost one record of helminth parasites of freshwater fishes were included. Based on the species richness for grid square, beta diversity was calculated according to the formula $\beta = S_r / S_u$. In addition, an analysis of complementarity was applied in order to establish the differences between grid squares and also between hydrological basins, in relation to species composition. The totality of helminth species was included in nine grid squares, five located in the Papaloapan basin, whereas remaining four in the Lerma basin. The complementarity areas obtained in this work can be considered as relevant for conservation because in these grid squares are located some localities with adequate environmental conditions, which permitting the development of the life cycles of most of the organisms selected to this work

KEY WORDS: Diversity, helminth parasites, Lerma river basin, Papaloapan river basin, Mexico.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Los estudios sobre medición de la biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas (Moreno, 2001). Al no estar las comunidades aisladas en un entorno neutro, cada unidad geográfica puede contener un número variable de comunidades. Para comprender los cambios de la biodiversidad con respecto a la estructura de cada región se han desarrollado diferentes enfoques, entre los que se encuentra aquel que distingue entre diversidades alfa, beta y gamma (Whittaker, 1972). La diversidad alfa trata sobre la diversidad dentro de las comunidades (Moreno, 2001), en tanto que la diversidad beta se encarga de la diversidad entre hábitats, es decir, del grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker, 1972) o unidades geográficas (Moreno, 2001). La diversidad gamma es la riqueza en especies de un conjunto de comunidades que integran una unidad geográfica, que resulta como consecuencia de la diversidad alfa de las comunidades individuales y del grado de diferenciación entre ellas (diversidad beta) (Whittaker, 1972).

La diversidad beta es un componente que debe ser tomado en cuenta en términos de conservación biológica (Halffter, 1998; Rodríguez et al., 2003), debido a que existe una relación inversa entre la diversidad beta de una región y las áreas de distribución de las especies dentro de esa región (Harrison et al., 1992), de tal forma que si en una región las especies presentan en promedio un área de distribución pequeña, los sitios difieren en cuanto a la composición de especies, es decir, la diversidad beta es alta; si por el contrario, las especies tienen un área de distribución amplia, los sitios se parecen más entre sí en términos de la composición de especies y la diversidad beta es baja (Arita y León Paniagua, 1993; Rodríguez et al., 2003). Aunque no se ha demostrado matemática o empíricamente (Rodríguez et al., 2003), las áreas con diversidad beta alta presentan cierto grado de complementariedad, concepto que también se ha utilizado para proponer áreas de conservación, y que se refiere al grado de disimilitud entre pares de áreas (Colwell y Coddington, 1994; Halffter, 1998; Moreno, 2001).

Recientemente se ha sugerido la hipótesis del México betadiverso (Arita, 1993; ver también Rodríguez et al., 1993) que postula que la gran diversidad biológica de México, en particular de mamíferos, es probablemente resultado de una diversidad alfa moderada y una diversidad beta alta,

resultado de la heterogeneidad de ambientes que se puede encontrar en el país (Arita, 1993; Arita y León-Paniagua, 1993; Arita y Rodríguez, 2001; Rodríguez et al., 2003). Esta heterogeneidad en ambientes puede causar que una serie de localidades contribuyan en mayor o menor medida a la diversidad general de México. En el presente estudio se utiliza el conocimiento que se tiene sobre la fauna helmintológica de los peces de dos de las cuencas hidrológicas más importantes de México, la cuenca del río Lerma y la del río Papaloapan (Fig. 1), a las que se les atribuyen afinidades neárticas y neotropicales respectivamente (Aguilar-Aguilar et al., 2003, 2005), con el objetivo de determinar la contribución de cada cuenca a la diversidad general del país, mediante una relación entre las diversidades alfa y gamma para determinar la tasa de recambio de especies de helmintos entre cada serie de localidades (diversidad beta).

El conocimiento de los helmintos que parasitan a los peces de agua dulce de buena parte de México se ha sintetizado en distintos inventarios regionales (Salgado-Maldonado, 2001a, b, 2004a, b, 2005a, 2005b; Aguilar-Aguilar et al., 2004), que han permitido iniciar tratamientos integrales desde el punto de vista biogeográfico (ver Aguilar-Aguilar et al., 2003), y que de igual forma permiten manejar este tipo de información e interpretarla desde el ámbito de la biodiversidad.

Material y Métodos

En el análisis se incluyeron 104 taxones de helmintos (tremátodos, monogéneos, céstodos, nemátodos y acantocéfalos) parásitos de peces registrados para las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan. Estos sistemas hidrológicos son de los más importantes y extensos del país y actualmente se cuenta con listados helmintológicos de los peces que los habitan (Salgado-Maldonado et al, 2001b, 2005). Ambas cuencas fueron seleccionadas por poseer un marcado nivel de endemismo para helmintos parásitos de peces. La cuenca del río Lerma es endorreica, se ubica en el centro de México e incluye porciones de los estados de México, Querétaro, Guanajuato, Michoacán y Jalisco; sus taxones de peces y helmintos denotan afinidades neárticas (Aguilar-Aguilar et al., 2005). Por su parte, la cuenca del río Papaloapan desemboca en el Golfo de México al sureste del país, incluyendo porciones de los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz; sus peces y helmintos muestran afinidades neotropicales (Aguilar-Aguilar et al., 2003, 2005).

Las cuencas hidrológicas fueron delimitadas utilizando el programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 2000), basado en el mapa de cuencas hidrológicas editado por la CONABIO (Conabio, 1998). A los mapas de cada cuenca se les superpuso una gradilla de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (Figs. 1 y 2). Para el análisis se consideró cada cuadro que incluyó por lo menos una localidad con registro helmintológico, el cual fue tomado como unidad de diversidad alfa (Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003), en tanto que el total de taxones registrado en cada cuenca fue considerado como la diversidad gamma. El área de cada cuenca corresponde aproximadamente con el área formada por un cuadro de $4^\circ \times 4^\circ$, que Rodríguez y Vázquez-Domínguez (2003) consideraron adecuado para utilizarse como unidad de diversidad gamma. La diversidad beta se midió usando la relación entre las diversidades gamma y alfa. En su formulación original (Whittaker, 1960), la diversidad beta se definió como: $\beta = S_\gamma / S_\alpha$, donde S_γ es el número de especies en la unidad geográfica de estudio y S_α es la diversidad promedio en las localidades que forman la unidad de estudio, de tal forma que la diversidad beta puede tomar valores desde 1.0, lo que indica que no hay recambio de especies, hasta un máximo teórico igual a S_γ (Rodríguez et al., 2003). A partir de la propuesta de Whittaker (1960, 1972), se han desarrollado distintas variantes del índice para aplicarlas a diversos enfoques de la diversidad (Koleff et al., 2003; ver también Garcillán y Ezcurra, 2003 como ejemplo de aplicación de una de estas variantes en biota de México), sin embargo, decidimos utilizar la formulación de Whittaker (1960) debido a que fue la utilizada para evaluar la contribución de los mamíferos terrestres a la diversidad de México (Rodríguez et al., 2003), y a que es la que ha sido utilizada más frecuentemente en ecología para estimar la diversidad beta (Clarke y Lidgard, 2000; Koleff et al., 2003).

Basándose en la composición taxonómica de cada unidad de diversidad alfa se determinó el número mínimo de cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ necesarios para incluir la diversidad gamma total de cada cuenca. Adicionalmente se empleó el Índice de Complementariedad (IC) de Colwell y Coddington (1994) para calcular el valor de la diferencia respecto a la composición mantenida entre cada par de áreas dentro de cada cuenca mediante el algoritmo

$$IC_{AB} = (a + b - 2c) / (a + b - c)$$

donde a: número de especies en un área dada A, b: número de especies en un área dada B, y c: número de especies en común entre ambas áreas. El valor de complementariedad varía de 0 a 1, cero indica que los sitios son idénticos respecto a su composición de especies, en tanto que uno es la complementariedad total, es decir ninguna especie es compartida entre ambas áreas. (Colwell y Coddington, 1994; ver también Moreno, 2001; Álvarez-Mondragón y Morrone, 2004).

Resultados

El número de cuadros incluidos en el análisis para cada cuenca fue de diez (Figs. 1 y 2). Los taxones de helmintos parásitos de peces registrados en cada cuadro se enlistan en la Tabla I.

Se encontraron diferencias en los patrones de diversidad de los helmintos de peces entre las cuencas analizadas. La cuenca con mayor diversidad gamma fue la del Papaloapan ($S_\gamma = 82$), que también mostró una diversidad alfa promedio mayor y un valor de diversidad beta considerablemente alto (Tabla II). A pesar de esta diversidad beta alta en la cuenca del río Papaloapan, la cantidad de cuadros individuales que se requieren para tener representada toda la fauna helmintológica de los peces que la habitan es similar a la requerida en la cuenca del río Lerma (Tabla II, Fig. 3).

Por otra parte, el índice de complementariedad (IC) para cada combinación de áreas dentro de cada cuenca resultó relativamente alto ($IC > 0.5$ para la mayor parte de las combinaciones, Tabla III); ninguna combinación de áreas tuvo valor de $IC = 0$, por lo que ningún conjunto de especies se replicó totalmente en otro cuadro. Sin embargo, al comparar las dos cuencas bajo estudio se evidencian algunas diferencias. En la cuenca del río Lerma nueve combinaciones resultaron con un $IC > 0.9$ (cuatro áreas tuvieron $IC = 1$). La cuenca del río Papaloapan contó con 25 combinaciones con $IC > 0.9$ (más del doble respecto a la cuenca del río Lerma), de estas, 12 tuvieron un $IC = 1$, lo cual indica que una buena cantidad de áreas son total o casi totalmente complementarias.

El valor de IC tomando las dos cuencas como áreas fue de 0.854, lo que sugiere una diferente composición taxonómica que se complementa en ambas cuencas, si bien existen algunas especies en común.

Discusión

El análisis muestra que el componente beta de la diversidad es un elemento importante para explicar la gran diversidad de helmintos parásitos en México, que a su vez está en correspondencia con la hipótesis del México betadiverso (Arita, 1993, 1997; Rodríguez et al., 2003). Una buena parte de los cuadros analizados en cada cuenca no muestra una diversidad alfa (riqueza) alta, lo que ocasiona que la diversidad alfa promedio de cada cuenca no sea particularmente elevada, sin embargo, los altos valores de diversidad gamma de las cuencas, sobre todo la del río Papaloapan, suponen una elevada tasa de recambio (diversidad beta) para las unidades de estudio, tal como se observa en los valores obtenidos en este estudio y como se ha sugerido para los mamíferos terrestres mexicanos (Arita y León Paniagua, 1993, Rodríguez et al., 2003), si bien hay que considerar que nuestra interpretación se basa en unidades de diversidad gamma puntuales que no incluyen la totalidad del territorio mexicano.

Las localidades con registros helmintológicos en cada cuenca se concentran respectivamente en diez cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, sin embargo, prácticamente la mitad de éstos mostró una riqueza muy baja, inferior a diez especies. Esta pobreza de especies se puede explicar en algunas localidades por falta de muestreo o debido a que los registros helmintológicos se han limitado a una serie muy escasa de hospederos (i. e. cuadros 2, 4 y 6 en la cuenca del río Lerma; cuadros 5 y 7 en la cuenca del río Papaloapan), sin embargo, en algunos casos el bajo número de especies no es un artefacto de muestreo, sino más bien un reflejo de la baja riqueza de especies de hospederos que habitan esas localidades (i. e. cuadros 4, 6 y 9 de la cuenca del Papaloapan), con lo que se puede observar que el alto valor de diversidad beta y la contribución de esta diversidad a la hipótesis del México betadiverso es aplicable particularmente a algunas regiones dentro de cada cuenca. Este valor de diversidad beta es elevado con respecto a estudios realizados en taxones como mamíferos, donde la diversidad beta entre distintas localidades de México, utilizando la misma formulación que en este trabajo, fluctuó alrededor del valor de 2.0, teniendo un valor máximo de 2.65 (Rodríguez et al., 2003).

Ambas cuencas muestran una complementariedad similar en cuanto a las porciones requeridas para representar la totalidad de su diversidad. Considerando a las especies registradas en la cuenca del río

Lerma, se requerirían siete cuadros individuales para que la fauna helmintológica de sus peces estuviera completamente representada. Sin embargo, algunas de las especies exclusivas de ciertos cuadros son especies que utilizan a los peces como hospederos intermediarios y a las que comúnmente se les atribuye una distribución amplia. En efecto, las especies *Paradilepis urceus* (C-3, Tabla I), *P. caballeroi*, *Valipora mutabilis* (C-1, Tabla I) (metacéstodos), y *Falcaustra* sp. (C-10, Tabla I) (larva de nemátodo) son comúnmente encontradas en otras regiones de México y del mundo, (Moravec, 1998; Scholz y Salgado-Maldonado, 2001), y es muy probable que en un futuro se las encuentre parasitando a peces de localidades incluidas en otros cuadros dentro de la cuenca. De esta forma, consideramos que realmente existen cuatro cuadros complementarios en la cuenca del río Lerma: los cuadros 7, 4 y 2. El cuadro 7 es el de mayor diversidad alfa dentro de la cuenca y al igual que los cuadros 4 y 2 incluye algunas especies exclusivas del sistema hidrológico. Por otra parte, el cuadro 5 contiene a la especie *Phyllodistomum lacustris*, que en México sólo se ha encontrado en una localidad, pero que ha sido registrada abundantemente en Norteamérica. Para tener representada la totalidad de helmintos de peces de la cuenca del río Papaloapan es necesario considerar cinco cuadros (cuadros 1, 2, 3, 4, y 5). Al igual que en la cuenca del río Lerma, en los cuadros referidos se pueden encontrar algunos registros de especies en estados larvarios, sin embargo, una buena parte de los registros exclusivos de cada cuadro corresponde a helmintos adultos que hasta la fecha se han considerado de distribución restringida a la cuenca o bien compartida con otras cuencas tropicales de México estrechamente relacionadas con el Papaloapan (ver Aguilar-Aguilar et al., 2003). Los resultados muestran que la complementariedad en la cuenca del Papaloapan es alta y que se requiere la mitad de las unidades de estudio para representar la diversidad gamma. Esta diferencia en comparación con la cuenca del Lerma puede confirmar lo sugerido por Halffter (1998) en el sentido de que la complementariedad alta parece no ocurrir en condiciones templadas, pero sí en las tropicales.

La mayor parte de los cuadros complementarios de cada cuenca incluyen taxones de distribución restringida. Hay un buen número de taxones exclusivos de cada unidad alfa de estudio complementaria, sin embargo, existe un número mayor de especies que si bien pueden presentarse en dos o más de las

unidades alfa de este trabajo, tienen hasta el momento una distribución limitada a su cuenca y se consideran por tanto endémicas de la misma (ver Salgado-Maldonado et al., 2001b, 2005).

Los análisis de cuadros complementarios han sido utilizados previamente para proponer áreas de conservación en México, basándose principalmente en mamíferos (Rodríguez et al., 2003). En estos trabajos se pone de manifiesto la importancia de la diversidad beta y del alto recambio de especies entre localidades, que hace más conveniente establecer un sistema de varias áreas protegidas de tamaño pequeño a mediano, que un sistema de pocas áreas grandes (Arita, 1997; Halffter, 1998; Arita y Rodríguez, 2001). Los resultados obtenidos en el presente estudio apoyan esta propuesta pues resulta evidente que en cada cuenca analizada existen localidades que contienen un número importante de especies exclusivas, y que para tener representado este conjunto de especies es necesario considerar cada uno de estos sitios. Por otra parte, el empleo del sistema de gradilla permitió ubicar con precisión los sitios relevantes en diversidad de helmintos de peces, lo que a su vez permite calcular objetivamente el tamaño de área ocupada por los taxones en cuestión (Luna et al., 2004).

Por lo general en estudios que integran la diversidad biológica de alguna región o país es evidente la ausencia de taxones como los helmintos parásitos, razón por la cual se considera de gran dificultad el proponer áreas de conservación basándose en estos taxones, tan poco conocidos o "carismáticos". Sin embargo, recientemente se ha discutido sobre la importancia de considerar el medio abiótico como criterio para seleccionar estas áreas a conservar (Bonn y Gaston, 2005), y los helmintos parásitos, al presentar ciclos de vida complejos, que en muchos casos involucran una serie de hospederos intermediarios, y que sólo pueden ser completados bajo cierta combinación de condiciones, pueden evidenciar indirectamente sitios con una relativamente buena calidad ambiental, debido a que los sitios que presentan cierta riqueza de especies endémicas no están todavía lo suficientemente deteriorados como para impedir que los ciclos biológicos se completen. Nuestros resultados indican que en las cuencas analizadas existen cuerpos de agua con estas características que deberían ser considerados para conservación, y que probablemente albergan, además de taxones endémicos de helmintos, una buena diversidad de otros taxones más conspicuos como invertebrados acuáticos, peces o anfibios.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a R. Griselda Moreno-Navarrete y Raúl Contreras-Medina por su revisión y comentarios. El trabajo contó parcialmente con el apoyo del subsidio CN-02-81 del CONACYT. RAA contó con el apoyo de la beca de doctorado número 138534 del CONACYT.

REFERENCIAS

- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Martínez-Aquino A, Salgado-Maldonado G, González-Zamora A (2005) 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, Morrone JJ (Eds.) *Regionalización biogeográfica en Iberoamerica y tópicos afines*. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF. pp. 227-239.
- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Salgado-Maldonado G (2003) Parsimony analysis of endemismos (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeog.* 30: 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar R, Salgado-Maldonado G, Moreno-Navarrete RG, Cabañas-Carranza G (2004) Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En Luna I, Morrone JJ, Espinosa D (Eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF. pp. 261-270.
- Álvarez-Mondragón E, Morrone JJ (2004) Propuesta de áreas para conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29: 112-120.
- Arita HT (1993) Riqueza de especies de la mastofauna de México. En Medellín RA, Cevallos G (Eds.) *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. pp. 109-128.
- Arita HT (1997) Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, México. *J. An. Ecol.* 66: 83-97.

- Arita HT, León Paniagua L (1993) Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias, número especial 7*: 13-22.
- Arita HT, Rodríguez P (2001) Ecología geográfica y macroecología. En Llorente J, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF. pp. 63-80.
- Bonn A, Gaston KJ (2005) Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodiv. Conserv.* 14: 1083-1100.
- Clarke A, Lidgard S (2000) Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *J. An. Ecol.* 69: 799-814.
- Colwell R, Coddington J (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. London B.* 345: 110-118.
- Conabio (1998) *La diversidad biológica de México: Estudio de País*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D. F. 291 pp.
- ESRI (2000) *ArcView GIS Version 3.2a*. Environmental System Research Institute, Inc. Nueva York, EEUU.
- Garcillán PP, Ezcurra E (2003) Biogeographic regions and β -diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *J. Veg. Sci.* 14: 859-868.
- Halffter G (1998) Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. En: Halffter G (comp.) *La Diversidad Biológica de Iberoamérica II. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa. pp. 3-17.
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. An. Ecol.* 72: 367-382.
- Luna I, Alcántara O, Contreras-Medina R (2004) Patterns of diversity, endemism and conservation: an example with Mexican species of Ternstroemiaceae Mirb. Ex DC (Tricolpates: Ericales). *Biodiv. Conserv.* 13: 2723-2739.
- Moravec F (1998) Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region. Academia, Praga. 464 pp.

- Moreno, CE (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA. Vol 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 84 pp.
- Rodríguez P, Vázquez-Domínguez E (2003) Escalas y diversidad de especies. En Morrone JJ, Llorente J (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF. pp. 109-114.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Brailovsky D, Báez-Valé R (2001a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern México. *Comp. Parasitol.* 68: 196-203.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Caspeta-Mandujano JM, Moreno-Navarrete RG, Sánchez-Nava P, Aguilar-Aguilar R (2001b) A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, México. *Comp. Parasitol.* 68: 204-218.
- Salgado-Maldonado G, Mercado-Silva N, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Aguilar R, Íñiguez-Dávalos LI (2004a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Ayuquila river, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central México. *Comp. Parasitol.* 71: 67-72.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López R, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, Mercado-Silva N (2004b) Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, East Central México. *Comp. Parasitol.* 71: 190-202.
- Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Mendoza-Palmero C (2005a) Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, México. *Parasitol. Res.* 96: 69-89.
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, García-Magaña L, López-Jiménez S, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo L (2005b) Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En Bueno-Soria J, Santiago-Fragoso S, Álvarez F (Eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco, México*. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. pp. 145-166.
- Scholz T, Salgado-Maldonado G (2001) Metacestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) parasitising fishes in México. *Syst. Parasitol.* 49: 23-40.

Whittaker RH (1960) Vegetation in the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.

Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

Pie de Figuras.

Fig. 1 Ubicación de las cuencas hidrológicas Lerma-Santiago (L-S) y Papaloapan (P). En la cuenca Lerma-Santiago sólo se encuentra sombreada la parte correspondiente a la cuenca del río Lerma.

Fig. 2. Unidades de diversidad alfa en la cuenca del río Lerma, México. Los puntos indican localidades que presentan registros helmintológicos. Los números corresponden a los de la Tabla I.

Fig. 3. Unidades de diversidad alfa en la cuenca del río Papaloapan, México. Los puntos indican localidades que presentan registros helmintológicos. Los números corresponden a los de la Tabla I.

Fig. 4. Complementariedad en las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan. El mapa muestra la localización de los cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (en negro) necesarios para completar la fauna de helmintos de peces de la cuenca correspondiente.

Curricula vitarum

Rogelio Aguilar-Aguilar. Candidato a Doctor en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Profesor de asignatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Dirección: Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, UNAM. Apartado Postal 70-153, 04510, México, D. F., México. C-electrónico: raguilar@ibiologia.unam.mx

Guillermo Salgado-Maldonado. Investigador titular "C", Instituto de Biología, UNAM. Profesor definitivo, Facultad de Ciencias, UNAM.

Tabla I. Helmintos registrados en cada cuadro de 0.5° x 0.5°. Mc = Metacercaria; T = Tremátodo adulto; Mn = Monogéneo; Lc = Metacéstodo; C = Céstodo adulto; Ln = Larva de nemátodo; N = Nemátodo adulto; Cc = Cistacanto; A = Acanocéfalo adulto.

Cuenca Lerma C-1	Cuenca Lerma C-2	Cuenca Lerma C-3	Cuenca Lerma C-4	Cuenca Lerma C-5
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> ^C	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}	<i>Allocreadium mexicanum</i> ^T	Haploporidae gen. sp. ^T	<i>B. acheilognathi</i> ^C
<i>Centrocestus formosanus</i> ^{Mc}	<i>Margotrema guillerminae</i> ^T	<i>B. acheilognathi</i> ^C	<i>Ascocotyle tenuicollis</i> ^{Mc}	<i>C. ralli</i> ^{Lc}
<i>Clinostomum complanatum</i> ^{Mc}	<i>P. minimum</i> ^{Mc}	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}	<i>P. brevis</i> ^{Cc}	<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}
<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}	<i>R. lichtenfelsi</i> ^N	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>R. lichtenfelsi</i> ^N	<i>Glossocercus auritus</i> ^{Lc}
<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}	<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}	<i>Salsuginus</i> sp. ^{Mn}	<i>Ligula intestinalis</i> ^{Lc?}
<i>Enterogyrus</i> sp. ^{Mn}	α = 5	<i>Cyclusteria ralli</i> ^{Lc}	α = 5	<i>P. brevis</i> ^{Cc}
<i>Eustrongylides</i> sp. ^{LN}		<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}		<i>P. minimum</i> ^{Mc}
<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}		<i>Enterogyrus</i> sp. ^{Mn}		<i>Phyllodistomum lacustris</i> ^{Lc?}
<i>Paradilepis caballeroi</i> ^{Lc}		<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Ln}		<i>R. lichtenfelsi</i> ^N
<i>Postodiplostomum minimum</i> ^{Mc}		<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}		<i>Salsuginus</i> sp. ^{Mn}
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> ^N		<i>P. minimum</i> ^{Mc}		α = 10
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> ^N		<i>P. tomentosa</i> ^N		
<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}		<i>Paradilepis urceus</i> ^{Lc}		
<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}		<i>Polymorphus brevis</i> ^{Cc}		
<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}		<i>R. lichtenfelsi</i> ^N		
<i>Valipora mutabilis</i> ^{Lc}		<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}		
α = 16		<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}		
		<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}		
		α = 18		

Tabla 1. Continuación.

Cuenca Lerma C-6	Cuenca Lerma C-7	Cuenca Lerma C-8	Cuenca Lerma C-9	Cuenca Lerma C-10
<i>R. lichtenfelsi</i> ^N	<i>A. mexicanum</i> ^T	<i>B. acheilognathi</i> ^C	<i>B. acheilognathi</i> ^C	<i>M. bravoet</i> ^T
<i>Salsuginus</i> sp. ^{Mn}	<i>B. acheilognathi</i> ^C	<i>C. ralli</i> ^{Lc}	<i>C. ralli</i> ^{Lc}	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}
α= 2	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}	<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}	<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}	<i>P. minimum</i> ^{Mc}
	<i>C. ralli</i> ^{Lc}	<i>Gyrodactylus elegans</i> ^{Mn}	<i>Gyrodactylus elegans</i> ^{Mn}	<i>O. brevicaecum</i> ^{Mc?}
	<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}	<i>L. intestinalis</i> ^{Lc}	<i>L. intestinalis</i> ^{Lc}	<i>Gyrodactylus elegans</i> ^{Mn}
	<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}	<i>O. brevicaecum</i> ^{Mc?}	<i>P. minimum</i> ^{Mc}	<i>B. acheilognathi</i> ^C
	<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Ln}	<i>P. brevis</i> ^{Cc}	<i>V. campylancristota</i> ^{Lc}	<i>C. ralli</i> ^{Lc}
	<i>Gnathostoma</i> sp. ^{Ln}	<i>P. minimum</i> ^{Mc}	α= 7	<i>V. campylancristota</i> ^{Lc}
	<i>L. intestinalis</i> ^{Lc}	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}		<i>L. intestinalis</i> ^{Lc}
	<i>Margotrema bravoet</i> ^T	<i>Valipora campylancristota</i> ^{Lc}		<i>Contracaecum</i> sp. ^{Ln}
	<i>Octomacrum mexicanum</i> ^T	α= 10		<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Ln}
	<i>Ochetosoma brevicaecum</i> ^{Mc?}			<i>Falcaustra</i> sp. ^{Ln}
	<i>P. brevis</i> ^{Cc}			<i>P. brevis</i> ^{Cc}
	<i>P. minimum</i> ^{Mc}			<i>A. mexicanum</i> ^T
	<i>P. tomentosa</i> ^N			α= 14
	Proteocephalidae gen. Sp. ^C			
	<i>R. lichtenfelsi</i> ^N			
	<i>Salsuginus</i> sp. ^{Mn}			
	<i>Spinitectus osorioi</i> ^N			
	<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}			
	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}			
	α= 21			

Tabla I. Continuación.

Cuenca Papaloapan C-1	Cuenca Papaloapan C-2	Cuenca Papaloapan C-3	Cuenca Papaloapan C-4	Cuenca Papaloapan C-5
Acantocephala Fam. gen. sp. ^A	<i>A. tenuicollis</i> ^{Mc}	<i>A. chavarriai</i> ^{Mn}	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>Choanoscolex lamotheri</i> ^C
<i>Ameloblastella chavarriai</i> ^{Mn}	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> ^{Mn}	<i>A. nana</i> ^{Mc}	<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}	<i>Gnathostoma</i> sp. ^{Ln}
<i>Aphanoblastella travassosi</i> ^{Mn}	<i>Apharyngostrigea</i> sp. ^{Mc}	<i>A. tenuicollis</i> ^{Mc}	α = 2	α = 2
<i>Apharyngostrigea</i> sp. ^{Mc}	<i>Ascocotyle diminuta</i> ^{Mc}	<i>A. travassosi</i> ^{Mn}		
<i>Ascocotyle longa</i> ^{Mc}	<i>Ascocotyle mcintoshi</i> ^{Mc}	<i>C. cichlasomae</i> ^T		
<i>Ascocotyle tenuicollis</i> ^{Mc}	<i>Ascocotyle megaloccephala</i> ^{Mc}	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}		
<i>Camallanus</i> sp. ^{Ln}	<i>Ascocotyle nana</i> ^{Mc}	<i>Cladocystis trifolium</i> ^{Mc}		
<i>Centrocestus formosanus</i> ^{Mc}	<i>Bothriocephalus cuspidatus</i> ^C	<i>Contraecum</i> sp. ^{Ln}		
<i>Clinostomum complanatum</i> ^{Mc}	<i>C. cichlasomae</i> ^T	<i>Crocodicola pseudostoma</i> ^{Mc}		
<i>Contraecum</i> sp. ^{Ln}	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}	<i>D. compactum</i> ^{Mc}		
<i>Cotylurus</i> sp. ^{Mc}	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}		
<i>Crassicutis cichlasomae</i> ^T	<i>Contraecum</i> sp. ^{Ln}	<i>Drepanocephalus</i> sp. ^{Mc}		
<i>Cucullanus caballeroi</i> ^N	<i>Creptotrema agonostomi</i> ^T	<i>E. leopoldinae</i> ^{Mc}		
Dactylogyridae gen. sp. ^{Mn}	<i>Cucullanus caballeroi</i> ^N	<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Ln}		
Dilepididae gen. sp. ^{Lc}	<i>Cucullanus mexicanus</i> ^N	<i>G. auritus</i> ^{Lc}		
<i>Diplostomum compactum</i> ^{Mc}	<i>Dendrorchis</i> sp. ^T	<i>G. isabellae</i> ^T		
<i>Echinochasmus leopoldinae</i> ^{Mc}	<i>Dichelyne mexicanus</i> ^N	<i>M. ophisterni</i> ^C		
<i>Eustrongylides</i> sp. ^{Ln}	Diplectanidae gen. sp. ^{Mn}	<i>Méxiconema cichlasomae</i> ^N		
<i>Falcaustra</i> sp. ^{Ln}	<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}	<i>N. golvani</i> ^A		
<i>Genarchella isabellae</i> ^T	<i>E. leopoldinae</i> ^{Mc}	<i>O. manteri</i> ^T		
<i>Gibsonnema ophisterni</i> ^N	<i>Falcaustra</i> sp. ^{Ln}	<i>Octospiniferoides chandleri</i> ^A		
<i>Gnathostoma</i> sp. ^{Ln}	<i>Floridosentis</i> sp. ^A	<i>P. brooksi</i> ^C		
<i>Guavinella tropica</i> ^{Mn}	<i>G. isabellae</i> ^T	<i>P. minimum</i> ^{Mc}		
<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}	<i>G. tropica</i> ^{Mn}	<i>P. pindoramensis</i> ^{Mc}		
<i>Monticellia ophisterni</i> ^C	<i>Glossocercus auritus</i> ^{Lc}	<i>Polymorphus brevis</i> ^{Cc}		
<i>Neoechinorhynchus golvani</i> ^A	<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}	<i>Procamallanus neocaballeroi</i> ^N		

<i>Neophilometroides caudatus</i> ^N	<i>Haplorchis pumilio</i> ^{Mc}	<i>Pseudocapillaria ophisterni</i> ^N
<i>Oligogonotylus manteri</i> ^T	<i>Magnivitellinum simplex</i> ^T	<i>R. kidderi</i> ^N
<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i> ^N	Microcotylidae gen. sp. ^{Mn}	<i>S. bravohollisae</i> ^{Mn}
<i>Philometra ophisterni</i> ^N	<i>P. minimum</i> ^{Mc}	<i>S. mexicanus</i> ^N
<i>Postodiplostomum minimum</i> ^{Mc}	<i>P. teixeirafreitasi</i> ^N	<i>S. minima</i> ^T
Proteocephaloidea gen. sp. ^{Lc}	<i>Pygidiopsis pindoramensis</i> ^{Mc}	<i>Saccocoelioides chauhani</i> ^T
<i>Proteocephalus brooksi</i> ^C	<i>R. kidderi</i> ^N	<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}
<i>Pseudocapillaria ophisterni</i> ^N	<i>Rhabdochona mexicana</i> ^N	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}
<i>Rhabdochona kidderi</i> ^N	<i>Rhabdochona</i> sp. ^{Ln}	$\alpha = 34$
<i>Saccocoelioides sogandaresi</i> ^T	<i>Rhipidocotyle</i> sp. ^{Mc}	
<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i> ^{Mn}	<i>S. bravohollisae</i> ^{Mn}	
<i>Sciadicleithrum mexicanum</i> ^{Mn}	<i>S. sogandaresi</i> ^T	
<i>Serpinema trispinosum</i> ^{Ln}	<i>Spinitectus agonostomi</i> ^N	
<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}	<i>Spinitectus mexicanus</i> ^N	
<i>Stunkardiella minima</i> ^T	<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}	
<i>Tegorhynchus brevis</i> ^A	<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}	
Tetrabothridae gen. sp. ^{Lc}	<i>Urocleidoides costaricensis</i> ^{Mn}	
<i>Tylodelphys</i> sp. ^{Mc}	<i>Urocleidoides</i> sp. ^{Mn}	
<i>Urocleidus</i> sp. ^{Mn}	<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}	
<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}	$\alpha = 45$	
$\alpha = 46$		

Tabla I. Continuación.

Cuenca Papaloapan C-6	Cuenca Papaloapan C-7	Cuenca Papaloapan C-8	Cuenca Papaloapan C-9	Cuenca Papaloapan C-10
<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>C. caballeroi</i> ^N	<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}	<i>A. chavarriai</i> ^{Mn}
<i>Urocleidoides</i> sp. ^{Mn}	<i>Gyrodactylus</i> sp. ^{Mn}	<i>C. cichlasomae</i> ^T	<i>R. mexicana</i> ^N	<i>C. caballeroi</i> ^N
$\alpha = 2$	<i>P. minimum</i> ^{Mc}	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}	<i>Urocleidoides</i> sp. ^{Mn}	<i>C. cichlasomae</i> ^T
	<i>R. mexicana</i> ^N	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}	<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}	<i>C. complanatum</i> ^{Mc}
	<i>Urocleidoides</i> sp. ^{Mn}	<i>C. mexicanus</i> ^N	$\alpha = 4$	<i>C. formosanus</i> ^{Mc}
	<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}	<i>Caballerorhynchus lamotheri</i> ^A		<i>C. pseudostoma</i> ^{Mc}
	$\alpha = 6$	<i>Contraecum</i> sp. ^{Ln}		<i>Contraecum</i> sp. ^{Ln}
		<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}		Dilepididae gen. sp. ^{Lc}
		<i>G. auritus</i> ^{Lc}		<i>Diplostomum</i> sp. ^{Mc}
		<i>G. tropica</i> ^{Mn}		<i>N. golvani</i> ^A
		<i>P. minimum</i> ^{Mc}		<i>P. minimum</i> ^{Mc}
		<i>Procamallanus rebecca</i> ^N		<i>S. sogandaresi</i> ^T
		Proteocephaloidea gen. sp. ^{Lc}		<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}
		<i>R. kidderi</i> ^N		$\alpha = 13$
		<i>S. minima</i> ^T		
		<i>S. sogandaresi</i> ^T		
		<i>Spiroxys</i> sp. ^{Ln}		
		<i>Urocleidoides</i> sp. ^{Mn}		
		<i>Uvulifer</i> sp. ^{Mc}		
		$\alpha = 19$		

Tabla II. Diversidad y complementariedad de los helmintos parásitos de peces en las cuencas de los ríos Lerma y Papaloapan, México

Cuencas	Cuadros analizados	Diversidad gamma	Diversidad alfa (promedio)	Diversidad beta	Cuadros complementarios
Cuenca Lerma	10	36	10.8	3.33	4
Cuenca Papaloapan	10	82	17.3	4.74	5

Tabla III. Valores del índice de complementariedad entre los diferentes pares de cuadros en las cuenca estudiadas

Cuenca Lerma										
	C-1	C-2	C-3	C-4	C-5	C-6	C-7	C-8	C-9	C-10
C-1	**									
C-2	.764	**								
C-3	.454	.789	**							
C-4	.904	.888	.904	**						
C-5	.818	.846	.727	.75	**					
C-6	.941	.833	.947	.6	.8	**				
C-7	.629	.818	.5	.869	.652	.904	**			
C-8	.818	.846	.727	.928	.571	1	.652	**		
C-9	.85	.909	.809	1	.583	1	.782	.3	**	
C-10	.8	.882	.666	.944	.666	1	.541	.285	.5	**
Cuenca Papaloapan										
	C-1	C-2	C-3	C-4	C-5	C-6	C-7	C-8	C-9	C-10
C-1	**									
C-2	0.718	**								
C-3	0.666	0.765	**							
C-4	0.956	0.955	1	**						
C-5	0.978	1	1	1	**					
C-6	0.978	0.955	1	0.666	1	**				
C-7	0.916	0.866	0.974	0.666	1	0.666	**			
C-8	0.75	0.531	0.795	0.95	1	0.894	0.809	**		
C-9	0.958	0.911	1	0.8	1	0.8	0.333	0.904	**	
C-10	0.77	0.816	0.763	0.928	1	0.928	0.882	0.608	1	**

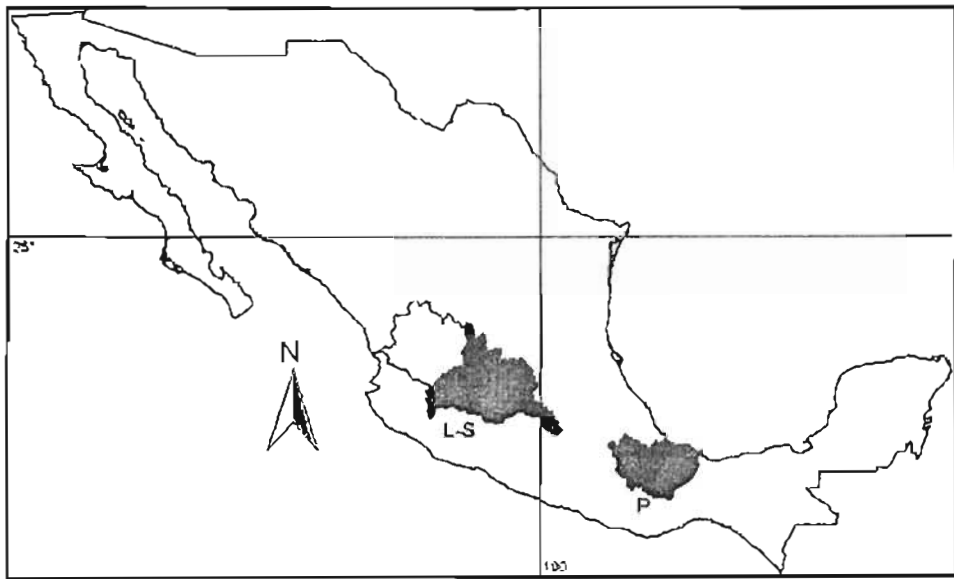


Fig. 1

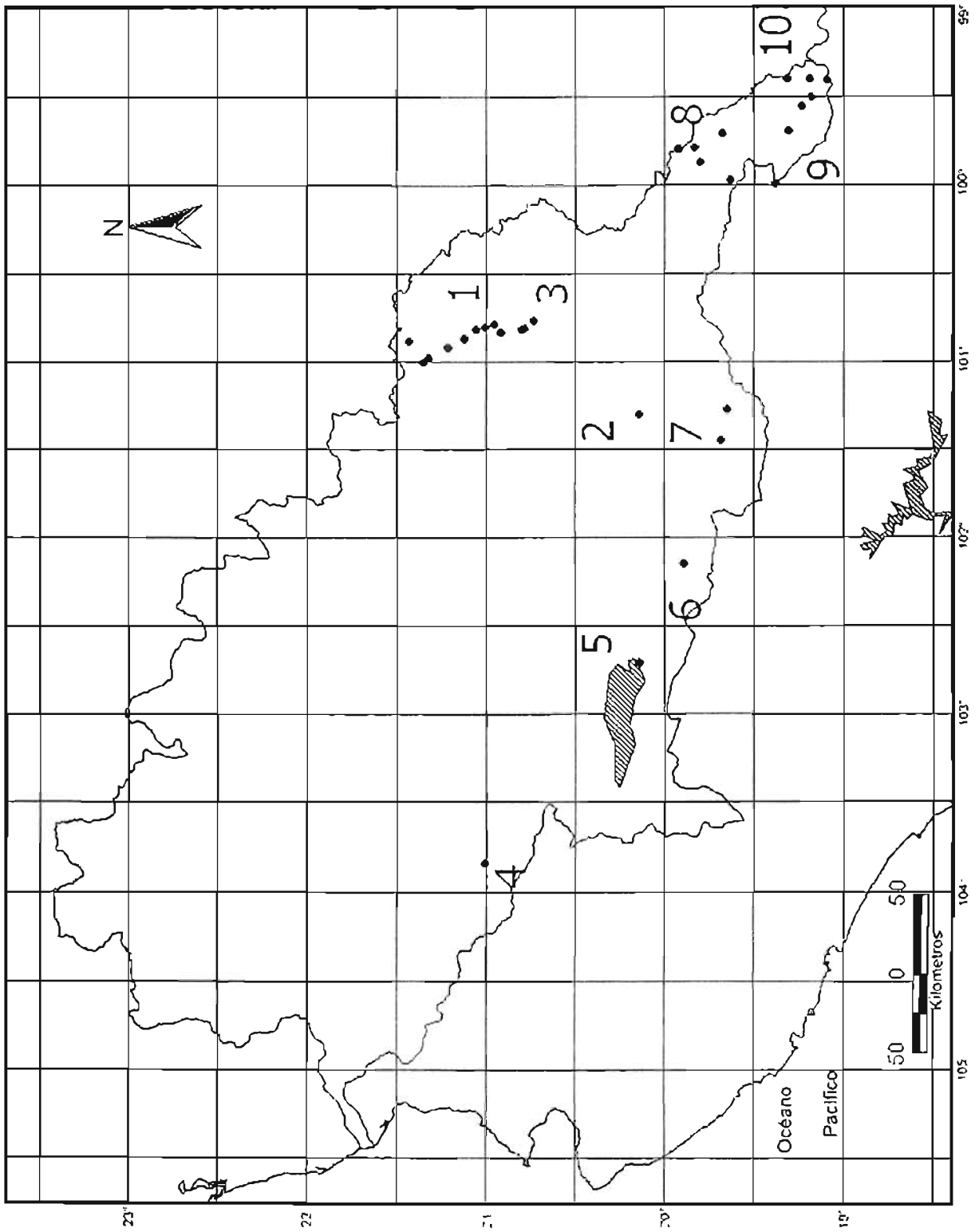


Fig. 2

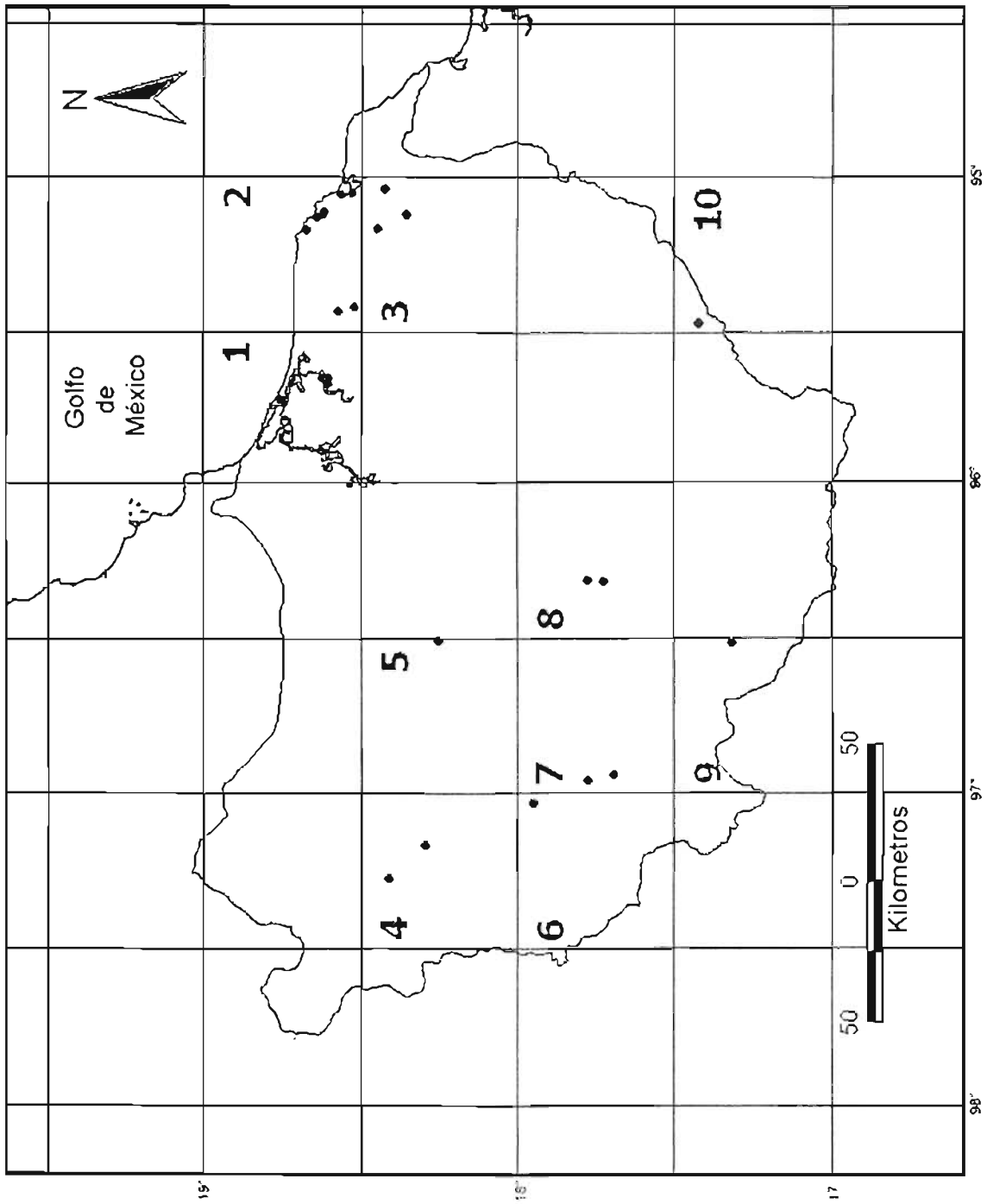


Fig. 3

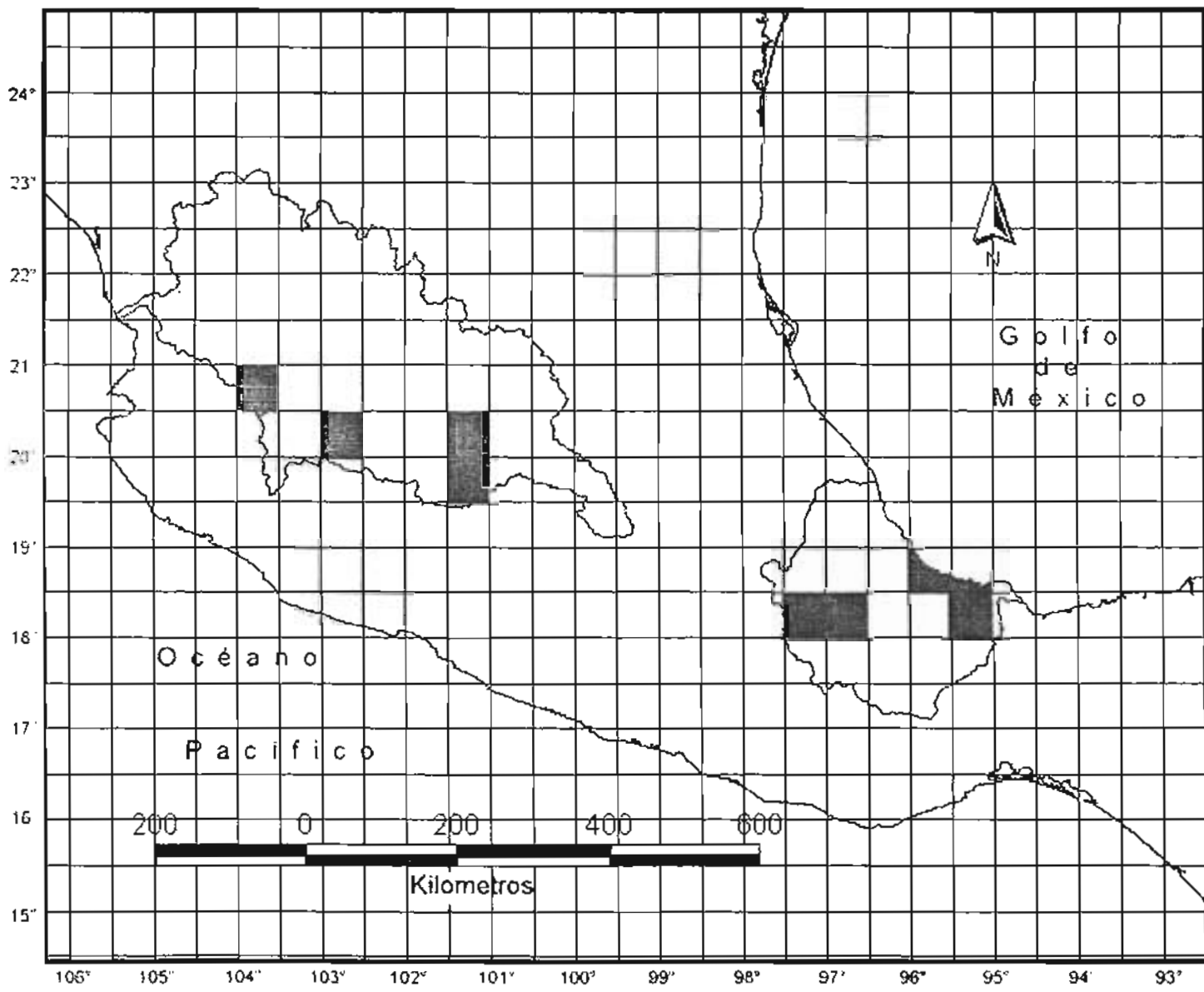


Fig. 4

CAPÍTULO IV
Aspectos biogeográficos

Las diferencias encontradas en la composición de las comunidades de helmintos parásitos de las cuencas estudiadas sugieren que el arreglo de especies de estas comunidades responde a la acción de mecanismos o procesos diferentes que actúan en cada región. Al sugerir diferencias regionales resulta interesante visualizarlas desde una perspectiva biogeográfica, donde se resalte la separación de eventos que condujeron a las comunidades de helmintos a configurarse de acuerdo con las condiciones particulares de cada región. Con el fin de establecer estas diferencias regionales se elaboraron tres estudios utilizando dos métodos biogeográficos (Aguilar-Aguilar et al., 2003, 2005, y documento anexo al capítulo). Estos estudios aprovecharon la abundante información existente que permite comenzar a relacionar objetivamente las áreas estudiadas en México y abandonar las consideraciones biogeográficas empíricas sobre la fauna helmintológica de sus peces. A continuación se presenta una versión de cada estudio.



Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes

Rogelio Aguilar-Aguilar^{1*}, Raúl Contreras-Medina² and Guillermo Salgado-Maldonado¹
¹Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México and ²Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Abstract

Aim The distributional patterns of helminthological fauna of freshwater fishes were analysed to postulate a general hypothesis on the relationships of some Mexican hydrological systems.

Location Eight hydrological systems of central and eastern Mexico were studied and compared with records from Nicaragua.

Methods A Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) was applied to the presence/absence of ninety-two helminth parasite taxa (Monogeneans, Digeneans, Cestodes, Acanthocephalans and Nematodes) of freshwater fishes, from eight Mexican hydrological systems, using the Hennig86 program.

Results The results represent the first attempt for a biogeographical analysis through application of the PAE method to the distributional patterns of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico. A single most parsimonious cladogram was obtained, which grouped all the Neotropical systems in accordance with previous proposals based on other plant and animal taxa.

Main conclusions The most basal systems were Santiago and Lerma basins, which exhibited Nearctic affinities. The remaining areas of the cladogram showed Neotropical affinities. All the southeastern systems were grouped in a clade with the Nicaragua system, providing support for a 'Mesoamerican province' based on helminth parasites of cichlids. The cladogram also suggests that the treatment of the Lerma-Santiago basin as a single biogeographical unit is inaccurate and that they should be treated as separate systems.

Keywords

Biogeography, helminth parasites, freshwater fishes, hydrological basins, Mexico, parsimony.

INTRODUCTION

Recent research on the helminth parasites of freshwater fishes in the hydrological basins of Mexico has greatly increased the knowledge of the helminth fauna of these areas. In an effort to propose a general hypothesis on the

relationships between several Mexican hydrological basins, data set contained in these studies was used to create a data base for use in a Parsimony Analysis of Endemicity (PAE).

At least 375 freshwater fish species occur in Mexico, and this increases to over 500 species when those living in estuaries and coastal lagoons are included (Miller, 1982; Espinosa-Pérez *et al.*, 1998). Physical, climatic and ecological barriers of Mexico have affected the geographical distribution of its fish fauna (Álvarez & Lachica, 1974). Mexico also holds a unique place in the biogeography of the Americas because it straddles the transition between

*Correspondence: Rogelio Aguilar-Aguilar, Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510, D.F., México.
E-mail: raguilar@mail.ibiologia.unam.mx

the Nearctic and Neotropical biogeographical regions. The Nearctic region includes almost all of North America, including the Mexican Highlands province, and its southern boundary lies along the Mexican Transvolcanic Belt (Halffter, 1976). The Neotropical region includes southern Mexico, Central and South America. Some authors place its northern limit in the Papaloapan basin, in the coastal plains of the state of Veracruz (Vidal-Martínez & Kennedy, 2000). Each region can be divided into subregions or provinces based on the congruence of the distribution patterns of the taxa inhabiting them (Morrone *et al.*, 1999). Using distributional data of different taxa, mainly vascular plants, arthropods and vertebrates, a revised regionalization of the Nearctic and Neotropical provinces in Mexico has been proposed (Morrone *et al.*, 1999; Morrone, 2001).

Of the wild animals used in biogeographical studies, helminth parasites have scarcely been used. The work by Vidal-Martínez & Kennedy (2000) on the helminth fauna of cichlid fishes is the unique previous study addressing some areas of Mexico. Based on helminth data, these authors claim a close similarity between Central America and southern Mexico, suggesting this area be regarded as a 'Mesoamerican province' of the Neotropics.

Recent surveys of the helminth parasites of freshwater fishes in several Mexican hydrological basins (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2003a,b,c), indicate that the composition of helminth communities in different host species includes species with wide geographical distributions, and other species with more restricted distributions. This is especially the case in the Mexican Highland Plateau, where the Lerma-Santiago river basin is considered a centre of endemism (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b). Also, there are helminth species that exhibit a close ecological association to certain freshwater fish families throughout their distributional range, such as tropical cichlid and characid fishes (Salgado-Maldonado *et al.*, 2003a). This host specificity is determinant in helminth community composition in some tropical fishes, and can explain the distributional patterns of some helminth species.

Given these characteristics, the helminth parasites of freshwater fishes in Mexican hydrological basins offer an excellent opportunity to study distributional patterns, and to compare these patterns with those previously identified for other biological groups. However, the lack of cladistic analyses of the helminthological fauna of freshwater fishes, prevents any formal cladistic biogeographical analysis using comparison of taxon-area cladograms.

Although PAE is not considered an historical method (Humphries & Parenti, 1999), some authors (e.g. Morrone, 1994; Luna *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1999; Cavieres *et al.*, 2002) propose its use for forwarding a preliminary hypothesis of relationships between analysed areas. This hypothesis can then be tested under a formal cladistic biogeographical protocol. Currently, this method has been applied to vascular plants, insects and vertebrates in different regions of the world, principally in Latin America (e.g. Luna *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1999; Cavieres *et al.*, 2002). The objective of the present study is to propose a

general hypothesis on the relationships of Mexican hydrological systems, using a PAE based on the distributional patterns of their helminth parasites of freshwater fishes. The resulting relationships can then be used to test the concordance of these distributions with previously proposed biogeographical generalizations.

MATERIALS AND METHODS

Using published faunal surveys (Kritsky *et al.*, 1994; Moravec *et al.*, 1995, 2002a,b,c; Scholz *et al.*, 1995a,b, 1996, 2001; Moravec, 1998; Caspera-Mandujano *et al.*, 1999, 2000, 2002; Mendoza-Franco *et al.*, 1999; Caspera-Mandujano & Moravec, 2000; Choudhury & Pérez, 2001; Mendoza-Franco & Vidal-Martínez, 2001; Pérez, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b,c; Scholz & Salgado-Maldonado, 2001; Moravec & Salgado-Maldonado, 2002, 2003; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003), a data matrix of the presence/absence was assembled containing data for ninety-two helminth parasites taxa (including monogeneans, digeneans, cestodes, acanthocephalans and nematodes) in freshwater fishes from Mexican hydrological basins and bodies of water in the state of Tabasco and the Yucatán Peninsula. We recognize that the bodies of water sampled in Tabasco (Salgado-Maldonado *et al.*, 2003c) do not conform a single basin, but rather correspond to the lower reaches of several large main drainages, mainly the Grijalva and Usumacinta river systems. Also, despite the lack of surface watercourses on the Yucatán Peninsula, and that the sinkholes and other water sources do not form a single drainage basin, they were grouped as a single basin in this analysis for the sake of clarity and data manageability. Additional data from authors' research recorded for helminths from the Papaloapan river basin were also included in the data base. All surveys used to build the data base were taxonomically validated to detect and updating synonyms.

The units of analysis were eight Mexican river basins (Fig. 1). For comparative purposes, helminthological records from Nicaragua (middle Central America) (Warson, 1976; Vidal-Martínez & Kennedy, 2000; Aguirre-Macedo *et al.*, 2001a,b; Vidal-Martínez *et al.*, 2001b) were also included in the analysis. Study units were delimited based on the Mexican hydrological basins map produced by the Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) (see de Alba & Reyes, 1998). To test the naturalness of Lerma-Santiago river basin as a single biogeographical unit, we treated the two drainages as two separate basins in this study. This was done because some studies about the fish or helminth fauna of fishes (Miller, 1986; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b), treated the Lerma-Santiago river basin as a unit, while other studies were carried out only in one of these basins (Díaz-Pardo *et al.*, 1993; Soto-Galera *et al.*, 1998).

The PAE, originally proposed by Rosen (1988), groups areas (analogous to taxa) by their shared taxa (analogous to characters) according to the most parsimonious cladogram. PAE data consist of an area-by-taxon matrices and the resulting cladograms represent nested sets of areas

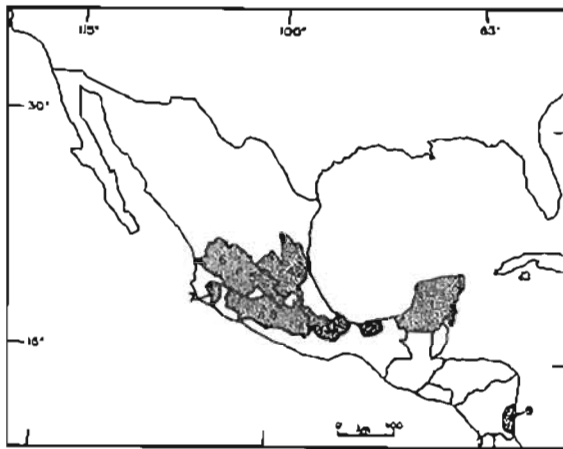


Figure 1 Mexican hydrological systems considered in the analysis. The areas displayed belong to the main basin. Main river inside each area are not shown. 1 = Yucatán hydrological system, 2 = Tabasco hydrological system, 3 = Papaloapan river basin, 4 = Pánuco river basin, 5 = Lerma river basin, 6 = Santiago river basin, 7 = Ayuquila river basin, 8 = Balsas river basin, 9 = Nicaragua hydrological system.

(Morrone, 1994; Morrone & Crisci, 1995). The matrix for this study was prepared by coding taxa for the absence (0) or presence (1) in each area (Appendix 1). Taxa found in a single area (equivalent to autapomorphies) are not useful in assessing biogeographical relationships, and so were excluded from the matrix. *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) and *Contracaecum* sp. were also excluded from the analysis, because they were shared by all analysed hydrological basins.

Biogeographical analysis was carried out with the Hennig86 program (Farris, 1989) applying the *ie** option, which calculates all possible most parsimonious trees. The cladogram was rooted using a hypothetical area coded with all zeros.

RESULTS

The PAE yielded a single most parsimonious area cladogram, with 153 steps, consistency index of 0.60, and retention index of 0.64 (Fig. 2; species diagnosing the nodes in the cladogram are detailed in Tables 1 and 2). Seven nested monophyletic groups were distinguished within the cladogram. The most basal areas, indicating Nearctic affinities, were occupied by the Lerma and Santiago river basins. The remaining areas showed Neotropical affinities. The Neotropical clade includes Ayuquila, Balsas, Pánuco, Papaloapan, Tabasco, Yucatán, and Nicaragua hydrological basins. The Tabasco, Yucatán, Papaloapan and Nicaragua basins formed a clade. There were a total of 120 helminth taxa restricted to a single analysed hydrological basins, which represent autapomorphies (see Appendix 2), and that were thus excluded from the matrix.

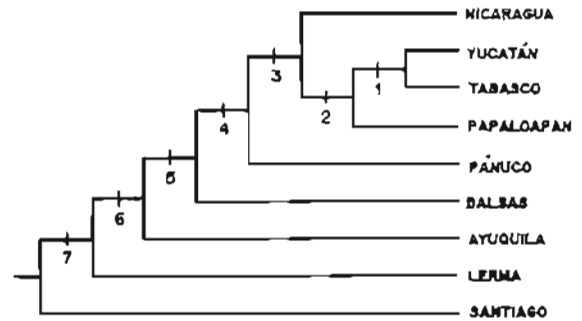


Figure 2 Area cladogram obtained by Parsimony Analysis of Endemicity. Species diagnostic for each node are given in Table 1.

DISCUSSION

The most parsimonious tree obtained represents a hypothesis of relationships between different hydrological basins in Mexico. In the cladogram, resultant clades group areas involving different biogeographical provinces and regions.

Relationships on the area cladogram are based on a data base from all available published records. At present there is a reasonable data set for helminth parasites of cichlids in southeastern Mexico (Salgado-Maldonado *et al.*, 1997; Vidal-Martínez & Kennedy, 2000; Vidal-Martínez *et al.*, 2001a); however, the data base for the helminths of other freshwater fishes is incomplete because each hydrological system has only been partially explored. Consequently, no information exists on the occurrence of helminth parasites in a large number of fish species, meaning that these results can be modified or supported by new data in the future; also, there may be a considerable number of helminth species not detected in one area because sampling effort was not sufficient, then some of the zero values in the presence/absence matrix may not be true absences. Despite these limitations, to date the data base used in this study is the most complete reference of helminthological records in each Mexican hydrological basin.

Anthropogenic movement of fish species has led to the introduction of exotic helminth species including *Actinocleidus fergusonii*, *Bothriocephalus acheilognathi*, *Centrocestus formosanus* and *Pseudocapillaria tomentosa* among others (see Scholz & Salgado-Maldonado, 2000; Moravec *et al.*, 2001; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003; Salgado-Maldonado & Pineda-López, 2003), into the hydrological basins included in the data base. None of the clades were supported by these introduced species, and thus it was concluded that these helminths have no influence on the relationships proposed in the cladogram.

The Lerma and Santiago river systems located in the Mexican Plateau biogeographical province, have traditionally been treated as a single hydrological system, namely the Lerma-Santiago basin (see Miller, 1986; de Alba & Reyes, 1998). This proposal has been used in some helminthological studies carried out in this area (Salgado-Maldonado *et al.*,

Table 1 Data matrix of helminth taxa. Consecutive numbers refer to Appendix 1

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nicaragua	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1
Yucatán	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
Tabasco	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
Santiago	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
Balsas	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1
Ayuquila	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
Lerma	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Papaloapan	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Yucatán	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
Tabasco	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
Santiago	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
Balsas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Papaloapan	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicaragua	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Yucatán	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Papaloapan	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicaragua	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
Yucatán	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Papaloapan	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0

2001b). The present analysis results contrast with this hypothesis, because both Lerma and Santiago river basins are located in different positions in the cladogram, suggesting that their faunas actually represent different assemblages. Different fish species composition records from these two basins support this separation. However, the Lerma basin has been more extensively studied for its helminths than the Santiago basin, which could produce significant bias in these results.

The helminthological fauna of Lerma and Santiago basins, apparently exhibit greater affinities with the Nearctic region, as about 90% of the taxa from both basins are also present in freshwater fishes of North America (see Hoffman, 1999).

These Nearctic affinities are also supported by the distribution of freshwater fishes (Álvarez & Lachica, 1974; Miller & Smith, 1986).

The analysis demonstrated the presence of a Neotropical clade, with a close relationship between Yucatán and Tabasco. Both Tabasco and Papaloapan, however, belong to the Mexican Gulf biogeographical province, while Yucatán is considered an independent province of the Neotropical region (Morrone, 2001). Nicaragua occupied the most basal position of this clade. In their analysis of the helminth fauna of the cichlid fishes in southeastern Mexico, Central America and South America, Vidal-Martínez & Kennedy (2000) suggested a close relationship between the helminth fauna of

Table 2 Detail of the taxa defining the nodes in the cladogram. Asterisks indicate species which support only partially the groups

Node	Taxa
1	<i>Ascocotyle chandleri</i> , <i>Ascocotyle leighi</i> , <i>Ascocotyle macrostoma</i> , <i>Ascocotyle nunezae</i> , <i>Cichlasotrema ujati</i> , <i>Cichlidogyrus dossowi</i> , <i>Dendrouterina papillifera</i> , <i>Glossocercus caribaensis</i> , <i>Goezia</i> sp., <i>Haplorchis pumilio</i> , <i>Homalometron pallidum</i> , <i>Pelaezia loossi</i> , <i>Riberoia ondatrae</i> , <i>Sciadicleithrum splendidae</i> , <i>Tabascotrema verai</i> , <i>Valipora mutabilis</i> *
2	<i>Ameloblastella chavarriai</i> , <i>Aphanoblastella travassosi</i> , <i>Ascocotyle mcintoshi</i> *, <i>Ascocotyle megaloccephala</i> *, <i>Crocodylicola pseudostoma</i> , <i>Drepanocephalus</i> sp.*, <i>Echinochasmus leopoldinae</i> , <i>Genarchella isabellae</i> , <i>Guavinella tropica</i> *, <i>Mexiconema cichlasomae</i> , <i>Neophilometroides caudata</i> *, <i>Octospiniferoides chandleri</i> , <i>Paracapillaria texeirafreitasii</i> , <i>Urocleidoides</i> sp.
3	<i>Ascocotyle diminuta</i> , <i>Ascocotyle nana</i> , <i>Atrophecaecum astorquii</i> *, <i>Cladocystis trifolium</i> , <i>Falcaustra</i> sp., <i>Genarchella tropica</i> , <i>Oligogonotylus manteri</i> , <i>Perezitrema bychowskyi</i> *, <i>Procamallanus rebecca</i> , <i>Tylodelphis</i> sp., <i>Serpinema trispinosum</i> , <i>Sciadicleithrum meekii</i> *, <i>Sciadicleithrum mexicanum</i> *, <i>Stunkardiella minima</i>
4	<i>Apharyngostrigea</i> gen. sp., <i>Crassicutis cichlasomae</i> , <i>Genarchella astyanactis</i> *, <i>Procamallanus neocaballeri</i> , <i>Sciadicleithrum bravohollisae</i>
5	<i>Diplostomum compactum</i> *, <i>Neoechinorhynchus golvani</i> *
6	<i>Ascocotyle tenuicollis</i> *, <i>Magnivitelinum simplex</i> *, <i>Rhabdochona kidderi</i> , <i>Saccocoelioides sogandaresi</i> , <i>Uvulifer ambloplites</i>
7	<i>Clinostomum complanatum</i> , <i>Spiroxys</i> sp.

the Atlantic coastal drainages of Nicaragua and southeastern Mexico. Based on this, they proposed a Mesoamerican region within the Neotropics based on affinities between Central America and southeastern Mexico. The present analysis results support the findings of Vidal-Marrínez & Kennedy (2000). The Neotropical clade produced by PAE in this study is consistent with the scheme of Morrone *et al.* (1999) for the biogeographical provinces of the Neotropical region.

The Pánuco, Balsas and Ayuquila river basins are located in Central Mexico. These three basins are included in the Neotropical region by Morrone (2001), although they belong to different biogeographical provinces. The Pánuco basin is located in the Mexican Gulf province, the Ayuquila basin in the Mexican Pacific Coast province, and the Balsas basin is its own province within the Neotropical region (see Morrone, 2001). Of these three basins, the Pánuco highlights a problem with the province assignment of basins in this area. The Mexican Gulf province includes the Pánuco, Papaloapan and Tabasco hydrological systems, but the present results indicate that these regions do not form a monophyletic group, suggesting that the Mexican Gulf province may not represent an accurate biogeographical unit. However, the helminth fauna of fish species from the Pánuco and Papaloapan basins show similarities, and significant similarities in the fish fauna of the Pánuco and some tropical regions have also been suggested (Miller & Smith, 1986). The position of the Pánuco basin in the cladogram can be explained by the low number of fish species examined from this basin compared with those for Papaloapan, Tabasco and Yucatán. For example, monogeneans represent a significant group supporting the relationships between Tabasco, Yucatán and Papaloapan, but there are no monogenean records from the Pánuco. Evidently, more taxonomic studies will be needed in the Pánuco to test its relationship with the other southeastern hydrological systems of Mexico.

The present study clearly demonstrates the utility of the helminth parasites of freshwater fish species in Mexico in contributing to general biogeographical theory aimed at detecting distributional patterns of Mexican biota. The data base assembled here is especially useful in proposing a general hypothesis of the relationships between several Mexican hydrological basins. These data formed into the nested sets in the area cladogram, indicating hypothetical relationships between the eight basins included in the study. These should be treated as preliminary results because they are based on a relatively small number of helminth taxa. A more accurate biogeographical analysis should be undertaken in the future by considering a larger data set, and incorporating more freshwater taxa, and other hydrological systems. The hypothetical relationships between Mexican basins proposed here can be tested through comparison of taxon-area cladograms of their taxa through an analysis of cladistic biogeography.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank R. Griselda Moreno-Navarrete, Sandra Córdoba, Guillermina Cabañas-Carranza, Rafael Báez-Valé, Eduardo Soto-Galera, Raúl Pineda-López, Carlos Mendoza-Palmero, Mirza P. Ortega-Olivares, Elizabeth Mayén-Peña, Petra Sánchez-Nava, Juan M. Caspera-Mandujano and Felipe Villegas Márquez for technical assistance in the field and laboratory. To Norman Mercado-Silva and two anonymous referees for revising the manuscript. RAA and RCM were supported by Research Doctoral Fellowships numbers 138534 and 169858, respectively, from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México. This work was partially supported by Project 27668N from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). This paper is dedicated to our newborns Rogelio Aguilar Moreno and Julio César Contreras Córdoba.

REFERENCES

- Aguilar-Aguilar, R., Salgado-Maldonado, G., Moreno-Navarrete, R.G. & Cabañas-Carranza G. (2003) Helmintos parásitos de peces dulceacuicolas de la Sierra Madre Oriental, México. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental: un estudio multidisciplinario* (ed. by I. Luna, J.J. Morrone and D. Espinosa). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solis, D., Vidal-Martínez, V.M., Posel, P., Arjona-Torres, G., Dumailo, S. & Siu-Estrada, E. (2001a) Some adult endohelminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic drainages of Nicaragua. *Comparative Parasitology*, **68**, 190–195.
- Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solis, D., Vidal-Martínez, V.M., Posel, P., Arjona-Torres, G., Siu-Estrada, E. & Dumailo, S. (2001b) Larval helminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic Coast of Nicaragua. *Comparative Parasitology*, **68**, 42–51.
- de Alba, E. & Reyes, M.E. (1998) El contexto físico. *La diversidad biológica de México: Estudio de país, 1998*, (ed. by CONABIO), pp. 4–22. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Álvarez, T. & Lachica, F. (1974) Zoogeografía de los vertebrados de México. *El escenario geográfico* (ed. by A. Flores-Díaz, T. González-Quintero and F. Lachica), pp. 221–295. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Caspeta-Mandujano, J.M. & Moravec, F. (2000) Two new intestinal nematodes of *Profundulus labialis* (Pisces, Cyprinodontidae) from fresh waters in Mexico. *Acta Parasitologica*, **45**, 332–339.
- Caspeta-Mandujano, J.M., Moravec, F. & Salgado-Maldonado, G. (1999) Observations on cucullanid nematodes from freshwater fishes in Mexico, including *Dichelyne mexicanus* sp. n. *Polia Parasitologica*, **46**, 289–295.
- Caspeta-Mandujano, J.M., Moravec, F. & Aguilar-Aguilar, R. (2000) *Cucullanus mexicanus* sp. n. (Nematoidea: Cucullanidae) from the intestine of the freshwater catfish *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae) in Mexico. *Helminthologia*, **37**, 215–217.
- Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Aguilar, R. & Salgado-Maldonado, G. (2002) *Rhabdochona guerreroensis* n. sp. (Nematoidea: Rhabdochonidae) from the intestine of the gobiid *Sicydium multipunctatum* from fresh waters in Mexico. *Journal of Parasitology*, **88**, 746–749.
- Cavieres, L.A., Arroyo, M.T.K., Posadas, P., Marticorena, C., Matthei, O., Rodríguez, R., Squeo, F.A. & Arancio, G. (2002) Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1301–1311.
- Choudhury, A. & Pérez, P.G. (2001) *Spinitectus osorioi* n. sp. (Nematoidea: Cystidicolidae) from *Chirostoma* spp. (Osteichthyes: Atherinidae) in Lake Patzcuaro, Michoacán, México. *Journal of Parasitology*, **87**, 648–655.
- Díaz-Pardo, E., Godínez-Rodríguez, M.A., López-López, E. & Soto-Galera, E. (1993) Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, **39**, 103–127.
- Espinosa-Pérez, H., Fuentes, P., Gaspar, M.T. & Arenas, V. (1998) Notas acerca de la ictiofauna mexicana. *Diversidad biológica de México* (ed. by T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa), pp. 227–249. Instituto de Biología, UNAM, Mexico, D.F.
- Farris, J.S. (1989) Hennig86: a PC-DOS program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **5**, 163.
- Halffter, G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, **35**, 1–64.
- Hoffman, G.L. (1999) *Parasites of North American freshwater fishes*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography*, 2nd edn. Oxford University Press, New York.
- Kritsky, D.C., Vidal-Martínez, V.M. & Rodríguez-Canul, R. (1994) Neotropical Monogenoidea 19. Dactylogyridae of cichlids (Perciformes) from the Yucatán Peninsula, with descriptions of three new species of *Sciadicleithrum*. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, **61**, 26–33.
- Luna, V.I., Alcántara, O., Espinosa, D. & Morrone, J.J. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, **26**, 1299–1305.
- Mendoza-Franco, E. & Vidal-Martínez, V.M. (2001) *Salsugimus neotropicalis* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the pike killifish *Belonesox belizanus* (Atheriniformes: Poeciliidae) from southeastern Mexico. *Systematic Parasitology*, **48**, 41–45.
- Mendoza-Franco, E., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C. & Vargas-Vázquez, J. (1999) Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Polia Parasitologica*, **46**, 267–273.
- Miller, R.R. (1982) Pisces. *Aquatic biota of Mexico, Central America and West Indies* (ed. by S.H. Hurlbert and A. Villalobos), pp. 486–581. San Diego State University, San Diego, CA.
- Miller, R.R. (1986) Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, **30**, 121–153.
- Miller, R.R. & Smith, M.L. (1986) Origin and geography of the fishes of Central Mexico. *Zoogeography of North American freshwater fishes* (ed. by C.H. Hocutt and E.O. Wiley), pp. 487–517. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Moravec, F. (1998) *Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region*. Academia, Praha, Czech Republic.
- Moravec, F. & Salgado-Maldonado, G. (2002) Redescription of *Perezitrema bychowskyi* (Caballero & Caballero, 1975) (Trematoda: Macroderoididae), with remarks on the systematic status of *Perezitrema* Barus & Moravec, 1996. *Systematic Parasitology*, **53**, 199–206.
- Moravec, F. & Salgado-Maldonado, G. (2003) *Cystoopsis atractostei* n. sp. (Nematoidea: Cystoospiidae) from the subcutaneous tissue of the tropical gar, *Atractosteus tropicus* (Pisces), in Mexico. *Journal of Parasitology*, **89**, 137–140.
- Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C., Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Mendoza-Franco, E. & González-Solis, D. (1995) Nematodes parasitic in fishes of cenotes (=sinkholes) of the Peninsula of Yucatán, Mexico. Part I. Adults. *Folia Parasitologica*, **42**, 115–129.
- Moravec, F., Aguilar-Aguilar, R. & Salgado-Maldonado, G. (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.
- Moravec, F., García-Magaña, L., & Salgado-Maldonado, G. (2002a) *Spinitectus tabascoensis* sp. nov. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Ictalurus furcatus* (Pisces) in southeastern Mexico. *Acta Parasitologica*, 47, 224–227.
- Moravec, F., Salgado-Maldonado, G. & Aguilar-Aguilar, R. (2002b) Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n. (Quimperiidae) and *Philometra ophisterni* sp. n. (Philometridae), from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* in Mexico. *Folia Parasitologica*, 49, 109–117.
- Moravec, F., Salgado-Maldonado, G. & Aguilar-Aguilar, R. (2002c) *Neophilometroides* n. gen. (Nematoda: Philometridae) for *Philometroides caudatus* Moravec, Scholz and Vivas-Rodríguez, 1995, with erection of *Neophilometroidinae* n. subfam. *Journal of Parasitology*, 88, 774–777.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J.J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. SEA y M & T Tesis, Zaragoza, España.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373–401.
- Morrone, J.J., Espinosa, D., Aguilar, C. & Llorente, J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist*, 44, 507–514.
- Pérez, P.G. (2001) *Margotrema guillerminae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) from two species of freshwater fishes in lake Zacapu, Michoacan State, Mexico, and new records of *Margotrema bravoae* Lamothe, 1970. *Journal of Parasitology*, 87, 1112–1114.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman & Hall, London.
- Salgado-Maldonado, G., & Pineda-López, R. (2003) *Bothrioccephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934. *Biological Invasions*, 5, 261–268.
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R.F., Vidal-Martínez, V.M. & Kennedy, C.R. (1997) A checklist of the metazoan parasites of native cichlid fishes from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 64, 195–207.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Soto-Galera, E., Mayén-Peña, E., Brailovsky, D. & Báez-Valé, R. (2001a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology*, 68, 196–203.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Caspeta-Mandujano, J.M., Moreno-Navarrete, R.G., Sánchez-Nava, P. & Aguilar-Aguilar, R. (2001b) A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river Basin, Mexico. *Comparative Parasitology*, 68, 201–218.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Pineda-López, R., Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Castellanos, E. & Mercado-Silva, N. (2004a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin East, Central Mexico. *Comparative Parasitology*, 71 (in press).
- Salgado-Maldonado, G., Mercado-Silva, N., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Aguilar, R. & Iñiguez-Dávalos, L.I. (2004b) Helminth Parasites of freshwater fishes of the Ayuquila river, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comparative Parasitology*, 71 (in press).
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R., García-Magaña, L., López-Jiménez, S., Vidal-Martínez, V.M. & Aguirre-Macedo, L. (2004c) Helminthos parásitos de peces dulceacuicolas. *Biodiversidad del estado de Tabasco, México* (ed. by J. Bueno-Soria, S. Santiago-Fragoso and F. Álvarez), in press. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Scholz, T. & Salgado-Maldonado, G. (2000) The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *American Midland Naturalist*, 143, 185–200.
- Scholz, T. & Salgado-Maldonado, G. (2001) Metacercariae of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidae) parasitizing fishes in Mexico. *Systematic Parasitology*, 49, 23–40.
- Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C. & Mendoza-Franco, E. (1995a) Cenotes (sinkholes) of the Yucatán Peninsula, Mexico, as a habitat of adult trematodes of fish. *Folia Parasitologica*, 42, 37–47.
- Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C. & Mendoza-Franco, E. (1995b) Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (=sinkholes) of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica*, 42, 173–192.
- Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C. & Mendoza-Franco, E. (1996) Cestoda and Acantocephala of fishes of cenotes (=sinkholes) of Yucatán, Mexico. *Folia Parasitologica*, 43, 141–152.
- Scholz, T., Aguirre-Macedo, M.L. & Salgado-Maldonado, G. (2001) Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. *Journal of Natural History*, 35, 1733–1772.
- Soto-Galera, E., Díaz-Pardo, E., López-López, E. & Lyons, J. (1998) Fish as indicators of environmental quality in the Río Lerma Basin, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1, 267–276.
- Vidal-Martínez, V.M. & Kennedy, C.R. (2000) Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of Neotropical cichlid fish. *Metazoan parasites in the neotropics: a systematic and ecological perspective* (ed. by G., Salgado-Maldonado, A.N. García-Aldrete and V.M. Vidal-Martínez), pp. 227–290. Instituto de Biología, UNAM, Mexico, D.F.
- Vidal-Martínez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solís, D. & Mendoza-Franco, E. (2001a) *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Praha, Czech Republic.
- Vidal-Martínez, V.M., Scholz, T. & Aguirre-Macedo, M.L. (2001b) Dactylogyridae of cichlid fishes from Nicaragua, Central America, with descriptions of *Gussevia heterotilapiae* sp. n. and three new species of *Sciadicleithrum* (Monogenea: Ancyrocephalinae). *Comparative Parasitology*, 68, 76–86.
- Watson, D.E. (1976) Digenea of fishes from Lake Nicaragua. *Investigations of the ichthyofauna of Nicaragua lakes* (ed. by T.B. Thorson), pp. 251–260. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska.

BIOSKETCHES

Rogelio Aguilar-Aguilar is a PhD candidate at the Instituto de Biología, UNAM, México. He works in helminth parasites of freshwater fishes, especially in their biogeographical features and taxonomy of nematodes. He is professor of Systematics and Biogeography in the Facultad de Ciencias, UNAM.

Raúl Contreras-Medina is a PhD student and professor of Systematics, Biogeography and Plant Biology at the Facultad de Ciencias, UNAM, México. His research focuses on historical biogeography of Mexican biota.

Guillermo Salgado-Maldonado is a researcher at Instituto de Biología, UNAM, México. He is professor of Parasitology and Invertebrate Zoology at the Facultad de Ciencias, UNAM. His research interest focus on helminth parasites of freshwater fishes, taxonomy, surveys, ecology, community assembly, richness, exotic helminth parasite species introduced to Mexico, and biogeography. For further information see <http://www.ibiologia.unam.mx>

Number Taxon

Appendix I List of taxa analysed

1	<i>Rhabdochona guerreroensis</i> Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar et Salgado-Maldonado, 2001
2	<i>Allocreadium mexicanum</i> Osorio-Sarabia, Pérez et Salgado-Maldonado, 1986
3	<i>Margotrema bravoae</i> Lamothe-Argumedo, 1970
4	<i>Phyllodistomum lacustris</i> (Loewen, 1929)
5	Cryptogonimidae gen. sp.
6	<i>Proterodiplostomum</i> sp.
7	<i>Clinostomum complanatum</i> (Rudolphi, 1814)
8	<i>Diplostomum</i> sp.
9	<i>Centrocestus formosanus</i> (Nishigori, 1924)
10	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934
11	Proteocephalidea gen. sp.
12	<i>Valipora campylancristota</i> (Wedl, 1855)
13	<i>Dichelyne mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Salgado-Maldonado, 1999
14	<i>Rhabdochona lichenfelsi</i> Sánchez-Alvarez, García-Prieto et Pérez, 1998
15	<i>Eustrongylides</i> sp.
16	<i>Gnathostoma</i> sp.
17	<i>Sproxys</i> sp.
18	<i>Polymorphus brevis</i> Van Cleave, 1916
19	<i>Gyrodaetylus</i> sp.
20	<i>Urocleidoides costaricensis</i> (Price et Bussing, 1967)
21	<i>Saccocoeloides sogandaresi</i> Lumsden, 1961
22	<i>Magnivitelinum simplex</i> Kloss, 1966
23	<i>Diplostomum compactum</i> (Lutz, 1928)
24	<i>Uvulifer ambloplitis</i>
25	<i>Glossocercus auritus</i> (Rudolphi, 1819)
26	<i>Parvitaenia cochlearii</i> Coil, 1955
27	<i>Capillaria cyprinodonticola</i> Huffman et Bullock, 1973
28	<i>Rhabdochona canadensis</i> Moravec et Arai, 1971
29	<i>Rhabdochona kidderi</i> Pearse, 1936
30	<i>Rhabdochona mexicana</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Salgado-Maldonado, 2000
31	Acuanidae gen. sp.
32	<i>Neoechmorrhynchus golvani</i> Salgado-Maldonado, 1978
33	<i>Sciadicleithrum</i> sp.
34	<i>Valipora mutabilis</i> Linton, 1927
35	<i>Creptotrema agonostomi</i> Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza et Caspeta-Mandujano, 1998
36	<i>Ascocotyle tenuicollis</i> Price, 1935
37	<i>Spinitectus agonostomi</i> Moravec et Barus, 1971
38	<i>Polymorphus</i> sp.

Appendix I *continued*

Number	Taxon
39	Dactylogyridae gen. sp.
40	<i>Urocleidoides</i> sp.
41	Apharyngostrigea gen. sp.
42	<i>Crassicutis cichlasomae</i> Manter, 1936
43	Tetrabothridae gen. sp.
44	<i>Procamallanus neocaballeroi</i> (Caballero-Deloya, 1977)
45	<i>Perezitrema bychowskyi</i> (Caballero y Caballero et Caballero-Deloya, 1975)
46	<i>Cichlasotrema ujati</i> Pineda-López et Andrade-Salas, 1989
47	<i>Oligogonotylus manteri</i> Watson, 1976
48	<i>Tabascotrema veri</i> Lamothe-Argumedo et Pineda-López, 1990
49	<i>Genarchella isabellae</i> (Lamothe-Argumedo, 1977)
50	<i>Genarchella tropica</i> (Manter, 1936)
51	<i>Homalometron pallidum</i> Stafford, 1905
52	<i>Atrophecaecum astorquii</i> (Watson, 1976)
53	<i>Pelaezia loossi</i> (Pérez Viguera, 1955)
54	<i>Stunkardiella minima</i> (Stunkard, 1938)
55	<i>Ribeiroia ondatrae</i> (Price, 1931)
56	<i>Drepanocephalus</i> sp.
57	<i>Echinochasmus leopoldinae</i> Scholz, Ditrich et Vargas Vázquez, 1996
58	<i>Ascocotyle leighi</i> Burton, 1936
59	<i>Ascocotyle chandleri</i> Lumsden, 1963
60	<i>Ascocotyle mcintoshi</i> Price, 1936
61	<i>Ascocotyle nunezae</i> Scholz, Vargas-Vázquez, Vidal-Martínez et Aguirre-Macedo, 1997
62	<i>Ascocotyle diminuta</i> Stunkard et Haviland, 1924
63	<i>Ascocotyle macrostoma</i> (Robinson, 1956)
64	<i>Ascocotyle mollieniscicola</i> Sogandares-Bernal et Bridgman, 1960
65	<i>Ascocotyle nana</i> Ransom, 1920
66	<i>Haplorchis pumilio</i> (Looss, 1896)
67	<i>Cladocystis trifolium</i> (Braun, 1901)
68	<i>Crocodylicola pseudostoma</i> (Willemoes-Suhm, 1870)
69	<i>Thylodelphis</i> sp.
70	<i>Ameloblastella chavarriai</i> (Price, 1938)
71	<i>Aphanoblastella travassosi</i> (Price, 1938)
72	<i>Cichlidogyrus dossauri</i> Paperna, 1960
73	<i>Cichlidogyrus sclerosus</i> Paperna et Thurston, 1969
74	<i>Guavinella tropica</i> Mendoza-Franco, Scholz et Cabañas-Carranza, 2003
75	<i>Sciadicleithrum bravohollisiae</i> Kritsky, Vidal-Martínez et Rodríguez-Canul, 1994
76	<i>Sciadicleithrum meekii</i> Mendoza-Franco, Scholz et Vidal-Martínez, 1997
77	<i>Sciadicleithrum mexicanum</i> Kritsky, Vidal-Martínez et Rodríguez-Canul, 1994
78	<i>Sciadicleithrum splendidae</i> Kritsky, Vidal-Martínez et Rodríguez-Canul, 1994
79	<i>Urocleidoides strombicirrus</i> (Price et Bussing, 1967)
80	<i>Dendrouterina papillifera</i> Fuhrmann, 1908
81	<i>Glossocercus caribaensis</i> Rysavy et Macko, 1973
82	<i>Octospiniferoides chandleri</i> Bullock, 1957
83	<i>Procamallanus rebecae</i> Andrade-Salas, Pineda-López et García-Magaña, 1994
84	<i>Paracapillaria teixeirafreitasi</i> (Caballero-Rodríguez, 1971)
85	<i>Mexiconema cichlasomae</i> Moravec, Vidal-Martínez et Salgado-Maldonado, 1992
86	<i>Goezia</i> sp.
87	<i>Serpinema trispinosum</i> (Leidy, 1852)
88	<i>Falcaustra</i> sp.
89	<i>Genarchella astyanactis</i> (Watson, 1976)
90	<i>Neophilometroides caudata</i> (Moravec, Scholz et Vivas-Rodríguez, 1995)
91	<i>Ascocotyle megaloccephala</i> Price, 1932
92	<i>Prosthenhystera obesa</i> (Diesing, 1850)

Appendix 2 continued

Taxon	Hydrological Basin
<i>Philometra ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado et Aguilar-Aguilar, 2002	Papaloapan
<i>Proteocephalus brooksi</i> García-Prieto, Rodríguez et Pérez, 1996	Papaloapan
<i>Pseudocapillaria ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado et Jiménez-García, 2000	Papaloapan
<i>Pygidiopsis pindoramensis</i> (Travassos, 1929)	Papaloapan
<i>Spinitectus mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Salgado-Maldonado, 2000	Papaloapan
<i>Beaninema nayaritense</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Salgado-Maldonado, 2001	Santiago
<i>Amphimerus</i> sp.	Tabasco
<i>Amphoteromorphus</i> sp.	Tabasco
<i>Bucephalopsis</i> sp.	Tabasco
<i>Caballerorhynchus lamothei</i> Salgado-Maldonado, 1977	Tabasco
<i>Cichlidogyrus tilapiae</i> Paperna, 1960	Tabasco
<i>Cotylogaster</i> sp.	Tabasco
<i>Cruzia</i> sp.	Tabasco
<i>Cucullamus</i> sp.	Tabasco
<i>Cystoopsis atractostei</i> Moravec et Salgado-Maldonado, 2003	Tabasco
<i>Diplectanocotyla</i> sp.	Tabasco
<i>Encoryllabe</i> sp.	Tabasco
<i>Enterogyrus niloticus</i> Eid et Negm, 1987	Tabasco
<i>Gyrodactylus niloticus</i> Conc, Arthur et Bondad-Reantaso, 1995	Tabasco
<i>Haptorchoides</i> sp.	Tabasco
<i>Ligictaluridus mirabilis</i> (Mueller, 1937)	Tabasco
<i>Mazocraeoides</i> sp.	Tabasco
<i>Microcotyle</i> sp.	Tabasco
<i>Neochasmus olmecus</i> Lamothe-Argumedo, Pineda-López et Andrade-Salas, 1989	Tabasco
<i>Neodiplectanum</i> sp.	Tabasco
<i>Olmeca laurae</i> Lamothe-Argumedo et Pineda-López, 1990	Tabasco
<i>Palaeocryptogonimus</i> sp.	Tabasco
<i>Palombitrema heteroancistrum</i> Price et Bussing, 1968	Tabasco
Phyllobothriidae gen. sp.	Tabasco
<i>Phyllodistomum</i> sp.	Tabasco
<i>Polymorphus mutabilis</i> (Rudolphi, 1819)	Tabasco
<i>Procamallanus</i> sp.	Tabasco
<i>Proteocephalus singularis</i> La Rue, 1911	Tabasco
<i>Pseudoacanthostomum</i> sp.	Tabasco
<i>Pseudocaenicicola batallae</i> Lamothe, Salgado-Maldonado et Pineda-López, 1991	Tabasco
<i>Pseudohaliotrematoides</i> sp.	Tabasco
<i>Raillietnema kritscheri</i> Moravec, Salgado-Maldonado et Pineda-López, 1993	Tabasco
<i>Salsuginus seculus</i> (Mizelle et Arcadi, 1945)	Tabasco
<i>Scutogyrus longicornis</i> (Paperna et Thurston, 1969)	Tabasco
<i>Spinitectus tabascoensis</i> Moravec, García-Magaña et Salgado-Maldonado, 2002	Tabasco
<i>Thynnascaris</i> sp.	Tabasco
<i>Urocleidoides reticulatus</i> Mizelle et Price, 1964	Tabasco
<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> Kritsky et Fritts, 1970	Yucatán
<i>Ascocotyle ampullacea</i> Miller et Harkema	Yucatán
<i>Ascocotyle gemina</i> Font, Overstreet et Heard, 1984	Yucatán
<i>Ascocotyle</i> sp.	Yucatán
<i>Bothriocephalus pearsei</i> Scholz, Vargas-Vázquez et Moravec, 1996	Yucatán
<i>Capillaria ciclasomae</i> Moravec, Scholz et Mendoza-Franco, 1995	Yucatán
<i>Capillostrongyloides</i> sp.	Yucatán
<i>Cyclusteria capito</i> (Rudolphi, 1819)	Yucatán
<i>Dendrouterina pilherodiae</i> Mahon, 1956	Yucatán
<i>Dollfusensis chandleri</i> Golvan, 1969	Yucatán

Taxon	Hydrological Basin
<i>Ancyrocephalus</i> sp.	Ayuquila
<i>Dendrorchis</i> sp.	Ayuquila
Microcotylidae gen. sp.	Ayuquila
<i>Procammallanus jalisciensis</i> Moravec, Salgado-Maldonado et Caspeta-Mandujano, 1999	Ayuquila
<i>Atractis bravoae</i> (Osorio-Sarabia, 1984)	Balsas
<i>Goezia nonipapillata</i> Osorio-Sarabia, 1982	Balsas
<i>Hysterothylacium</i> sp.	Balsas
<i>Parvitaenia macropeos</i> (Wedl, 1855)	Balsas
<i>Rhabdochona salgadoi</i> Caspeta-Mandujano et Moravec, 2000	Balsas
<i>Spinitectus humbertoi</i> Caspeta-Mandujano et Moravec, 2000	Balsas
<i>Valipora minuta</i> (Coil, 1950)	Balsas
Caryophyllidea gen. sp.	Lerma
<i>Crepidostomum cooperi</i> Hopkins, 1931	Lerma
Cyclophyllidea gen. sp.	Lerma
<i>Cyclustera ralli</i> (Underwood et Dronen, 1986)	Lerma
<i>Diplostomum</i> (<i>Tylodelphys</i>) sp.	Lerma
<i>Gyrodactylus elegans</i> Nordmann, 1832	Lerma
<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758)	Lerma
<i>Margotrema guillerminae</i> Pérez, 2001	Lerma
<i>Octomacrum mexicanum</i> Lamothe-Argumedo, 1981	Lerma
<i>Ochetosoma</i> sp.	Lerma
<i>Paradilepis caballeroi</i> Rysavy et Macko, 1973	Lerma
<i>Paradilepis</i> sp.	Lerma
<i>Paradilepis urceus</i> (Wedl, 1855)	Lerma
Philometridae gen. sp.	Lerma
<i>Proteocephalus pusillus</i> Ward, 1910	Lerma
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	Lerma
<i>Spinitectus osorioi</i> Choudhury et Pérez, 2001	Lerma
<i>Acanthostomum gnerii</i> Szidat, 1954	Nicaragua
Allocreadiidae gen. sp.	Nicaragua
<i>Brevimulticaecum</i> sp.	Nicaragua
<i>Clinostomum</i> sp.	Nicaragua
<i>Gussevia heterotilapiae</i> Vidal-Martínez, Scholz et Aguirre-Macedo, 2001	Nicaragua
<i>Neochasmus ackerti</i> Watson, 1976	Nicaragua
<i>Saccocoelioides</i> sp.	Nicaragua
<i>Sciadicleithrum bicuense</i> Vidal-Martínez, Scholz et Aguirre-Macedo, 2001	Nicaragua
<i>Sciadicleithrum maculicaudae</i> Vidal-Martínez, Scholz et Aguirre-Macedo, 2001	Nicaragua
<i>Sciadicleithrum nicaraguense</i> Vidal-Martínez, Scholz et Aguirre-Macedo, 2001	Nicaragua
<i>Actinocleidus fergusonii</i> Mizelle, 1938	Pánuco
<i>Paracreptotrematina aguirrepequenoi</i> (Jiménez-Guzmán, 1973)	Pánuco
Pharignonidae gen. sp.	Pánuco
<i>Rhabdochona xiphophori</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Salgado-Maldonado, 2001	Pánuco
<i>Ascocotyle longa</i> Ransom, 1920	Papaloapan
<i>Cucullanus caballeroi</i> Peter, 1977	Papaloapan
<i>Cucullanus mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec et Aguilar-Aguilar, 2000	Papaloapan
<i>Cyclustera ibisae</i> (Schmidt et Bush, 1972)	Papaloapan
<i>Choanoscolex lamothei</i> García-Prieto, 1990	Papaloapan
<i>Echeneiobothrium</i> sp.	Papaloapan
<i>Gibsonnema ophisterni</i> (Moravec, Salgado-Maldonado et Aguilar-Aguilar, 2002)	Papaloapan
<i>Monticellia ophisterni</i> Scholz, de Chambrier et Salgado-Maldonado, 2001	Papaloapan

Appendix 2 List of taxa found in a single area

Taxon	Hydrological Basin
<i>Echinochasmus</i> sp.	Yucatán
Echinorhynchidae gen. sp.	Yucatán
Echinostomatinae gen. sp.	Yucatán
<i>Euhaplorchis californiensis</i>	Yucatán
<i>Gyrodactylus neotropicalis</i> Kritsky et Fritts, 1970	Yucatán
Heterophyidae gen. sp.	Yucatán
<i>Hysterothylacium cenotae</i> (Pearse, 1936)	Yucatán
<i>Nomimoscolex</i> sp.	Yucatán
<i>Paracapillaria rhamdiae</i> Moravec, González-Solis et Vargas-Vázquez, 1995	Yucatán
<i>Phocitremonides ovale</i> Martin, 1950	Yucatán
<i>Physocephalus sexalatus</i> (Molin, 1860)	Yucatán
<i>Porrocaecum</i> sp.	Yucatán
<i>Pseudocapillaria yucatanensis</i> Moravec, Scholz et Vivas-Rodríguez, 1995	Yucatán
<i>Pseudoterranova</i> sp.	Yucatán
<i>Salsuginus neotropicalis</i> Mendoza-Franco et Vidal-Martínez, 2001	Yucatán
<i>Southwellina hispida</i> (Van Cleave, 1925)	Yucatán
<i>Urocleidoides annops</i> Kritsky et Thatcher, 1974	Yucatán
<i>Urocleidoides heteroancistrum</i> (Price et Bussing, 1968)	Yucatán

Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas

Rogelio Aguilar-Aguilar, Raúl Contreras-Medina, Andrés Martínez-Aquino, Guillermo Salgado-Maldonado y Alberto González-Zamora

La investigación actual sobre los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en las distintas cuencas hidrológicas de México ha permitido incrementar, en gran medida, el conocimiento que se tiene de estos organismos. El estado actual de estas investigaciones recientemente ha sido sintetizado en distintos inventarios regionales (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, en prensa; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004), que han permitido iniciar diversos tratamientos integrales, entre los que se incluyen análisis biogeográficos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b). Los inventarios de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de varias cuencas hidrológicas del país indican que las comunidades de helmintos incluyen especies con distribuciones amplias, así como otras con distribuciones restringidas. Debido a sus características, los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de cuencas mexicanas ofrecen una gran oportunidad para estudiar sus patrones de distribución, así como compararlos con los de otros grupos biológicos estudiados previamente.

Los estudios biogeográficos basados en los datos de distribución de helmintos parásitos en México aún son escasos. El primero es el estudio de Vidal-Martínez y Kennedy (2000), donde los autores, con base en los datos de distribución de los helmintos parásitos de peces de la familia Cichlidae, establecieron una similitud entre la fauna helmintológica de América Central y del sureste de México, sugiriendo una provincia Mesoamericana del Neotrópico. Una relación similar fue establecida aplicando un análisis de parsimonia de endemismos a los datos de distribución de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de distintos sistemas hidrológicos de México y Nicaragua (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b), el cual arrojó un cladograma

en el que el grupo menos inclusivo contiene sistemas hidrológicos del sureste mexicano y América Central.

Los estudios biogeográficos referidos a helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de México (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b) se basan en la gran cantidad de registros existentes, sobre todo para el centro y sureste del país (ver Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b y referencias citadas ahí), por lo que sus conclusiones son válidas para condiciones tropicales. En diversas oportunidades se ha sugerido que los factores que determinan la presencia y abundancia de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en regiones templadas actúan de manera diferente en regiones tropicales (Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997). Por lo tanto, la adición de registros helmintológicos, obtenidos de regiones nortenas del país, permitirá poner en contexto las conclusiones biogeográficas previamente establecidas para los sistemas hidrológicos de México. Por lo anterior, el presente estudio se propone complementar las relaciones entre los sistemas hidrológicos del país previamente establecidas, utilizando datos helmintológicos adicionales provenientes de cuerpos de agua del norte y del sureste de México, aplicando un análisis de parsimonia de endemismos (PAE). Las relaciones resultantes pueden utilizarse para comprobar la concordancia de éstas con propuestas biogeográficas de trabajos previos.

Si bien para algunos autores el método aquí utilizado no es considerado bajo el enfoque de la biogeografía histórica (Humphries y Parenti, 1999; Brooks y van Veller, 2003), otros lo incluyen bajo esta subdivisión de la biogeografía y consideran que puede emplearse para generar una hipótesis preliminar de las relaciones entre las áreas bajo estudio. Actualmente,

este método se ha utilizado para analizar plantas vasculares, insectos y vertebrados, principalmente en América Latina (Luna *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1999; Cavieres *et al.*, 2002; Escalante y Morrone, 2003).

Material y métodos

A partir de diversos inventarios faunísticos y registros helmintológicos recientes (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, en prensa; Vidal-Martínez

et al., 2001a; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003a, 2004; Martínez-Aquino *et al.*, 2004; ver además Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b y referencias citadas ahí) se elaboró una matriz de datos de áreas por taxones, donde los taxones se codificaron con (0) cuando estaban ausentes y con (1) cuando presentes en cada área. La matriz de datos contiene 221 taxones de helmintos parásitos (incluyendo acantocéfalos, céstodos, digeneos, monogeneos y nemátodos) de peces dulceacuícolas de diferentes sistemas hidrológicos de México (Cuadro I). Los cuerpos de agua muestreados en

Cuadro I. Matriz de datos de los taxones de helmintos utilizados en el análisis. El número consecutivo se refiere al apéndice.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Papaloapan	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ayuquila	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Balsas	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Santiago	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Tabasco	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Yucatán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Durango	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Papaloapan	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lerma	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0
Pánuco	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Tabasco	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
Yucatán	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Chiapas	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
Durango	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Papaloapan	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Balsas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0

Cuadro I. Continuación.

	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Tabasco	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Yucatán	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
Nicaragua	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
Papaloapan	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Yucatán	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Chiapas	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
Papaloapan	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Yucatán	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Chiapas	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126
Papaloapan	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Yucatán	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
Nicaragua	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Chiapas	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147
Papaloapan	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro I. Continuación.

	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Yucatán	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Chiapas	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	
Papaloapan	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tabasco	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yucatán	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chiapas	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Durango	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	
Papaloapan	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tabasco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yucatán	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	
Papaloapan	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lerma	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Balsas	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tabasco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Yucatán	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Durango	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Cuadro I. Continuación.

	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221
Papaloapan	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Yucatán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Durango	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

Tabasco y Chiapas no forman una cuenca, pero corresponden a extensiones menores de algunos ríos importantes, principalmente del Grijalva y el Usamacinta. Así también, los cenotes de la península de Yucatán y los manantiales de la región de Durango fueron tratados como unidades, aunque no forman cuencas verdaderas. Todos los registros helmintológicos utilizados para la elaboración de la matriz fueron validados taxonómicamente con la finalidad de detectar sinonimias.

Se utilizaron como unidades de análisis diez cuencas o sistemas hidrológicos de México (Fig. 1). Además, con fines de comparación, fueron incluidos en el análisis los registros helmintológicos publicados para la costa Atlántica de Nicaragua (Watson, 1976; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguirre-Macedo *et al.*, 2001a,b; Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). Las unidades de estudio fueron delimitadas a partir del mapa producido por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Alba y Reyes, 1998) y de las coordenadas geográficas de las localidades donde se realizaron estudios helmintológicos locales, que no lograron abarcar una cuenca hidrológica completa.

El análisis de parsimonia se realizó con una búsqueda heurística usando el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1997), a través de WinClada 1.00.24-IMG BETA (Nixon, 2002), buscando un número máximo de 100 árboles, con 50 réplicas, usando una estrategia de búsqueda múltiple TBR. El cladograma fue enraizado con un área hipotética codificada con ceros.

Resultados

El PAE produjo un solo cladograma más parsimonioso con 306 pasos, un índice de consistencia de 0.71 y un índice de retención de 0.62 (Fig. 2). Las especies que diagnostican los nodos en el cladograma se detallan en el cuadro II. En el cladograma se reconocen nueve grupos monofiléticos. Las áreas más basales muestran afinidades neárticas, siendo ocupadas por las áreas Santiago, Lerma y Durango. Las áreas restantes muestran afinidades neotropicales, incluyendo áreas del centro y sureste de México. Las áreas de Papaloapan, Tabasco, Yucatán, Chiapas y Nicaragua forman un grupo monofilético que apoya la propuesta de una provincia Mesoamericana dentro del Neotrópico.

Discusión

El cladograma más parsimonioso obtenido al aplicar el análisis representa una hipótesis de relación entre los diferentes sistemas hidrológicos de México. Los clados resultantes agrupan áreas que involucran diferentes provincias biogeográficas y regiones. Las relaciones en el cladograma de áreas están basadas en una base de datos que incluye todos los registros publicados actualmente disponibles, así como datos recientes obtenidos de nuestros propios muestreos. Hasta el momento el grupo de peces mejor muestreado es el de los cíclidos, particularmente en el sureste de México (Salgado-Maldonado *et al.*, 1997; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Vidal-Martínez *et al.*,

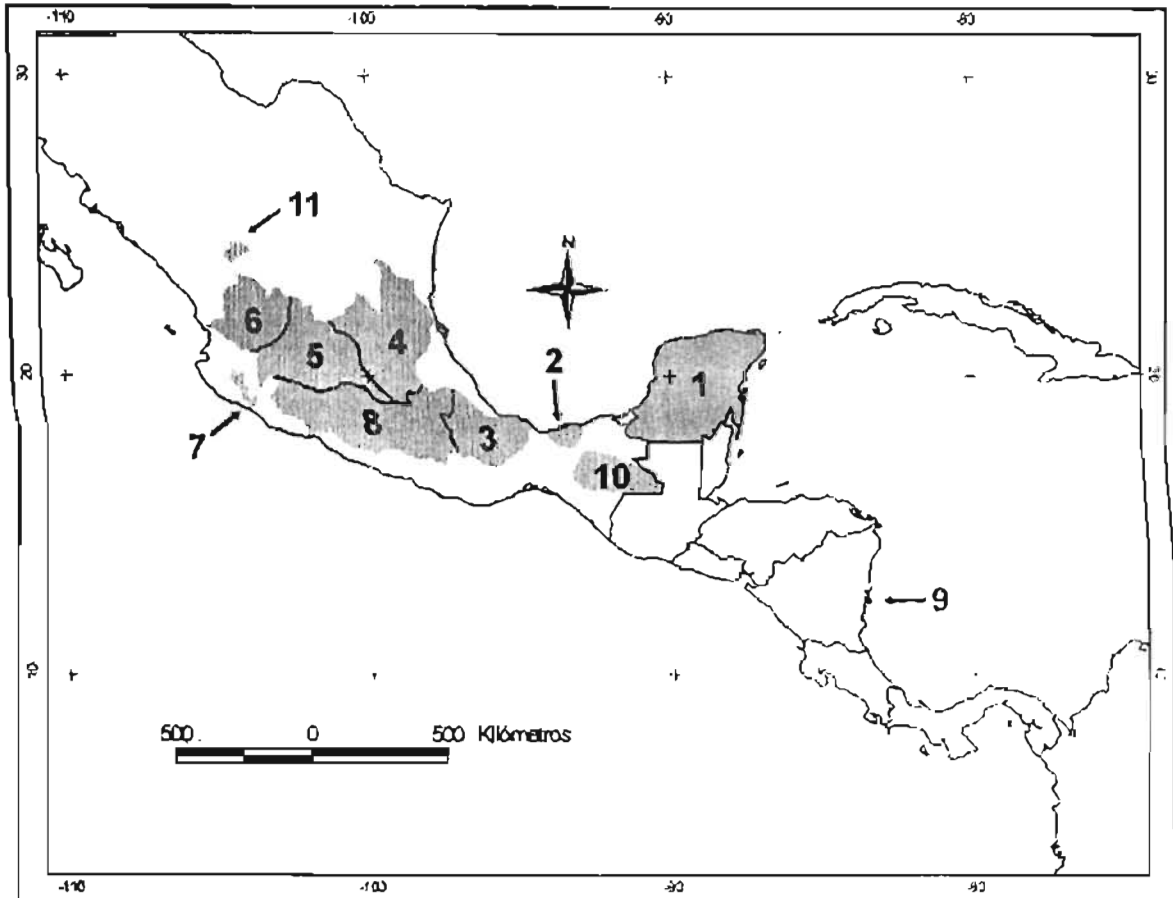


Fig. 1. Mapa de México que muestra los sistemas hidrológicos analizados. 1, Península de Yucatán; 2, Tabasco; 3, Papaloapan; 4, Pánuco; 5, Lerma; 6, Santiago; 7, Ayuquilita; 8, Balsas; 9, Nicaragua; 10, Chiapas; 11, Durango.

2001); sin embargo, la información sobre la helmintofauna de otros grupos de peces dulceacuícolas es incompleta, debido a que algunos sistemas hidrológicos solo han sido explorados parcialmente, en tanto que otros no han sido muestreados aún. A pesar de estas limitaciones, a la fecha, la base de datos utilizada en este estudio es la más completa para los registros helmintológicos en cada uno de los sistemas hidrológicos incluidos en el análisis.

La fauna helmintológica de los peces dulceacuícolas de México se compone de especies de distribución amplia y otras de distribución restringida. Entre las primeras la metacercaria del tremátodo *Posthodiplostomum minimum* y la larva del nemátodo *Contracaecum* sp. son las de distribución más amplia, re-

sultando un taxón compartido para todos los sistemas hidrológicos analizados. De manera similar, especies como *Clinostomum complanatum* o *Spiroxys* sp. fueron taxones ausentes en algún área, sin embargo, es muy probable que en algún momento se registren debido a que se presentan en los peces como fases larvianas, utilizándolos como huéspedes intermediarios y adoptando una estrategia generalista. De hecho una buena parte de las especies de distribución amplia en este estudio presenta estas características. Por el contrario, la mayor parte de las especies de helmintos con distribuciones restringidas son especies que parasitan a los peces en estado adulto con una estrategia especialista; generalmente estas especies se encuentran restringidas a pocas áreas, en estrecha relación con la dis-

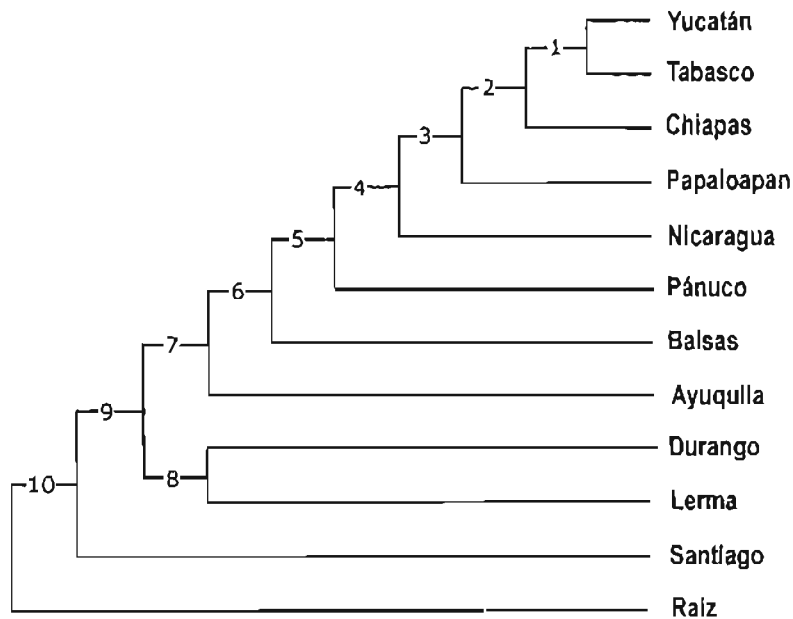


Fig. 2. Cladograma resultante del PAE, que muestra las relaciones de los sistemas hidrológicos analizados.

Cuadro II. Taxones que definen los nodos en el cladograma. Los asteriscos indican las especies que sustentan parcialmente a los grupos.

Nodos	Taxones
1	<i>Riberoia ondratae</i> , <i>Ascocotyle leighi</i> , <i>A. chandleri</i> , <i>A. macrostoma</i> , <i>Cichlidogyrus dossoui</i> , <i>C. sclerosus</i> , <i>Dendrouterina papillifera</i> , <i>Glossocercus caribaensis</i> .
2	<i>Cichlasotrema ujati</i> , <i>Tabascotrema verai</i> , <i>Homalometrom pallidum</i> , <i>Pelaezia loosi</i> , <i>Sciadicleithrum splendidae</i> , <i>Goezia</i> sp.
3	<i>Urocleidoides</i> sp., <i>Genarchella isabellae</i> , <i>Drepanocephalus</i> sp.*, <i>Aphanoblastella travassosi</i> , <i>Octospiniferoides chandleri</i> , <i>Mexiconema cichlasomae</i> .
4	<i>Oligogonotylus manteri</i> , <i>Stunkardiella minima</i> , <i>Ascocotyle diminuta</i> *, <i>A. nana</i> , <i>Cladocystis trifolium</i> , <i>Procamallanus rebecca</i> .
5	<i>Apharyngostrigea</i> sp., <i>Crassicutis cichlasomae</i> , <i>Procamallanus neocaballeroi</i> *, <i>Sciadicleithrum bravohollisae</i> .
6	<i>Glossocercus auritus</i> *.
7	<i>Saccocoelioides sogandaresi</i> , <i>Magnivitellinum simplex</i> *, <i>Uvulifer ambloplites</i> , <i>Rhabdochona kidderi</i> .
8	<i>Caryophyllidea</i> gen. sp., <i>Cyclustera ralli</i> , <i>Salsuginus</i> sp.
9	<i>Clinostomum complanatus</i> , <i>Spiroxys</i> sp.
10	<i>Posthodiplostomum minimum</i> , <i>Contraecaecum</i> sp.

tribución geográfica de sus huéspedes. En este análisis, la mayor parte de estos taxones resultaron autapomorfías, mientras que algunos otros definen nodos, sobre todo los menos inclusivos.

La introducción antropogénica de distintas especies de peces dulceacuicolas a diferentes cuerpos de agua en México ha derivado en la dispersión involuntaria de distintos helmintos exóticos como *Actinocleidus fergusonii*, *Bothriocephalus acheilognathi*, *Centrocestus formosanus*, y *Pseudocapillaria tomentosa*, entre otros (ver Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Moravec et al., 2001; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003; Aguilar-Aguilar et al., 2004). Sin embargo, ninguno de los clados fue apoyado por este tipo de especies, por lo cual podemos concluir que no tuvieron influencia sobre las relaciones en el cladograma.

El sistema hidrológico Lerma-Santiago, localizado en el centro de México, tradicionalmente ha sido considerado como una sola unidad biogeográfica para diferentes taxones (ver Miller, 1986; Alba y Reyes, 1998; Salgado-Maldonado et al., 2001). Sin embargo, esta propuesta no fue sustentada en el estudio de Aguilar-Aguilar et al. (2003b), quienes utilizaron un análisis de parsimonia de endemismos aplicado a helmintos parásitos y encontraron que ambas regiones no conforman una unidad. Esta última propuesta nuevamente se ve apoyada en este estudio, donde la cuenca del Santiago ocupa la posición más basal en el cladograma de áreas, en tanto que la cuenca del Lerma se relaciona de manera directa con los cuerpos de agua de Durango, sugiriendo que sus taxones comparten una historia biogeográfica común. Autores diversos han sugerido una afinidad neártica para las cuencas del Santiago y del Lerma, basándose en taxones dulceacuicolas (Álvarez y de Lachica, 1974; Miller y Smith, 1986; Aguilar-Aguilar et al., 2003b). Esta afinidad se confirma en la presente contribución al establecerse una relación estrecha entre la cuenca del Lerma y los cuerpos de agua de Durango, situados en la región Neártica (Morrone, 2001; Morrone et al., 2002). En el estudio de Aguilar-Aguilar et al. (2003), la cuenca del Lerma ocupa una posición basal en el cladograma de áreas, sin separarse completamente del clado neotropical. Sin embargo, al utilizar un área del norte de México, la afinidad neártica de esta cuenca resulta evidente. La exten-

sión mayor de la cuenca del Lerma se sitúa en el Eje Neovolcánico. Sus cuerpos de agua, localizados principalmente en los estados de México, Guanajuato, Michoacán y Jalisco, contienen peces con afinidades neárticas marcadas. Cerca del 90% de los helmintos parásitos de estos peces también ha sido registrado en peces dulceacuicolas de los Estados Unidos y Canadá (ver Hoffman, 1999), por lo que consideramos que la relación del Lerma con cuerpos de agua norteños separándose del clado neotropical es coherente, aunque gran parte de esta misma región, denominada provincia del Eje Neovolcánico (Morrone et al., 1999) o del Eje Volcánico Transmexicano (Morrone, 2001), ha sido ubicada como una provincia biogeográfica del Neotrópico con base en taxones terrestres.

El análisis muestra la existencia de un clado con afinidades neotropicales que incluye siete de los 10 sistemas hidrológicos mexicanos examinados, entre los cuales se inserta el área de Nicaragua. Las posiciones más basales de este clado son ocupadas por los sistemas hidrológicos del Ayuquila, del Balsas y del Pánuco, geográficamente ubicados en el centro de México. Las áreas restantes, que junto con Nicaragua conforman la parte menos inclusiva del cladograma, son áreas localizadas hacia el sureste de México. De acuerdo con el cladograma, los sistemas hidrológicos de Tabasco y de Yucatán son los más relacionados entre sí, en tanto que Chiapas aparece como el área más relacionada con ellos. La relación estrecha entre las áreas de Tabasco y Yucatán previamente fue registrada utilizando helmintos de peces de estos sistemas hidrológicos (Aguilar-Aguilar et al., 2003b), y se conserva en el presente análisis aun con la inclusión de Chiapas, que es un área por la que corre el sistema hidrológico Grijalva-Usumacinta, compartido con Tabasco, y que, junto con Tabasco, la cuenca del Papaloapan y parte de la del Pánuco, ha sido considerada como una unidad biogeográfica. La provincia del Golfo de México de la región Neotropical, independiente de la Península de Yucatán, que por sí sola conforma otra unidad (Morrone et al., 1999, 2002; Morrone, 2001). Consideramos que la posible razón por la que Chiapas no aparece estrechamente relacionada con Tabasco es el bajo número de especies de huéspedes examinados en busca de helmintos. Es probable que al incrementar el número de registros helmintológicos para las especies

de peces compartidas entre ambas regiones, éstas se asemejen más y puedan ser consideradas como una sola unidad.

El clado neotropical que resulta del presente estudio es consistente con el esquema para las provincias biogeográficas de la región Neotropical propuesto por Morrone *et al.* (1999, 2002). Al analizar este clado, se corrobora la relación entre los sistemas hidrológicos del sureste de México y los de la costa Atlántica de Nicaragua, apoyando la propuesta de Vidal-Martínez y Kennedy (2000) sobre la existencia de una provincia Mesoamericana dentro del Neotrópico basada en las afinidades entre América Central y el sur de México.

El presente estudio demuestra la utilidad de los helmintos parásitos para proponer hipótesis generales sobre las relaciones entre algunos de los sistemas hidrológicos mexicanos. El análisis sugiere que entre los sistemas hidrológicos estudiados hay una relación hipotética que se hace más estrecha entre áreas neotropicales, separándose de las regiones norteanas con afinidades neárticas. Estos resultados se basan en registros helmintológicos que, si bien son numerosos, distan de ser completos, pues aún existen muchas especies de peces de los sistemas analizados para las que no existen tratamientos helmintológicos, en tanto que en el resto de los sistemas hidrológicos mexicanos el trabajo es incipiente. La hipótesis de relación entre los sistemas hidrológicos, propuesta en esta contribución, puede contrastarse con un análisis formal de biogeografía cladística; el análisis podría involucrar la comparación de cladogramas de área derivados de los cladogramas taxonómicos de los distintos grupos de helmintos parásitos, así como de aquellos propuestos para sus huéspedes.

Agradecimientos

Agradecemos a Isolda Luna, Rosa Griselda Moreno, Sandra Córdoba, Jocelyn Durán, Lucila Collín, Elizabeth Olivos, Othón Alcántara, Tomás Scholz, Carlos Mendoza, Mirza Ortega, Guillermina Cabañas, Norman Mercado, Hamlet Santa Anna, John Lyons y Henry Bart por la asistencia en el laboratorio y el campo. Este trabajo fue apoyado parcialmente por el proyecto 27668N del Consejo Nacional de Ciencia y Tecno-

logía (CONACyT). El primer autor contó con la beca para doctorado número 138534 del CONACyT.

Referencias

- 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. *Univ. Cienc.*, 19: 62-65.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado.** 2003b. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.*, 30: 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R.G. Moreno-Navarrete y G. Cabañas-Carranza.** 2004. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas, pp. 261-270. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Aguirre-Macedo, M.L., T. Scholz, D. González-Solis, V. M. Vidal-Martínez, P. Posel, G. Arjona-Torres, S. Dumailo y E. Siu-Estrada.** 2001a. Some adult endohelminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic drainages of Nicaragua. *Comp. Parasitol.*, 68: 190-195.
- Aguirre-Macedo, M.L., T. Scholz, D. González-Solis, V. M. Vidal-Martínez, P. Posel, G. Arjona-Torres, E. Siu-Estrada y S. Dumailo.** 2001b. Larval helminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic Coast of Nicaragua. *Comp. Parasitol.*, 68: 42-51.
- Alba, E. de y M.E. Reyes.** 1998. El contexto físico, pp. 4-22. En: CONABIO (ed.), *La diversidad biológica de México: Estudio de país*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Álvarez, T. y F. de Lachica.** 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 221-295. En: Flores-Díaz, A., T. González-Quintero y F. de Lachica (eds.), *El escenario geográfico*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Brooks, D.R. y M.G.P. van Veller.** 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 30: 819-825.
- 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 vascular flora of the Antofagasta region, Northern Chile. *Biodivers. Conserv.*, 11: 1301-1311.
- Escalante, T. y J.J. Morrone.** 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos?, pp. 167-172. En: Morrone, J.J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Goloboff, P.** 1999. *NONA (no name), version 2*. Publicado por el autor. Tucumán.
- Hoffman, G.L.** 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- Humphries, C.J. y L.R. Parenti.** *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Nueva York.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J.J. Morrone.** 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, 26: 1299-1305.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza y M.P. Ortega-Oivares.** 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, México. *J. Parasitol.*, 90: 889-890.
- Miller, R.R.** 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., México*, 30: 121-153.
- Miller, R.R. y M.L. Smith.** 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico, pp. 487-517. En: Hocutt, C.H., y E.O. Wiley (eds.), *Zoogeography of North American freshwater fishes*, John Wiley and Sons, Inc., Nueva York.
- Moravec, F., R. Aguilar-Aguilar y G. Salgado-Maldonado.** 2001. Systematic status of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León y Salgado-Maldonado, 1986 (Nematoda: Capillariidae) from freshwater fishes in Mexico. *Acta Parasitol.*, 46: 8-11.
- Morrone, J.J.** 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. SEA y M & T Tesis, Zaragoza.
- Morrone, J.J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.*, 44: 507-514.
- Morrone, J.J., D. Espinosa y J. Llorente.** 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 85: 83-108.
- Nixon, K.C.** 2002. *WinClada, version 1.00.08*. Publicado por el autor. Cornell University, Ithaca, Nueva York.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, J.M. Caspeta-Mandujano, E. Soto-Galera, E. Mayén-Peña, D. Brailovski y R. Báez-Valé.** 2001a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern Mexico. *Comp. Parasitol.*, 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, Mexico. *Comp. Parasitol.*, 68: 201-218.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R.F. Pineda-López, J.M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva.** 2004a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, East Central Mexico. *Comp. Parasitol.*, 71: 190-202.
- 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: 581-590.
- 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. *Comp. Parasitol.*, 71: 67-72.
- Salgado-Maldonado, G. y R.F. Pineda-López.** 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: A potential threat to native freshwater fish species in México. *Biol. Inv.*, 5: 261-268.
- Salgado-Maldonado, G., R.F. Pineda-López, L. García-Magaña, S. López-Jiménez, V.M. Vidal-Martínez y M.L. Aguirre-Macedo.** En prensa. Helminths parasites of freshwater fishes. En: Bueno-Soria, J., S. Santiago-Fragoso y F. Álvarez (eds.),

Biodiversidad del Estado de Tabasco, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

Salgado-Maldonado, G., R.F. Pineda-López, V.M. Vidal-Martínez y C.R. Kennedy. 1997. A checklist of the metazoan parasites of native cichlid fishes from Mexico. *J. Helminthol. Soc. Washington*, 64: 195-207.

Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: A review. *Am. Midl. Nat.*, 143: 185-200.

Vidal-Martínez, V.M., M.L. Aguirre-Macedo, T. Scholz, D. González-Solís y E. Mendoza-Franco. 2001a. *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Praga.

Vidal-Martínez, V.M. y C.R. Kennedy. 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of Neotropical cichlid fish, pp. 227-290. En: Salgado-Maldonado, G., A.N. García-Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (eds.), *Metazoan parasites in the Neotropics: A systematic and ecological perspective*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

Vidal-Martínez, V.M., T. Scholz, y M.L. Aguirre-Macedo. 2001b. Dactylogyridae of cichlid fishes from Nicaragua, Central America, with descriptions of *Gusseviaheterotilapiae* sp. n. and three new species of *Sciadicleithrum* (Monogenea: Ancyrocephaloinae). *Comp. Parasitol.*, 68: 76-86.

Watson, D.E. 1976. Digenea of fishes from Lake Nicaragua, pp. 251-260. En: Thorson, T.B. (ed.), *Investigations of the ichthyofauna of Nicaragua lakes*, University of Nebraska, Lincoln.

Apéndice

Lista de taxones analizados, numerados por helminto.

1. *Cucullanus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar y Moravec, 2000
2. *Gibsonnema ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Aguilar-Aguilar, 2002
3. *Philometra ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Aguilar-Aguilar, 2002
4. *Rhabdochona guerreroensis* Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar y Salgado-Maldonado, 2001
5. *Allocreadium mexicanum* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León y Salgado-Maldonado, 1986
6. *Crepidostomum cooperi* Hopkins, 1931
7. *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970
8. *Phyllodistomum lacustris* (Loewen, 1929)
9. Cryptogonimidae gen. sp.
10. *Tylodelphys* sp.
11. *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814)
12. *Diplostomum* sp.
13. *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921)
14. *Ochetosoma brevicum* (Caballero y Caballero, 1941)
15. *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924)
16. *Gyrodactylus elegans* Nordmann, 1832
17. *Octomacrum mexicanum* Lamothe-Argumedo, 1981
18. Caryophyllidea gen. sp.
19. *Bothrocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934
20. *Proteocephalus pusillus* Ward, 1910
21. *Ugula intestinalis* (Linnaeus, 1758)
22. Proteocephalidea gen. sp.
23. *Cyclusera ralli* (Underwood y Dronen, 1986)
24. *Paradilepis caballeroi* Rysavy y Macko, 1973
25. *Paradilepis urceus* (Wedl, 1855)
26. *Paradilepis* sp.
27. *Valipora campylancristota* (Wedl, 1855)
28. Cyclophyllidea gen. sp.
29. *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843)
30. *Dichelyne mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 1999
31. Philometridae gen. sp.
32. *Rhabdochona lichtenfelsi* Sánchez-Álvarez, García-Prieto y Pérez-Ponce de León, 1998
33. *Spinitectus osorioi* Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2001
34. *Eustrongylides* sp.
35. *Contraecum* sp.
36. *Gnathostoma* sp.
37. *Sproxys* sp.
38. *Polymorphus brevis* Van Cleave, 1916
39. *Gyrodactylus* sp.
40. *Urocleidoides costaricensis* (Price y Bussing, 1967)
41. *Saccocoelioides sogandaresi* Lumsden, 1961
42. *Saccocoelioides chauhani* Lamothe-Argumedo, 1974
43. *Magnivitelinum simplex* Kloss, 1966
44. *Diplostomum compactum* (Lutz, 1928)
45. *Uvulifer ambloplites* (Hughes, 1927)
46. *Glossocercus auritus* (Rudolphi, 1819)
47. *Parvitaenia cochlearii* Coil, 1955
48. *Parvitaenia macropeos* (Wedl, 1855)
49. *Valipora minuta* (Coil, 1950)
50. *Capillaria cyprinodonticola* Huffman y Bullock, 1973
51. *Rhabdochona canadensis* Moravec y Arai, 1971
52. *Rhabdochona kidderi* Pearse, 1936
53. *Rhabdochona mexicana* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2000
54. *Hysterothylicium* sp.
55. Acuariidae gen. sp.
56. *Neoechynorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978
57. *Sciadicleithrum* sp.
58. *Valipora mutabilis* Linton, 1927
59. *Beaninema nayaritense* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2001

60. *Cichlidogyrus* sp.
61. Microcotylidae gen. sp.
62. *Creptotrema agonostomi* Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza y Caspeta-Mandujano, 1998
63. *Dendrorchis* sp.
64. *Ascocotyle tenuicollis* Price, 1935
65. *Spinitectus agonostomi* Moravec y Barus, 1971
66. *Procamallanus jaliscoensis* Moravec, Salgado-Maldonado y Caspeta-Mandujano, 1999
67. *Polymorphus* sp.
68. Dactylogyridae gen. sp.
69. *Urocleidoides* sp.
70. *Paracreptotrematina agulrepequeno* (Jiménez-Guzmán, 1973)
71. *Apharyngostrigea* sp.
72. *Crassicutis cichlasomae* Manter, 1936
73. Tetrabothriidae gen. sp.
74. *Rhabdochona xiphophori* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2001
75. *Procamallanus neocaballeroi* (Caballero-Deloya, 1977)
76. *Pseudoterranova* sp.
77. Pharyngonidae gen. sp.
78. *Perezitrema bychowskyi* (Caballero y Caballero y Caballero-Deloya, 1975)
79. *Cichlasotrema ujati* Pineda-López y Andrade-Salas, 1989
80. *Cotylogaster* sp.
81. *Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1850)
82. *Neochasmus olmecus* Lamothe-Argumedo, Pineda-López y Andrade-Salas, 1989
83. *Olligogonotylus manteri* Watson, 1976
84. *Olmeca laurae* Lamothe-Argumedo y Pineda-López, 1990
85. *Palaeocryptogonimus* sp.
86. *Pseudocaenicola batallae* Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1991
87. *Tabascotrema verai* Lamothe-Argumedo y Pineda-López, 1990
88. *Genarchella isabellae* (Lamothe-Argumedo, 1977)
89. *Genarchella tropica* (Manter, 1936)
90. *Homalometron pallidum* Stafford, 1905
91. *Phyllodistomum* sp.
92. *Amphimerus* sp.
93. *Atrophecaecum astorquii* (Watson, 1976)
94. *Pelaezia loossi* (Pérez Viguera, 1957)
95. *Pseudoacanthostomum* sp.
96. *Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938)
97. *Bucephalopsis* sp.
98. *Riberoia ondatrae* (Price, 1931)
99. *Drepanocephalus* sp.
100. *Echinochasmus leopoldinae* Scholz, Ditrich y Vargas Vázquez, 1996
101. *Ascocotyle leighi* Burton, 1936
102. *Ascocotyle chandleri* Lumsden, 1963
103. *Ascocotyle mcintoshii* Price, 1936
104. *Ascocotyle nunezae* Scholz, Vargas Vázquez, Vidal-Martínez y Aguirre-Macedo, 1997
105. *Ascocotyle diminuta* Stunkard y Haviland, 1924
106. *Ascocotyle macrostoma* (Robinson, 1956)
107. *Ascocotyle mollieniscola* Sogandares-Bernal y Bridgman, 1960
108. *Ascocotyle nana* Ransom, 1920
109. *Haplorchis pumilio* (Looss, 1896)
110. *Cladocystis trifolium* (Braun, 1901)
111. *Haplorchoides* sp.
112. *Crocodilicola pseudostoma* (Willemoes-Suhm, 1870)
113. *Ligictaluridus mirabilis* (Mueller, 1937)
114. *Palombitrema heteroancistrum* Price y Bussing, 1968
115. *Encotyllabe* sp.
116. *Ameloblastella chavarriai* (Price, 1938)
117. *Aphanoblastella travassosi* (Price, 1938)
118. *Cichlidogyrus dossoui* Paperna, 1960
119. *Cichlidogyrus sclerosus* Paperna y Thurston, 1969
120. *Cichlidogyrus tilapiae* Paperna, 1960
121. *Enterogyrus niloticus* Eid y Negm, 1987
122. *Guavinella tropica* Mendoza-Franco, Scholz y Cabañas-Carranza, 2003
123. *Pseudohaliotrematoides* sp.
124. *Salsuginus seculus* (Mizella y Arcadi, 1945)
125. *Sciadicleithrum bravohollisae* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
126. *Sciadicleithrum meekii* Mendoza-Franco, Scholz y Vidal-Martínez, 1997
127. *Sciadicleithrum mexicanum* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
128. *Sciadicleithrum splendidae* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
129. *Scutogyrus longicornis* (Paperna y Thurston, 1969)
130. *Urocleidoides reticulatus* Mizelle y Price, 1964
131. *Urocleidoides strombicirrus* (Price y Bussing, 1967)
132. *Diplectanocotyla* sp.
133. *Neodiplectanum* sp.
134. *Gyrodactylus niloticus* Cone, Arthur y Bondad-Reantaso, 1995
135. *Mazocraeoides* sp.
136. *Microcotyle* sp.
137. *Proteocephalus singularis* La Rue, 1911
138. *Dendrouterina papillifera* Fuhrmann, 1908
139. *Glossocercus caribaensis* Rysavy y Macko, 1973
140. *Amphoteromorphus* sp.
141. Phyllobothriidae gen. sp.
142. *Caballerorhynchus lamothei* Salgado-Maldonado, 1977
143. *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957
144. *Polymorphus mutabilis* (Rudolphi, 1819)
145. *Procamallanus rebecca* Andrade-Salas, Pineda-López y García-Magaña, 1994
146. *Procamallanus* sp.
147. *Raillietnema kritscheri* Moravec, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1993
148. *Cystoopsis atractostei* Moravec y Salgado-Maldonado, 2002
149. *Paracapillaria teixeirafreitasi* (Caballero-Rodríguez, 1971)
150. *Cucullanus* sp.
151. *Mexiconema cichlasomae* Moravec, Vidal-Martínez y Salgado-Maldonado, 1992
152. *Goezia* sp.
153. *Thynnascaris* sp.

154. *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852)
155. *Cruzia* sp.
156. *Falcaustra* sp.
157. *Echinochasmus* sp.
158. Echinostomatinae gen. sp.
159. *Ascocotyle* sp.
160. Heterophyidae gen. sp.
161. *Genarchella astyanactis* (Watson, 1976)
162. *Bothriocephalus pearsei* Scholz, Vargas-Vázquez y Moravec, 1996
163. *Nomimoscolex* sp.
164. *Dendroterina pilherodiae* Mahon, 1956
165. Echinorhynchidae gen. sp.
166. *Neophylometroides caudatus* (Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995)
167. *Hysterothylacium cenotae* (Pearse, 1936)
168. *Pseudocapillaria yucatanensis* Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995
169. *Paracapillaria rhamdlae* Moravec, González-Solís y Vargas-Vázquez, 1995
170. *Capillostongyloides* sp.
171. *Monticella ophisterni* Scholz, de Chambrier y Salgado-Maldonado, 2001
172. *Proteocephalus brooksi* García-Prieto, Rodríguez y Pérez-Ponce de León, 1996
173. *Parvitaenia lbsae* Schmidt y Bus, 1972
174. *Spinitectus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2000
175. *Cucullanus caballeroi* Petter, 1977
176. *Pseudocapillaria ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Jiménez-García, 2000
177. *Ascocotyle longa* Ransom, 1920
178. *Urocleidoides heteroancistrum* (Price y Bus-sing, 1968)
179. *Urocleidoides annops* Kritsky y Thatcher, 1974
180. *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky y Fritts, 1970
181. *Gyrodactylus neotropicalis* Kritsky y Fritts, 1970
182. *Capillaria cichlasomae* Moravec, Scholz y Mendoza-Franco, 1995
183. *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860)
184. *Dollfusentis chandleri* Golvan, 1969
185. *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925)
186. *Porrocaecum* sp.
187. *Rhabdochona salgadoi* Caspeta-Mandujano y Moravec, 2000
188. *Spinitectus humbertoi* Caspeta-Mandujano y Moravec, 2000
189. *Atractis bravoae* (Osorio-Sarabia, 1984)
190. *Goezia nonipapillata* Osorio-Sarabia, 1982
191. *Margotrema guillerminae* Pérez-Ponce de León, 2001
192. *Salsuginus neotropicalis* Mendoza-Franco y Vidal-Martínez, 2001
193. *Ascocotyle megaloccephala* Price, 1932
194. *Pygidiopsis pindoramensis* (Travassos, 1929)
195. *Megathylacoides lamothei* (García-Prieto, 1990)
196. *Echeneiobothrium* sp.
197. *Ascocotyle gemina* Font, Overstreet y Heard, 1984
198. *Ascocotyle ampullacea* Miller y Harkema, 1962
199. *Euhaplorchis californiensis* Martin, 1950
200. *Phocitrema ovalet* Martin, 1950
201. *Cyclustera capto* (Rudolphi, 1819)
202. *Clinostomum* sp.
203. *Brevimulticaecum* sp.
204. *Saccocoeiloides* sp.
205. Allocreadiidae gen. sp.
206. *Neochasmus ackerti* Watson, 1976
207. *Acanthostomum gnerii* Szidat, 1954
208. *Gussevia heterotilapiae* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
209. *Sciadicleithrum maculicaudae* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
210. *Sciadicleithrum ncaraguense* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
211. *Sciadicleithrum bicuense* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
212. *Actinocleidus fergusonii* Mizelle, 1938
213. *Spinitectus tabascoensis* Moravec, García-Magaña y Salgado-Maldonado, 2002
214. *Salsuginus* sp.
215. *Rhipidocotyle* sp.
216. *Atactorhynchus* sp.
217. *Bothriocephalus cuspidatus* Cooper, 1917
218. *Campechetrema herrerae* Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1997
219. *Cotylurus* sp.
220. *Tetracotyle* sp.
221. *Spinitectus* sp.

Fecha: Thu, 17 Mar 2005 18:14:03 -0500 (EST)

De: JBI@oxon.blackwellpublishing.com

Para: ragullar@ibiologia.unam.mx

Asunto: Notification of manuscript submission - JBI-05-0099

March 17th, 2005

Dear Dr Aguilar-Aguilar,

A manuscript for which you are listed as co-author, has been submitted to Journal of Biogeography.

The manuscript reference number is: JBI-05-0099

As co-author, you will not be contacted further regarding this manuscript.

If you are the submitting author and author for correspondence, please ignore this email

Thank you for your interest in Journal of Biogeography.

Regards,

Claire Tuck
Editorial Assistant
Journal of Biogeography

RH: Aguilar-Aguilar *et al.* Diversity and endemism of Mexican helminth parasites

Diversity and endemism of adult helminth parasites of freshwater fishes in Mexico

Rogelio Aguilar-Aguilar¹, Guillermo Salgado-Maldonado¹, Raúl Contreras-Medina², and Carlos A. Ruiz-Jiménez²

¹ Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510, México.

² Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, C.P. 04510, México.

Correspondence: Guillermo Salgado-Maldonado, Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510, D. F., México. E-mail: gsalgado@mail.ibiologia.unam.mx

ABSTRACT

Aim Identification of centers of richness and endemism of adult helminth parasites of freshwater fishes in Mexico, based on analysis of geographic distributional data for these taxa.

Location The study includes all of Mexico though most records for helminth parasites of freshwater fishes are from southeastern tropical and central Mexico.

Methods Analysis was based on records for 115 adult helminth species, plotted on a 0.5 x 0.5 degree grid. Species richness was calculated directly by counting all recorded helminth species in each grid. Centers of endemism were located by calculating two indices: weighted endemism, and corrected weighted endemism. The ten cells with the highest values for each index were arbitrarily selected as centers of endemism.

Results The data indicate seven centers of richness for helminth parasites in freshwater fish in Mexico, six in the tropical southeast (Gulf of Mexico coast) and one in central Mexico (Sierra de Manantlán). Values in the two endemicity indices showed the presence of four centers of endemism, mostly in lentic waters, Catemaco and Pátzcuaro lakes, small bodies of water at Los Tuxtlas region, and a sinkhole on the Yucatán Peninsula.

Main conclusions Fish in the waters of neotropical southeast Mexico exhibit rich parasite communities. Another rich zone is at the Sierra de Manantlán in central Mexico. A comparatively less helminth species richness is found in the fish of the south and center of the country. Analysis suggests the Papaloapan River basin as the main center of richness

and endemism. Host specificity is a determinant factor in the helminthological composition of each grid cell such that if a host species is typical of a certain environment then its parasites are also typical. The methods used are accurate enough to identify centers of endemism for helminth taxa though some high endemism values may be an artifact of undersampling. Weighted endemism values are shown to be more useful for determining patterns of endemism of these taxa than corrected weighted endemism. This is the first use of biogeographical analysis aimed at describing patterns of endemism for helminth parasites of freshwater fishes in Mexico.

Keywords Biogeography, richness, endemism, helminth parasites, freshwater fishes, Mexico.

INTRODUCTION

Analysis of different organisms' distribution patterns allows determination of biogeographical regions, as well as centers of richness and endemism. Very few studies include numerical analysis of patterns and most are based on empirical interpretations of species records or lists from different areas. The advent of specialized geographical software analysis such as Geographic Information Systems (GIS) has facilitated large-scale studies in which variables like species richness are mapped on a grid to aid in detection of centers of richness and endemism, usually using counts of taxa numbers in individual grid cells. Centers of richness are spots with high species richness whereas centers of endemism are areas that have a high endemic taxa concentration (Crisp *et al.*, 2001).

Division of the Earth into realms, regions, domains, provinces, and districts has been practiced since the 19th Century (Contreras-Medina *et al.*, 2001). These divisions are based on the presence of endemic taxa to delimit areas of endemism, i.e. geographic areas defined by two or more taxa with restricted ranges and which are sympatric in their distribution areas (Nelson & Platnick, 1981). Areas of endemism represent the basic units of cladistic biogeography, and are helpful in determining biodiversity conservation priorities (Nelson & Platnick, 1981; Contreras-Medina *et al.*, 2001).

Because the concept of endemism is tied to fixed areas, recognition of centers of endemism depends on sampling scale and intensity (Crisp *et al.*, 2001). On a global scale, all of Mexico and regions within the country have been recognized as areas of endemism (De Candolle, 1820), and as such have been treated as a unit of analysis in some cladistic biogeography studies (e.g. Contreras-Medina & Luna, 2002).

Recent research has produced a wealth of knowledge on the helminth parasites of freshwater fishes in Mexico, mostly from neotropical basins (Salgado-Maldonado *et al.*,

1997, 2001a, b, 2004a, b, 2005a, b; Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Aguilar-Aguilar *et al.* 2004, and references cited therein). This new data provides the opportunity to analyze the geographical distribution of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003). Another study (Pérez & Choudhury, 2005) describes recent patterns using a biogeographical-ecological approach. But to date no formal biogeographical analyses of historical processes of these taxa have been done to identify intermediate-scale centers of endemism for this fauna. The present study analyzes the geographic distributions of adult helminth parasites of freshwater fishes in Mexico using grid squares in an effort to identify centers of richness and endemism.

MATERIAL AND METHODS

Analysis included all currently known adult helminth parasite fauna in freshwater fishes in Mexico, including monogeneans, digeneans, cestodes, acanthocephalans, and nematodes. The utilized data base includes distribution records for 115 adult helminth parasite taxa in Mexican freshwater fishes (see Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003 references cited therein; and records in González-Solís & Moravec, 2002; Mejía-Madrid & Pérez, 2003; Martínez-Aquino *et al.*, 2004). Additional data from the authors' own research were also included in the data base. All surveys were taxonomically validated to update misidentifications, synonyms and other taxonomic problems. The authors were unable to examine voucher specimens of helminth species recorded from La Boca reservoir, in the state of Nuevo León (Jiménez-Guzmán, 1973; Jiménez-Guzmán & Caballero y Caballero, 1974), and thus these data were not validated. Each data point represents a collection specimen, meaning all identifications are vouchered. Records of helminth parasites collected from fish farms do

not represent natural locations, and were excluded from the present study (i.e. López-Jiménez, 2001).

Distribution maps for each taxon were prepared using the GIS ArcView 3.2 (ESRI, 1999) computer software. All collection points were superimposed on a 0.5 x 0.5 degree grid map of Mexico containing a total of 1134 squares.

Distributional data were simplified to a presence/absence score for each helminth species in each square. A species was plotted as present in a grid whether it was recorded once or several times parasitizing fish taken from any body of water in that grid. Absence indicates that the helminth species has no presence record from that grid cell. Areas of endemism are defined by the presence of at least two species, meaning only grid cells with two or more helminth species were included in the analysis and all cells with just a single species record were excluded.

For the purposes of this study species richness is defined as the total number of taxa recorded in each grid square. Grid cells with records for more than 12 helminth taxa were arbitrarily selected as areas of richness. Centers of endemism are defined as areas containing a large number of range-restricted taxa (Linder, 2001). There appears to be no ideal definition of range-restricted taxa, and therefore two indices were calculated, based on Linder (2001) and Crisp *et al.* (2001). In the weighted endemism (WE) method, correlated to species richness (Crisp *et al.*, 2001), each species is weighted by the inverse of its range. Thus, a single-grid endemic has a maximum weight of 1, a species occurring in five grids has a weight of 0.20, and a species in 20 grids has a weight of 0.05. To generate the value of each grid, these values are summed for all species occurring in that grid, giving grids with lots of range-restricted species a much higher total score than grids with fewer range-restricted species (Linder, 2001). To avoid this correlation with species richness a corrected

weighted endemism index (CWE) was also calculated by dividing weighted endemism by the total number of species in that grid (Crisp *et al.*, 2001). The ten grid cells with the highest scores for each of these indices were arbitrarily selected as centers of endemism.

RESULTS

One hundred and six grid cells included at least one location with at least one record for one adult helminth species parasitizing a freshwater fish species; these include records for a total of 115 adult helminth taxa (Fig. 1, Appendix 1). The trematode *Crassicutis cichlasomae* had the highest number of records and occurred in 41 grid cells. In contrast, 38 helminth taxa occurred only in a single cell. Most empty cells were located in northern Mexico because very few studies have examined freshwater fishes in this area for parasites.

Species richness shown on the distribution map varies between 0 and 24 species per grid cell across Mexico, with the maximum number of species occurring in Pantanos de Centla, Tabasco (Fig. 1, Table 1). High species richness (≥ 12 species/cell) was identified from seven geographic areas in Mexico. Six of these are in southeastern tropical Mexico: the Papaloapan River basin in the state of Veracruz (Los Tuxtlas, Catemaco Lake and Tlacotalpan cells); locations near and in the state of Tabasco (Pantanos de Centla, El Espino, El Rosario, Las Ilusiones, Usumacinta River, San Pedro River southwest Campeche, Yumká, and Arroyo Palenque cells); northeastern Chiapas (Lacanjá River cell); the northwestern Yucatán Peninsula (Mitza, Celestún and Central Yucatán cells); Hondo River in the southeast Yucatán Peninsula (Hondo River cell); and one sinkhole (cenote) on the Yucatán Peninsula (Gran Cenote cell). The seventh center of species richness is the Ayuquila River basin in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Jalisco (Manantlán

cell). The three richest grid cells were located in Tabasco, and the fourth richest cell was in the northwestern Yucatán Peninsula.

Of the 10 highest endemism values, measured either with WE or CWE, four cells had the highest values in both indices, Pátzcuaro Lake, Catemaco Lake, Los Tuxtlas and Cuitzmala River (Table 1; Fig. 1). The maximum possible CWE index value (1) was attained in the Izcuinatoyac cell, though this is likely an artifact of insufficient sampling, but the second highest value was in the Pátzcuaro Lake cell, which has been thoroughly sampled for helminth parasites. Only the Catemaco Lake and Los Tuxtlas grid cells, quite close to each other, are simultaneously rich and endemic according to both indices (Table 1, Fig. 1).

As expected, there is remarkable congruence between richness and endemism as measured by the WE index (Table 1). Eight of the ten cells with the highest WE values were also rich, the exceptions being the Cuitzmala River and Pátzcuaro Lake cells, which had high endemism values but were not rich. A rather different pattern emerges with the CWE index (Table I). This highlights areas that may not necessarily be rich, but have a high proportion of restricted-range helminth fauna. Five of the ten centers of endemism indicated with the CWE index were not rich or were not indicated as centers of endemism with the WE index. The CWE showed only one center of endemism, on the Yucatán Peninsula, that was also rich.

DISCUSSION

The present study has limited coverage because the analyzed data are almost completely for the southeastern tropical and central regions of Mexico. Samples from northern Mexico form a relatively miniscule portion of the overall data, with only three

cells located there: Cuatro Ciénegas (cell 326); La Boca Reservoir (cell 430); and Aguamilpa Reservoir (cell 661). Future collection of data from this region may appreciably change current helminth species richness distribution and areas of endemism.

The analysis shows seven centers of richness for helminth species in freshwater fish in Mexico. Of these seven, the Manantlán cell is located in central Mexico while the remaining six are in the country's southeastern tropical portion. Central Mexico has been thoroughly studied for helminth parasites of fish, and several locations (e.g. Pátzcuaro Lake, the Lerma, Pánuco and Balsas rivers) have been repeatedly sampled (see Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a and references therein). Given this, it is notable that only one center of richness was shown in central Mexico, the Ayuquila River basin in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve with records for 18 adult helminth species. Compared to the Lerma, Pánuco and Balsas basins, the Ayuquila is rather small, underlining the importance of this Biosphere Reserve as an area of interest in helminth species biology.

The remaining six centers of richness are distributed along the Gulf of Mexico slope from the Papaloapan basin in Veracruz to Tabasco, northeast Chiapas, Campeche, and the Yucatán Peninsula. The validity of this pattern requires an evaluation of differences in sampling effort in the different hydrological basins of Mexico, as these can lead to spurious conclusions. The described pattern, however, is likely quite real, accurate and robust since most of the data have been generated by the authors' work group using the same methodology. Also, the comparative analyses include data from the Pánuco and Balsas rivers, the basins to the north and south, respectively, of the Papaloapan River, as well as data from samplings in southern Chiapas.

The observed distribution may be related to geographic position (tropical vs. temperate), host species diversity in each basin and the structural complexity of the

communities they belong to (e.g. trophic chain length). Fish community diversity is greatest in the waters of southeastern tropical Mexico in comparison with those of the temperate Altiplano province. For example, the temperate Lerma-Santiago basin has 57 fish species and the Balsas 20, whereas the tropical Papaloapan has 47 recorded fish species and the Grijalva-Usumacinta has 72 (de la Vega-Salazar, 2003). The richness and availability of intermediate hosts are also probably higher in the tropical basins than in the Altiplano province, though no systematic data exists to support this. In addition, the length of fish community trophic chains in central Mexico are known to be quite short. Host community richness leads to greater parasite availability in any given basin since parasite community composition is directly related to local host community structure (see below). The geological magnitude and history of the hydrological basins of Mexico are other factors to explore in an effort to explain helminth species richness distribution patterns in Mexico.

The present analyses suggest that the Papaloapan River basin is a center of endemism. The cells covering the Los Tuxtlas and Catemaco Lake cells, both in the Papaloapan basin, show them to be centers of richness and endemism for the helminth parasites of freshwater fish. The Tlacotalpan cell, adjacent the above cells and in the same basin, is also rich and has a high WE value (3.27), though its CWE value is lower (0.2).

Pátzcuaro Lake has some of the highest endemism values though its species richness values are not particularly high. This coincides with previous reports suggesting this lake as a center of endemism (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001b).

Areas of endemisms may reflect biogeographic homologies which are useful to recognize a common history for a given region (Morrone, 2001). The present data show notable endemism in a number of natural bodies of water in Mexico, particularly Pátzcuaro and Catemaco lakes, the lakes of the Los Tuxtlas region, the cenotes of the Yucatán

Peninsula and even a number of reservoirs. This suggests that intensive sampling of other lentic waters in Mexico, such as Chapala Lake, Jalisco, could reveal new centers of endemism.

Alternatively, the presence of endemic parasite species in a given cell can be explained by the location's ichthyological composition since the helminthological fauna of each location is directly related to its fish community composition. Each host family has a set of parasite species typical to it (Pérez & Choudhury, 2005; Salgado-Maldonado *et al.*, 2005a). This host specificity is a determinant factor in the helminthological composition of each grid cell such that if a host species is typical of a certain environment then its parasites are also typical (Chubb, 1963). Most helminth taxa are relatively frequent where their hosts are distributed, therefore, if a host has a restricted distribution then its specialist parasites will also be limited, producing a high endemism value (e.g. *Perezitrema bychowskyi*, parasite to the tropical gar *Atractosteus tropicus*, or *Margotrema* spp. parasite to goodies). In contrast, helminth species that parasitize widely distributed fish species can have low endemism values (e.g. *Creptotrema agonostomi*, parasites to the mugilid *Agonostomus monticola*, or *Crassicutis cichlasomae* and *Sciadicleithrum bravohollisae*, both parasites to cichlids). This parallelism between the distribution range of certain helminth taxa and their hosts in Mexican hydrological basins has been discussed by Salgado-Maldonado *et al.* (2005a). Based on the above, an alternative hypothesis would state that parasites are endemic to areas in Mexico where the hosts to which they are specialists are distributed.

The CWE index has been used by Crisp *et al.* (2001) to identify centers of endemism for vascular plants in Australia and by Linder (2001) to do the same in Africa. The results were satisfactory when using well-known richness and biotic diversity data that had traditionally been well sampled. However, the WE index appears to be a better option

for, and to provide more careful identification of, centers of endemism when they have not been sufficiently sampled, as is the case with the helminth parasites of tropical freshwater fish. In the present study the WE index is based on records of two or more restricted-range helminth species in each of the analyzed cells.

The CWE index is apparently sufficiently sensitive to detect highly localized centers of endemism that the WE index does not detect. This was the case for five of the ten cells with the highest endemism values: Aguamilpa Reservoir; Atezca Lake; Infiernillo Reservoir; La Boca Reservoir; and Inzcuinatoyac Creek. However, the CWE index is subject to biases and sampling-related problems (Crisp *et al.*, 2001). In the present case, cells have suspiciously high CWE values, some of which are explained by very a small sample size that accidentally contained different endemic helminth species. The most obvious example is the maximum CWE value, recorded for Inzcuinatoyac Creek, and the very high values for the Aguamilpa and La Boca reservoirs, all based on a single helminth collection. These cells have very little available data and lack any sort of complete parasite inventory. Also, the helminthological record for these cells is taxonomic and based only on descriptions of new species (Caspeta-Mandujano & Moravec, 2000). In some cases, species taxonomic identification is dubious, particularly for the La Boca Reservoir (Jiménez-Guzmán, 1973; Jiménez-Guzmán & Caballero y Caballero, 1974). Other cells have high CWE values because they include introduced helminths, common at other latitudes but with only a single record in Mexico. For example, the monogenean *Actinocleidus fergusonii* is recorded in Atezca Lake based on a single record (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004), but it was introduced with the bass *Micropterus salmoides*.

The results support the approach of using hydrological basins as study units for the helminth parasites of fish (e.g. Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a, b, 2004a, b, 2005a).

Using this approach in southeastern Mexico, the Hondo River and Gran Cenote cells, and the center of richness in the northwest Yucatan Peninsula form part of the Yucatan hydrological system; the Lacanjá cell and the Tabasco center of richness belong to the Grijalva-Usumacinta system; and the Tlacotalpan, Los Tuxtlas and Catemaco Lake cells form the Papaloapan River center of richness. In other words, some of the helminth parasite centers of richness are isolated units while others form larger areas. However, most of the isolated centers are located in larger regions, basins or systems, that have been treated as helminth parasite study units. Identification of different centers of richness and/or endemism in the same basin indicates a common, distinctive characteristic of the region, and serves a unifying purpose.

There is notable correspondence between the centers proposed in the present study and Mexico's biogeographical regionalization. Most of the centers of high endemism, based on the WE index, are situated on the Gulf of Mexico coast in the states of Veracruz, Tabasco, Campeche and Yucatán, which corresponds to the Gulf of Mexico province as delimited based on different floristic and faunistic groups (Morrone *et al.*, 1999). The regional pattern proposed in the present study also coincides with the regionalization of helminth parasites of freshwater fish in Mexico, which includes a similar regional helminth fauna for bodies of water in the Papaloapan River basin, Tabasco and the Yucatán Peninsula (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003).

Almost a fourth (24%) of the cells analyzed in this study are represented by a single sampling location, demonstrating that further sampling is needed as are more detailed studies of the helminth parasites of freshwater fish in the hydrographic basins of Mexico. Development of future biogeographical studies of this fauna could focus more specifically on certain areas (cells) indicated in the present study, for instance to explore the hypothesis

about the centers of endemism as suggested by high CWE index values. Given that areas of endemism are fundamentally the same across a wide range of taxa (Humphries & Parenti, 1999; Crisp *et al.*, 2001), the present proposals could be tested with other freshwater Mexican biota such as algae, flowering plants, crustaceans, amphibians, turtles, etc.

The present study demonstrates the uneven richness distribution of helminth parasites in freshwater fish in Mexico. Fish in the waters of neotropical southeast Mexico, from the Papaloapan River through Tabasco, northern Chiapas and Campeche to the Yucatan Peninsula, exhibit rich parasite communities. Another rich zone is the Ayuquila River in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve in central Mexico. There is comparatively less helminth species richness in the fish of the south and center of the country, from the Pacific coast of Chiapas to the Balsas River, Lerma River, Santiago River and Pánuco River basins. Northern Mexico has not been appreciably sampled. The data show centers of endemism, mostly in lentic environments, but local parasite community composition is strongly influenced by local fish community structure. This is an alternative explanation that needs to be considered when interpreting the distribution of endemisms in Mexico.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Guillermina Cabañas Carranza, Juan Manuel Caspeta Mandujano, Eduardo Soto Galera, Norman Mercado Silva, Rafael Báez Valé, Andrés Martínez Aquino, Miriam Erandi Reyna Fabián, Guadalupe Lara Figueroa, Tomás Scholz and Frank Moravec for helping in field and laboratory work. RAA and RCM were supported by Research Doctoral Fellowships numbers 138534 and 169858, respectively, from the Consejo Nacional de

Ciencia y Tecnología (CONACyT), México. This work was partially supported by Grant No. CN-02-81 to GSM from UC Mexus-CONACyT Collaborative Programs.

REFERENCES

- Aguilar-Aguilar, R., Contreras-Medina, R. & Salgado-Maldonado, G. (2003) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, **30**, 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar, R., Salgado-Maldonado, G., Moreno-Navarrete, R. G. & G. Cabañas-Carranza. (2004) Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental* (ed. by I. Luna, J. J. Morrone and D. Espinosa), pp. 261-270. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Caspeta-Mandujano, J.M. & Moravec, F. (2000) Two new intestinal nematodes of *Profundulus labialis* (Pisces, Cyprinodontidae) from fresh waters in Mexico. *Acta Parasitologica* **45**, 332-339.
- Chubb, J. C. (1963) On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **141**, 609-621.
- Contreras-Medina, R., Morrone J. J. & Luna I. (2001) Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften*, **88**, 427-430.
- Contreras-Medina, R. & Luna, I. (2002) On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography. *Australian Systematic Botany*, **15**, 193-203.
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. & Monro, A. (2001) Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, **28**, 183-198.

- De Candolle, A.P. (1820) Geographie botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles 19* (ed. by F.C. Levrault), pp. 359-346. Levrault, Paris.
- De la Vega-Salazar, M. Y. (2003) Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*, **72**, 20-30.
- ESRI (1999) Arc View GIS Ver. 3.2. Environmental Systems Research Institute. Redlands, USA.
- González-Solís, D. & Moravec F. (2002) A new nematode, *Atractis vidali* sp. n. (Nematoda: Atractidae), from cichlid fishes in southern México. *Folia Parasitologica*, **49**, 227-230.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography*. 2nd ed. Oxford University Press, New York.
- Jiménez-Guzmán, F. (1973) Tremátodos digeneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México I. Dos nuevas especies y un registro nuevo en el carácido *Astyanax fasciatus mexicanus* (Filippi). *Cuadernos del Instituto de Investigaciones Científicas, Universidad Autónoma de Nuevo León*, **17**, 4-13.
- Jiménez-Guzmán, F. & Caballero y Caballero, E. (1974) Tremátodos digéneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México II. *Publicaciones Biológicas del Instituto de Investigaciones Científicas, Universidad Autónoma de Nuevo León*, **1**, 65-77.
- Linder, H.P. (2001) Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography*, **28**, 169-182.
- López-Jiménez, S. (2001) Estudio Parasitológico de los peces de agua dulce del estado de Tabasco. *Gaceta Sigolfo: Sistema de Investigación del Golfo de México* 2001, 8-10.
- Martínez-Aquino, A., Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G. & Ortega-Olivares, M.P. (2004) Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces:

- Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. *Journal of Parasitology*, **90**, 889-890.
- Mejía-Madrid, H. & Pérez, G. (2003) *Rhabdochona ahuehuellensis* n. sp. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the Balsas goodeid, *Ilyodon whitei* (Osteichthyes: Goodeidae), in Mexico. *Journal of Parasitology*, **89**, 356-361.
- Morrone, J. J. (2001) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, **7**, 297-300.
- Morrone, J. J., Espinosa, D., Aguilar, C., & Llorente, J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect and bird taxa. *The Southwestern Naturalist*, **44**, 507-514.
- Nelson, G. & Platnick, N. I. (1981). Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Pérez, G. & Choudhury, A. (2005) Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography*, (In press).
- Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., & Mendoza-Palmero, C. (2005a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Río Papaloapan basin. *Parasitology Research* (In press).
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Soto-Galera, E., Mayén-Peña, E., Brailovsky, D. & Báez-Valé, R. (2001a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas River drainage basin of southwestern Mexico. *Comparative Parasitology*, **68**, 196-203.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Caspeta-Mandujano, J.M., Moreno-Navarrete, R.G., Sánchez Nava, P & Aguilar-Aguilar, R. (2001b) A Checklist

- of Helminth Parasites of Freshwater Fishes from the Lerma-Santiago River Basin, Mexico. *Comparative Parasitology*, **68**, 204-218.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Pineda-López, R., Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Castellanos, E., & Mercado-Silva, N. (2004a). Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology*, **71**, 190-202.
- Salgado-Maldonado, G., Mercado-Silva, N., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Aguilar-Aguilar, R., & Iñiguez-Dávalos, L.I. (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., Pineda-López, R., García-Magaña, L., López-Jiménez, S., Vidal-Martínez, V. M. & Aguirre-Macedo, M. L. (2005b). Parásitos de peces de agua dulce. *Biodiversidad del estado de Tabasco, México*. (ed. by J. Bueno Soria, F. Álvarez & S. Santiago-Fragoso), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R., Vidal-Martínez, V. M. & C. R. Kennedy. (1997) A checklist of metazoan parasites of cichlid fish from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, **64**, 195-207.
- Vidal-Martínez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solís, D. & Mendoza-Franco, E. (2001) *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Prague, Czech Republic.

BIOSKETCHES

Rogelio Aguilar-Aguilar teach Systematics and Biogeography at the Facultad de Ciencias, UNAM; he is a PhD candidate at the Instituto de Biología, UNAM, México. His work is focused on the biogeography of helminth parasites of freshwater fishes and taxonomy of nematodes.

Guillermo Salgado-Maldonado Professor and researcher at Instituto de Biología, UNAM, México; teach Parasitology and Invertebrate Zoology at the Facultad de Ciencias, UNAM. His research interest focus on taxonomy, surveys, ecology, community assembly, and biogeography of helminth parasites of freshwater fishes.

Raúl Contreras-Medina is a PhD student and he teach Systematics and Biogeography at the Facultad de Ciencias, UNAM, México. His research focuses on historical biogeography of Mexican biota.

Carlos A. Ruiz-Jiménez is a PhD student, he teaches Natural Resources at the Facultad de Ciencias, UNAM. He works in spatial analysis of distributional data of Mexican biota, mainly in predicted distribution of vascular plants that are characteristic of cloud forest.

Table 1. Species richness, weighted endemism (WE), and corrected weighted endemism (CWE) values for adult helminth parasites of freshwater fishes in selected locations in Mexico. Only grid cells with ≥ 12 helminth species recorded, $WE > 3.0$ and $CWE > 0.24$, were selected. Code numbers refer to cells in Figure 1.

Locality (Code No.)	Species richness	WE	CWE
Southwest Campeche, Campeche (962)	25	4.95	--
Pantanos de Centla, Tabasco (983)	24	4.03	--
Lake El Rosario, Tabasco (1029)	21	3.31	--
Lagoon Celestún, Yucatán (760)	20	4.83	--
Lake Yumká (982)	18	---	--
Ayuquila River, Manantlán, Jalisco (813)	18	4.33	--
Quarry Mitza, Yucatán (738)	17	--	--
Lake Las Ilusiones, Tabasco (1031)	17	--	--
Los Tuxtlas, Veracruz (940)	17	5.28	0.29
Lacanjá River, Chiapas (1082)	16	--	--
Papaloapan River at Tlacotalpan, Veracruz (906)	16	3.27	--
Lake Catemaco, Veracruz (980)	15	6.21	0.41
Lake El Espino, Tabasco (996)	15	--	--
Hondo River, Quintana Roo (989)	15	--	--
Creek Arroyo Palenque, Chiapas (1032)	14	--	--
San Pedro River, Tabasco (1034)	14	--	--
Gran Cenote, Quintana Roo (803)	13	--	--
Central Yucatán (762)	12	--	0.24

Usumacinta River, Tabasco (1033)	12	--	--
Lake Pátzcuaro, Michoacán (819)	--	5.32	0.66
Cuitzmala River, Jalisco (852)	--	3.66	0.61
Creek Izcuinatoyac, Guerrero (1044)	--	--	1
Reservoir Presa Infiernillo, Michoacán (966)	--	--	0.58
Reservoir Presa La Boca, Nuevo León (430)	--	--	0.40
Atezca Lake, Hidalgo (756)	--	--	0.37
Reservoir Presa Aguamilpa, Nayarit (661)	--	--	0.34

Appendix I. List of taxa analysed and cells where they were recorded.

Taxon	code of cell
TREMATODA	
<i>Allocreadium</i> sp.	1032, 1033
<i>Allocreadium mexicanum</i> Osorio-Sarabia, Pérez & Salgado-Maldonado, 1986	661, 752, 863
<i>Campechetrema herrerae</i> Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado & Pineda López, 1997	962, 1082
<i>Cichlasotrema ujati</i> Pineda-López & Andrade-Salas, 1989	912, 962, 982, 983, 996, 1029, 1031, 1033, 1034, 1082
<i>Crassicutis cichlasomae</i> Manter, 1936	326, 430, 671, 672, 689, 712, 713, 716, 720, 738, 760, 761, 763, 764 798, 803, 813, 837, 870, 874, 906 912, 913, 940, 943, 962, 980, 982, 983, 989, 996, 1005, 1029, 1031, 1032, 1033, 1034, 1057, 1060, 1082, 1097
<i>Crepidostomum cooperi</i> Hopkins, 1931	819
<i>Creptotrema agonostomi</i> Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza & Caspeta-Mandujano, 1998	813, 852, 898, 940
<i>Crocrodilicola pseudostoma</i> (Willemoes Suhm, 1870)	980
<i>Dendrorchis</i> sp.	813, 940
<i>Genarchella asryanactis</i> (Watson, 1976)	712, 738, 760, 803, 989
<i>Genarchella isabellae</i> (Lamothe-Argumedo, 1977)	326, 689, 716, 738, 760, 803, 870, 906, 912, 962, 980, 982, 983, 989 996, 1029, 1031, 1032, 1033, 1034, 1082, 1083
<i>Genarchella tropica</i> (Manter, 1936)	716, 738, 761, 762, 763, 802, 983, 1124, 1127
<i>Homalometron pallidum</i> Stafford, 1905	738, 962, 982, 996, 1031, 1033, 1082

<i>Magnivitellinum simplex</i> Kloss, 1966	430, 671, 712, 713, 756, 760, 813, 940, 989, 1021, 1032, 1059, 1099, 1130
<i>Margotrema</i> sp.	752, 813
<i>Margotrema bravoae</i> Lamothe-Argumedo, 1970	813, 819, 820, 862, 863
<i>Margotrema guillerminae</i> (Pérez, 2001)	818
<i>Neochasmus olmecus</i> Lamothe-Argumedo, Pineda-López & Andrade-Salas, 1989	983, 1029
<i>Oligogonotylus manteri</i> Watson, 1976	688, 689, 716, 720, 738, 760, 803, 837, 870, 874, 906, 912, 922, 943, 962, 982, 983, 989, 996, 1005, 1029, 1030, 1031, 1033, 1034, 1057
<i>Olmeca laurae</i> Lamothe-Argumedo & Pineda-López, 1990	982, 1029
<i>Paracreptotrematina aguirrepequenoi</i> (Jiménez-Guzmán, 1973)	430, 710
<i>Perezitrema bychowskyi</i> (Caballero y Caballero & Caballero-Deloya, 1975)	983, 996, 1030, 1034
<i>Phyllodistomum lacustris</i> (Loewen, 1929)	786, 962, 982, 996, 1029, 1082
<i>Prosthenhystera caballeroi</i> Jiménez-Guzmán, 1973	430
<i>Prosthenhystera obesa</i> (Diesing, 1850)	982, 989, 1029, 1033, 1034
<i>Pseudocaecincola batallae</i> Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado & Pineda-López, 1991	962, 1034
<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresi</i> Lumsden, 1961	326, 671, 712, 713, 756, 760, 761, 803, 813, 890, 906, 912, 940, 962, 972, 982, 989, 996, 1024, 1031, 1032, 1033, 1034, 1082
<i>Stunkardiella minima</i> (Stunkard, 1938)	761, 763, 802, 906, 980, 1024, 1032
<i>Tabascotrema verai</i> Lamothe-Argumedo & Pineda-López, 1990	962, 982, 983, 989, 1029, 1031, 1033, 1034
MONOGENEA	
<i>Actinocleidus fergusonii</i> Mizelle, 1938	756
<i>Ameloblastella chavarriai</i> (Price, 1938)	762, 906, 996

<i>Aphanoblastella travassosi</i> (Price, 1938)	716, 738, 762, 763, 764, 906, 980, 983
<i>Cichlidogyrus dossoui</i> Paperna, 1960	738, 870, 942, 943, 962, 1000
<i>Cichlidogyrus sclerosus</i> Paperna & Thurston, 1969	738, 762, 813, 870, 942, 943, 962, 1000
<i>Cichlidogyrus tilapiae</i> Paperna, 1960	1000
<i>Enterogyrus niloticus</i> Eid & Negm, 1987	708, 1000
<i>Guavinella tropica</i> Mendoza-Franco, Scholz & Cabañas-Carranza, 2003	906, 940, 983
<i>Gyrodactylus</i> sp.	996
<i>Gyrodactylus elegans</i> Nordmann, 1832	822, 862, 863
<i>Gyrodactylus neotropicalis</i> Kritsky & Fritts, 1970	760
<i>Gyrodactylus niloticus</i> Cone, Arthur & Bondad-Reantaso, 1995	1000, 1031
Microcotylidae gen. sp.	813, 1083
<i>Octomacrum mexicanum</i> Lamothe-Argumedo, 1981	819
<i>Salsuginus neotropicalis</i> Mendoza-Franco & Vidal-Martínez, 2001	760
<i>Salsuginus seculus</i> (Mizelle & Arcadi, 1945)	1029, 1031
<i>Sciadicleithrum bravohollisae</i> Kritsky, Vidal-Martínez & Rodríguez-Canul, 1994	672, 760, 906, 910, 912, 940, 942, 943, 962, 980, 982, 983, 996, 1029, 1031, 1034, 1082
<i>Sciadicleithrum meekii</i> Mendoza-Franco, Scholz & Vidal-Martínez, 1997	760, 803, 910, 913, 962, 982, 989, 996, 1029, 1031, 1082
<i>Sciadicleithrum mexicanum</i> Kritsky, Vidal-Martínez & Rodríguez-Canul, 1994	689, 716, 738, 760, 798, 803, 870, 874, 912, 913, 942, 943, 962, 982, 983, 1005, 1031, 1032, 1082, 1130
<i>Sciadicleithrum splendidae</i> Kritsky, Vidal-Martínez & Rodríguez-Canul, 1994	760, 913, 942, 962, 983, 1029, 1082
<i>Scutogyrus longicornis</i> (Paperna & Thurston, 1969)	1000
<i>Urocleidoides annops</i> Kritsky & Thatcher, 1974	716, 760

<i>Urocleidoides costaricensis</i> (Price & Bussing, 1967)	738, 760, 803, 940, 989, 1029, 1032, 1059, 1060, 1099, 1124, 1130
<i>Urocleidoides heteroancistrum</i> (Price & Bussing, 1968)	738, 760, 1130
<i>Urocleidoides reticulatus</i> Mizelle & Price, 1964	983, 1031
<i>Urocleidoides strombicirrus</i> (Price & Bussing, 1967)	669, 671, 710, 713, 898, 899, 975, 983, 989, 1021, 1130
CESTODA	
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	661, 670, 708, 709, 712, 713, 752, 756, 760, 762, 785, 791, 794, 813, 819, 822, 825, 862, 863, 898, 899, 910, 966, 972, 974, 975, 983, 989, 1018, 1020, 1021, 1029, 1032, 1099
<i>Bothriocephalus cuspidatus</i>	940
<i>Bothriocephalus pearsei</i> Scholz, Vargas-Vázquez & Moravec, 1996	763, 764
<i>Megathylacoides lamothei</i> (García-Prieto, 1990)	978
<i>Monticellia ophisterni</i> Scholz, de Chambrier & Salgado-Maldonado, 2001	980
<i>Proteocephalus</i> sp.	738, 962
<i>Proteocephalus brooksi</i> García-Prieto, Rodríguez & Pérez, 1996	762, 763, 802, 906
<i>Proteocephalus pusillus</i> Ward, 1910	819
<i>Proteocephalus singularis</i> La Rue, 1911	983, 1030, 1031
ACANTHOCEPHALA	
<i>Acanthocephalus</i> sp.	983
<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> Kritsky & Fritts, 1970	760, 940
<i>Caballerorhynchus lamothei</i> Salgado-Maldonado, 1977	906, 957, 1029
<i>Dollfusentis chandleri</i> Golvan, 1969	760, 870
<i>Floridosentis mugilis</i> (Machado, 1951)	940, 962, 966
<i>Neoechinorhynchus</i> sp.	962

<i>Neoechinorhynchus golvani</i> Salgado-Maldonado, 1978	661, 713, 738, 760, 761, 762, 798, 870, 875, 906, 910, 942, 943, 945, 962, 972, 980, 982, 983, 996, 1005, 1029, 1030, 1031, 1032, 1034, 1082, 1125
<i>Octospiniferoides chandleri</i> Bullock, 1957	803, 983, 1032
NEMATODA	
<i>Atractis bravoae</i> (Osorio-Sarabia, 1984)	966
<i>Atractis vidali</i> González-Solís & Moravec, 2002	962, 1082
<i>Beaninema nayaritense</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado-Maldonado, 2001	661
<i>Capillaria cichlasomae</i> Moravec, Scholz & Mendoza-Franco, 1995	762
<i>Capillaria cyprinodonticola</i> Huffman & Bullock, 1973	712, 713, 813, 857, 898, 899, 972
<i>Capillostrongyloides</i> sp.	989
<i>Cucullanus caballeroi</i> Petter, 1977	906
<i>Cucullanus mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Aguilar-Aguilar, 2000	940, 1042
<i>Cystoopsis attractostei</i> Moravec & Salgado-Maldonado, 2003	983, 1030
<i>Dichelyne mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado-Maldonado, 1999	661, 898, 940
<i>Gibsonnema ophisterni</i> (Moravec, Salgado-Maldonado & Aguilar-Aguilar, 2002)	980
<i>Goezia nonipapillata</i> Osorio-Sarabia, 1982	966
<i>Hysterothylacium</i> sp.	899
<i>Hysterothylacium cenotae</i> (Pearse, 1936)	763, 803
<i>Mexiconema cichlasomae</i> Moravec, Vidal-Martínez & Salgado-Maldonado, 1992	689, 738, 760, 870, 874, 922, 945, 962, 980, 982, 983, 996
<i>Neophilometroides caudatus</i> (Moravec, Scholz & Vivas-Rodríguez, 1995)	762, 763, 906

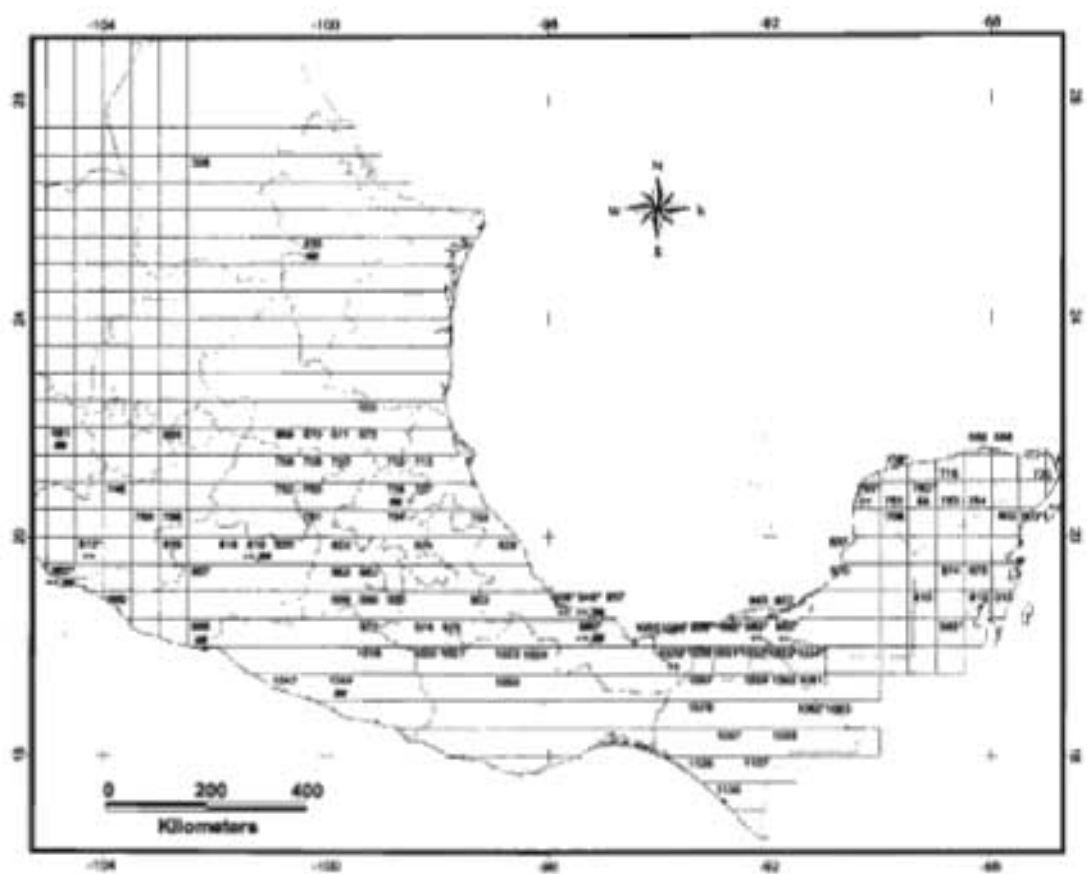
<i>Paracapillaria rhamdiae</i> Moravec, González-Solís & Vargas-Vázquez, 1995	761, 762, 764
<i>Paracapillaria texeirafreitasi</i> (Caballero-Rodríguez, 1971)	780, 852, 906, 912, 940, 983
<i>Paracapillaroides agonostomi</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Caspeta-Mandujano, 1999	852
<i>Philometra ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Aguilar-Aguilar, 2002	980
<i>Procamallanus gobiomori</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Caspeta-Mandujano, 2000	852
<i>Procamallanus jaliscensis</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Caspeta-Mandujano, 2000	813, 852, 890, 1125
<i>Procamallanus mexicanus</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Caspeta-Mandujano, 2000	828
<i>Procamallanus neocaballeroi</i> (Caballero-Deloya, 1977)	712, 713, 757, 803, 980, 1029
<i>Procamallanus rebecae</i> Andrade-Salas, Pineda-López & García-Magaña, 1994	738, 761, 803, 874, 903, 910, 912, 913, 942, 962, 982, 983, 989, 996, 1005, 1029, 1030, 1031,
<i>Pseudocapillaria ophisterni</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Jiménez-García, 2000	980
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	819
<i>Pseudocapillaria yucatanensis</i> Moravec, Scholz & Vivas-Rodríguez, 1995	716, 761, 762, 763
<i>Raillietnema kritscheri</i> Moravec, Salgado-Maldonado & Pineda-López, 1993	689, 962, 982, 1029, 1033, 1034, 1078, 1082
<i>Rhabdochona ahuehuellensis</i> Mejía-Madrid & Pérez, 2002	900
<i>Rhabdochona canadensis</i> Moravec & Arai, 1971	756, 791, 816, 898, 899, 975, 1018, 1020, 1021
<i>Rhabdochona guerreroensis</i> Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar & Salgado-Maldonado, 2001	813, 1042
<i>Rhabdochona kidderi</i> Pearse, 1936	655, 671, 672, 712, 713, 716, 738, 757, 762, 763, 764, 802, 803, 813 899, 906, 940, 962, 972, 980, 982 983, 989, 1029, 1031, 1032, 1033

	1034, 1060, 1082, 1127
<i>Rhabdochona lichthenfelsi</i> Sánchez-Álvarez, García-Prieto & Pérez, 1998	665, 708, 710, 746, 752, 753, 785, 813, 816, 819
<i>Rhabdochona mexicana</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado-Maldonado, 2000	655, 669, 671, 710, 813, 898, 899, 940, 975, 1018, 1021, 1023, 1024, 1032, 1050, 1059
<i>Rhabdochona salgadoi</i> Caspeta-Mandujano & Moravec, 2000	1044
<i>Rhabdochona xiphophori</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado-Maldonado, 2000	756
<i>Spinitectus agonostomi</i> Moravec & Barus, 1971	813, 940
<i>Spinitectus humbertoi</i> Caspeta-Mandujano & Moravec, 2000	1044
<i>Spinitectus mexicanus</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado-Maldonado, 2000	940, 980
<i>Spinitectus osorioi</i> Choudhury & Pérez, 2001	819
<i>Spinitectus tabascoensis</i> Moravec, García-Magaña & Salgado-Maldonado, 2002	1061
<u><i>Vasorhabdochona cableai</i> Martin & Zam, 1967</u>	852

Figure legend

Fig. 1. Grid cells $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ with at least one taxa record of adult helminth parasites of freshwater fishes. Number indicates cell code in Table 1, asterisk (*) indicates cells with high values of richness, only cells with richness ≥ 12 are shown; (++) indicates centers of high endemism as determined by the WE index; (##) indicates centers of high endemism as determined by the CWE index.

Figure 1.



DISCUSIÓN GENERAL

Las cuencas seleccionadas para el presente estudio presentan características abióticas y bióticas que permiten ubicarlas en las regiones Neártica y Neotropical. La cuenca del Lerma-Santiago se ubica en la región central de México, y debido a su situación geográfica, goza de caracteres propios, con precisa delimitación volcánica, altimétrica, climatológica y geosísmica (de la Vega-Salazar, 2003); es una cuenca endorreica en su porción Lerma-Chapala y exorreica en su porción Chapala-Santiago, que fluye hacia el Océano Pacífico. Esta cuenca cuenta con un importante porcentaje de especies de peces nativas endémicas, que junto al resto de las especies muestra afinidades neárticas (Espinosa, 1993; de la Vega-Salazar, 2003). Por su parte, la cuenca del Papaloapan es una cuenca exorreica que fluye hacia el Golfo de México; está situada en el sureste de México, y junto con el río Tehuantepec al oeste y el resto de los sistemas hidrológicos hacia el sur conforma un territorio ictiográfico más o menos definido que se incluye en América Neotropical (Bonetto y Castello, 1985).

En el presente estudio se elaboraron los inventarios helmintológicos para la mayor parte de las especies de peces de las cuencas bajo estudio, sin embargo, algunas especies de peces no fueron capturadas en los distintos muestreos, permaneciendo aún desconocida su fauna helmintológica. A pesar de lo anterior, los inventarios constituyen la aproximación más exacta hasta el momento sobre los helmintos que se pueden encontrar en las regiones estudiadas, y sirvieron como base para describir el arreglo de especies de helmintos en los peces de las dos cuencas hidrológicas. Esta descripción se utilizó para encontrar diferencias entre estos arreglos en términos de la ecología de comunidades helmintológicas. Adicionalmente se efectuaron análisis biogeográficos y de diversidad que permitieron explorar en distintos ámbitos estas diferencias. La decisión de efectuar los análisis biogeográficos y de diversidad se basó en el hecho de que los organismos (parásitos y huéspedes) viven en una unidad de espacio heterogénea, con límites

geográficos y una caracterización geográfica y geomorfológica, que al igual que los propios organismos tiene una historia individual. En la composición de la fauna de una unidad de espacio interviene la aleatoriedad de la historia biogeográfica, la cual no tiene una relación lineal, sino que contiene una serie de eventos cuya trascendencia está modulada por las circunstancias ecológicas de cada momento (Halffter, 1998). Por tal razón, un análisis encaminado a elucidar patrones de estructura de las comunidades helmintológicas en cada cuenca debe considerar los eventos históricos, que ejercen influencia a una escala mayor que los efectos ecológicos, considerados más puntuales (Halffter, 1998).

El arreglo de especies de cada cuenca resultó diferente, confirmando las consideraciones previamente establecidas sobre la relativa pobreza de las comunidades helmintológicas en peces de regiones templadas (cuenca del Lerma), en relación con las de regiones tropicales (cuenca del Papaloapan). El incremento de la riqueza conforme decrece la latitud es un patrón biogeográfico ampliamente aceptado (Stevens, 1989; Rhode, 1992) que ha sido comprobado para algunos helmintos parásitos de peces marinos (Poulin y Rhode, 1997; Rhode y Heap, 1998). Sin embargo, este patrón no ha podido ser verificado para helmintos de peces dulceacuícolas. Algunos de los primeros estudios sobre comunidades helmintológicas en peces tropicales sugirieron que estos alojaban una helmintofauna más rica que las encontradas en peces de zonas templadas (Kennedy, 1995; Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997; ver también datos de Vidal-Martínez y Kennedy, 2000), pudiéndose encontrar especies de peces con una riqueza excepcionalmente alta (Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997). A pesar de estos trabajos, utilizando los datos publicados sobre los helmintos parásitos de diversos peces dulceacuícolas del mundo, Choudhury y Dick (2000) sugirieron que las comunidades de helmintos de peces tropicales no eran particularmente ricas cuando se comparaban con las de regiones templadas. Esta conclusión general fue confirmada por Poulin (2001), quien reexaminó los datos utilizados por Choudhury y Dick (2000), resolviendo

cuestiones metodológicas no contempladas por estos autores, llegando a conclusiones similares y sugiriendo incluso un patrón de riqueza latitudinal inverso al común para otros taxones.

En este sentido, lo encontrado en este trabajo parece contradecir el patrón recientemente sugerido. Sin embargo, en el caso particular de los peces de México, algunas especies tomadas en cuenta en el análisis de Choudhury y Dick (2000), fueron denominadas “tropicales” debido a que se distribuyen al sur del trópico de Cáncer, sin considerar que a pesar de su área de distribución, las afinidades biogeográficas de estos peces son Neárticas (de la Vega-Salazar, 2003). Es probable que la riqueza helmintológica de los peces tropicales se encuentre estrechamente relacionada con su dieta (Choudhury y Dick, 2000) y/o con el tamaño corporal de los huéspedes (Poulin, 2001), sin embargo, la composición helmintológica de algunas especies de ambientes tropicales como los catanes o pejelagartos (género *Lepisosteus*), parece estar más en relación con las propias afinidades biogeográficas de estos peces (holárticos), quienes a pesar de ser carnívoros y de tener en general una talla mayor que otros peces tropicales, exhiben tanto comunidades helmintológicas pobres (Vidal-Martínez, 1995; Salgado-Maldonado et al., 2004c), como taxones de helmintos especialistas de afinidad holártica, como los nemátodos del género *Cystoopsis* (Moravec y Salgado-Maldonado, 2003).

Adicionalmente, en el caso particular de las cuencas bajo estudio, la riqueza helmintológica de muchos huéspedes incluyó especies que han sido introducidas por efectos antropogénicos, por lo que constituyen un artefacto que debe tomarse en cuenta al momento de efectuar un análisis de riqueza que permita establecer patrones. La relativamente baja riqueza registrada en este estudio para la cuenca del Lerma es aun más baja, si se elimina del análisis a especies invasoras ampliamente distribuidas en la cuenca, como el céstodo *Bothriocephalus acheilognathi* o el nemátodo *Pseudocapillaria tomentosa*.

A pesar de que las cuencas bajo estudio son relativamente cercanas y de que la parte más norteña del Papaloapan se encuentra más o menos a la misma latitud que la parte sur del Lerma, es posible observar patrones de riqueza y diversidad característicos para cada región de estudio, y que coinciden con los patrones “templado” y “tropical” previamente sugeridos. Esta diferencia en riqueza entre las comunidades de helmintos de ambas cuencas fue determinante cuando los datos fueron utilizados en el trabajo de diversidad generado durante el desarrollo de este proyecto. Las diversidades alfa promedio y gamma fueron notoriamente mayores en la cuenca del Papaloapan, lo cual se refleja en el alto valor de diversidad beta para esta región. De igual forma, los arreglos de especies de helmintos de los peces de las cuencas estudiadas mostraron diferencias en la composición taxonómica, siendo más frecuente la presencia de especies en estado adulto en la cuenca del Papaloapan, algunas de ellas especialistas para sus huéspedes.

La cuestión de la riqueza en las comunidades de helmintos de peces en el Neotrópico es aún tema de debate, que para ser resuelto requiere de análisis que tomen en cuenta los distintos factores considerados por Choudhury y Dick (2000) y Poulin (2001) como el tamaño de muestra, dieta, tamaño corporal y relaciones filogenéticas del huésped, factores que en distinta medida pueden estar relacionados con las afinidades biogeográficas de los peces.

Los trabajos biogeográficos generados en este proyecto fueron una alternativa para explicar desde otro enfoque las diferencias en el arreglo de especies de helmintos de los peces de las cuencas bajo estudio. A la fecha los datos generados sobre helmintos parásitos de los peces dulceacuícolas de México han sido integrados en distintos inventarios regionales (Salgado-Maldonado, 2001a, b, 2004a, b, 2005a, b; Aguilar-Aguilar et al., 2004; ver también documento pág. 93), que han permitido iniciar diversos tratamientos desde el punto de vista biogeográfico. Esta serie de datos corresponden a prácticamente la totalidad del centro y sureste de México, por lo que su análisis integral permite proponer generalizaciones más allá de planteamientos

empíricos más bien regionales (p. ej. Pérez, 2003). Por lo anterior, en los trabajos biogeográficos se decidió incluir a todas los sistemas hidrológicos mexicanos en los que se han realizado estudios regionales, si bien la presente discusión se referirá principalmente a las cuencas del Lerma y del Papaloapan.

El primer tratamiento biogeográfico aplicado fue un análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés), el cual es un análisis que clasifica áreas de acuerdo con sus taxones compartidos mediante la solución más simple (Rosen, 1988; Crisci et al., 2000), asumiendo la existencia de una historia común para explicar los agrupamientos de áreas basados en las especies y taxones supraespecíficos compartidos (Morrone, 1994; Escalante y Morrone, 2003). El PAE aplicado utilizando a los helmintos parásitos de peces de los sistemas hidrológicos de México evidenció una historia biogeográfica diferente entre las cuencas del Papaloapan y del Lerma, al ser ubicadas en diferente posición en el cladograma resultante (Aguilar-Aguilar et al., 2003). Esta diferente historia biogeográfica se confirmó al ser incluidas nuevas regiones en el análisis, ubicándose ambas cuencas en clados diferentes, uno con marcadas afinidades neárticas y otro claramente neotropical (Aguilar-Aguilar et al., 2005). Las distintas historias biogeográficas que se pueden inferir de los resultados de cada análisis de parsimonia sugieren patrones de arreglo de especies diferentes para cada cuenca, que actuaron a nivel regional y que produjeron en cada cuenca arreglos helmintológicos distintivos.

Una vez establecida esta diferencia, se realizó un análisis de diversidad para determinar el grado de riqueza y endemismo que posee cada región. Dicho análisis confirmó que estas cuencas son de marcado interés helmintológico, pues resultaron con un grado de endemismo importante (ver documento pág. 233). Con respecto a las diferencias que pudieran evidenciarse en cada cuenca, la principal fue que la del Papaloapan mostró ser una región con alta riqueza, a diferencia de las zonas del Lerma con alto endemismo, que resultaron de una riqueza inferior. La relativa

alta riqueza observada en la cuenca del Papaloapan, en combinación con un alto grado de endemismo sugiere que los distintos taxones de helmintos de esta región se establecieron allí mediante procesos que actuaron de manera particular y que son sustancialmente diferentes a los que actuaron en la cuenca del Lerma.

Un análisis adicional centrado en las cuencas de estudio fue efectuado para determinar cuantitativamente las diferencias en riqueza y diversidad entre ambas cuencas (ver manuscrito pág. 179). El análisis confirmó que la cuenca del Papaloapan es más rica en especies que la del Lerma, y que además presenta una diversidad beta mayor, es decir, tiene un índice de reemplazamiento entre localidad y localidad más alto. A pesar de esto, los valores de diversidad beta en ambas regiones son lo suficientemente altos para ajustarse a la teoría del México betadiverso (Arita, 1993), que postula que la megadiversidad de México se debe no a localidades particularmente ricas en especies, sino a un recambio importante de taxones entre localidad y localidad.

La ubicación geográfica y topografía de México han favorecido el desarrollo de numerosos ambientes en los que se aloja un gran número de taxones, haciendo del país uno de los de mayor diversidad a nivel mundial (Mittermeier y de Mittermeier, 1992; Challenger, 1998; Ramamoorthy et al., 1998). Uno de los argumentos para explicar esta megadiversidad sugiere que en México hay taxones representativos de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, además de múltiples especies endémicas. En algunas ocasiones se ha sugerido que en el centro de México se encuentra el límite entre ambas regiones, más o menos coincidiendo con el Eje Neovolcánico (Flores-Villela y Gerez, 1988). Sin embargo, otras propuestas señalan que el territorio nacional actúa como una extensa zona de transición, donde es posible identificar una mezcla de taxones con distintas afinidades biogeográficas (Marshall y Liebherr, 2000). Con base en lo observado en los resultados de este proyecto, es posible sugerir que los taxones de

helmintos estudiados son característicos de cada una de las regiones analizadas, existiendo pocos taxones en común, los cuales están presentes en los peces de cada cuenca como fases larvarias. Por otra parte, cada cuenca, en particular la del Papaloapan, presenta taxones exclusivos que agudizan las diferencias en las producciones de cada lugar y que confirman que al menos en taxones asociados a cuerpos de agua dulce no es posible considerar la existencia de una zona de transición, existiendo diferentes afinidades en las distintas especies de cada sitio, tal como lo evidencian los peces (Álvarez y de Lachica, 1974; Díaz-Pardo et al., 1993; de la Vega-Salazar, 2003; Espinosa y Huidoboro, 2005) y ha sido recientemente sugerido para sus helmintos parásitos (Pérez, 2003; Aguilar-Aguilar et al., 2005).

El presente estudio muestra la complejidad del arreglo de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en dos regiones particulares de México. La reciente generación de datos sobre estos taxones en México (Salgado-Maldonado et al., 2001a, b, 2004a, b, c, 2005a, b; Pérez y Choudhury, 2002; Aguilar-Aguilar et al., 2004; Garrido-Olvera et al., 2004; Martínez-Aquino et al., 2004, en prensa; Sánchez-Nava et al., 2004; Caspeta-Madujano et al., 2005; Mejía-Madrid et al., 2005; Monks et al., 2005) representa una excelente oportunidad para llevar a cabo distintos tipos de análisis que complementen a los aquí presentados, y que permitan establecer patrones y procesos que contribuyan a interpretar, desde diferentes perspectivas, la compleja biota de nuestro país.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Martínez-Aquino A, Salgado-Maldonado G, González-Zamora A (2005) Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Llorente J, Morrone JJ (eds.) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 227-239.
- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Salgado-Maldonado G (2003) Parsimony analysis of endemismos (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar R, Salgado-Maldonado G, Moreno-Navarrete RG, Cabañas-Carranza G (2004) Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D (eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 261-270.
- Álvarez T, de Lachica F (1974) Zoogeografía de los vertebrados de México. En: Flores-Díaz A, González L, Álvarez T, de Lachica F (eds.) *El escenario geográfico, II*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Pp. 221-295.
- Arita H (1993) Riqueza de especies de la mastofauna de México. En: Medellín RA, Cevallos G (eds.) *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. pp. 109-128.
- Bassols BA (1977). Visión geográfica de la cuenca del Papaloapan. En: Tamayo JL, Beltrán E (eds.) *Recursos Naturales de la cuenca del Papaloapan*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. pp. 3-62.
- Bonetto AA, Castello HP (1985) *Pesca y piscicultura en aguas continentales de América Latina* (serie de biología, monografía 31). Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 114 pp.
- Bush AO, Aho JM, Kennedy CR (1990) Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evolutionary Ecology* 4: 1-20.
- Bush AO, Fernández JC, Esch GW, Seed JR (2001) *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge. 566 pp.
- Caspeta-Mandujano JM, Cabañas-Carranza G, Salgado-Maldonado G, Gosztonyi AE, Cremonte F (2005) Nematode parasites of the characid freshwater fish *Brycon guatemalensis* in the Usumacinta river, Chiapas, Mexico. *Helminthologia* 42: 41-44.
- Clench H (1979) How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of Lepidopterist's Society* 33: 216-231.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2000) *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 250 pp.

Challenger A (1998) *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. IBUNAM y CONABIO, México. 847 pp.

Choudhury A, Dick TA (1998) Patterns and determinants of helminth communities in the Acipenseridae (Actinopterygii: Chondrostei), with special reference to the lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*. *Canadian Journal of Zoology* 76: 330-349.

Choudhury A, Dick TA (2000) Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: empirical evidence. *Journal of Biogeography* 27: 935-956.

De la Vega-Salazar MY (2003) Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias* (num. 72): 20-30.

De Liberato C, Berrilli F, Di Cave D, Russo R, Tancioni L, Kennedy CR (2002) Intestinal helminths of Italian barbel, *Barbus tyberinus* (Cypriniformes: Cyprinidae), from the Tiber river and first report of *Acanthocephalus clavula* (Acanthocephala) in the genus *Barbus*. *Folia Parasitologica* 49: 246-248.

Díaz-Pardo E, Godínez-Rodríguez MA, López-López E, Soto-Galera E (1993) Ecología de los peces de la cuenca del Río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 39: 103-127.

Dirzo R, González-Soriano E, Vogt RC (1997) Introducción general. En: González-Soriano E., Dirzo R, Vogt RC (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México. pp. 3-6.

Ergens R (1969) The suitability of ammonium-picrate in preparing slides of lower Monogonoidea. *Folia Parasitologica* 16: 320.

Escalante T (2003) ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos* 52: 53-56.

Escalante T, Morrone JJ (2003) ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos?. En: Morrone JJ, Llorente J (eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 167-172

Espinosa PH (1997) Introducción a los peces de Los Tuxtlas. En: González-Soriano E., Dirzo R, Vogt RC (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y CONABIO, México. 441-450.

Espinosa PH, Fuentes P, Gaspar MT, Arenas V (1998). Notas acerca de la ictiofauna mexicana. En: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds.). *Diversidad Biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM. 227-249.

Espinosa PH, Gaspar MT, Fuentes P (1993) *Los peces dulceacuícolas mexicanos*. Listados faunísticos de México. Instituto de Biología, UNAM, México. 99pp.

- Espinosa PH, Huidoboro CL (2005) Ictiogeografía de los peces dulceacuícolas de la vertiente del Golfo de México. En: Llorente J, Morrone JJ (eds.) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 295-318.
- Espinosa-Huerta E, García-Prieto L, Pérez PG (1996) Helminth community structure of *Chirostoma attenuatum* (Osteichthyes: Atherinidae) in two Mexican lakes. *Southwestern Naturalist* 41: 288-292.
- Flores-Villela O, Gerez P (1988) *Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso de suelo*. INIREB-Conservation International, México. 302 pp.
- Fuentes P, Espinosa PH (1997). Peces de agua dulce y estuarinos. En: González-Soriano E, Dirzo R, Vogt RC (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y CONABIO, México. pp. 457-461.
- Garrido-Olvera L, García-Prieto L, Mendoza B (2004) Helminth parasites of the Pacific fat sleeper, *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844) (Osteichthyes: Eleotridae) from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. *American Midland Naturalist* 151: 165-169.
- Groenewold S, Berghahn R, Zander CD (1996) Parasite communities of four fish species in the Wadden Sea and the role of fish discarded by the shrimp fisheries in parasite transmission. *Hergoländer Meeresunters* 50: 69-85.
- Guégan JF, Kennedy CR (1993) Maximum local helminthes parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis. *Parasitology* 106: 91-100.
- Halfpter G (1998) Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. En: Halfpter (comp.) *La Diversidad Biológica de Iberoamérica II. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*. Instituto de Ecología A. C., Xalapa. pp. 3-17.
- Hanski I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hartvigsen R, Halvorsen O (1993) Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology* 106: 101-105.
- Hartvigsen R, Halvorsen O (1994). Spatial patterns in the abundance and distribution of parasites of freshwater fish. *Parasitology Today* 10: 28-31.
- Holmes, JC, Price PW (1986) Communities of Parasites. En : Kikkawa J, Anderson DJ (eds.) *Community Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Londres. p. 187-213.
- Jiménez, EJ, Juárez JC (2005) *Guía para el viaje de estudio desde la región biogeográfica neoártica hasta la neotropical 3ª ed.* Ediciones del Laboratorio de Vertebrados, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 45 pp.
- Kennedy CR (1978a) An analysis of metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. *Journal of Fish Biology* 13: 255-263.

- Kennedy CR (1978b) The parasite fauna of the resident charr *Salvelinus alpinus* from Arctic islands, with special reference to Bear Island. *Journal of Fish Biology* 13: 457-466.
- Kennedy CR (1990) Helminthes communities in freshwater fish: structure communities of stochastic assemblages?. En: Esch GW, Bush AO, Aho JM (eds.) *Parasite communities patterns and processes*. Chapman and Hall, London. 131-156.
- Kennedy CR (1993) The dynamics of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in a small stream: long-term changes in richness and structure. *Parasitology* 107: 71-78.
- Kennedy CR (1995) Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia. *Parasitology* 111: 233-245.
- Kennedy CR (1997) Long term and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminth communities in eels (*Anguilla anguilla*) of an isolated English river. *Folia Parasitologica* 44: 267-273.
- Kennedy CR (2001) Metapopulations and community dynamics of helminth parasites of eels *Anguilla anguilla* in the River Exe system. *Parasitology* 122: 689-698.
- Kennedy CR, Bush AO (1994) The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a stranger land. *Parasitology* 109: 187-196.
- Kennedy CR, Guégan JF (1994) Regional versus local helminthes parasite richness in British freshwater fish: saturate or unsaturate parasite communities?. *Parasitology* 109:175-185.
- Kennedy CR, Hartvigsen RA (2000) Richness and diversity of intestinal metazoan communities in brown trout *Salmo trutta* compared to those of eels *Anguilla anguilla* in their European heartlands. *Parasitology* 121: 55-64.
- Koleff P, Moreno E (2005) Áreas protegidas de México: Regionalización y representación de la riqueza. En: Llorente J, Morrone JJ (eds.) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 351-373.
- Krebs CJ (1985) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco. 695 pp.
- Leong TS, Holmes JC (1981) Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *Journal of Fish Biology* 18: 693-714.
- López-López E, Díaz-Pardo E (1991) Cambios distribucionales en los peces del río de La Laja (Cuenca Río Lerma), por efecto de disturbios ecológicos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 35: 91-116.
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres. 179 pp.

- Margolis L, Esch GW, Holmes JC, Kuris AM, Schad GA (1982) The use of ecological terms in Parasitology (Report of an *ad hoc* committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Marshall CJ, Liebherr JK (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Martín del Campo R (1938) Nota acerca de algunos peces del Lago de Catemaco. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* 9: 225-226.
- Martínez-Aquino A, Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R, Cabañas-Carranza G, Ortega-Olivares MP (2004) Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 889-890.
- Mejía-Madrid H, Domínguez O, Pérez G. (2005) Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Mexico with biogeographical considerations. *Comparative Parasitology* 72: 200-211.
- Miller RR (1986) Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 30: 121-153.
- Miller RR, Smith ML (1986) Origin and geography of the fishes of Central Mexico. En: Hocutt CH, Wiley EO (eds.). *The zoogeography of North American freshwater fishes*. John Wiley and Sons Inc., New York. 487-456.
- Miller RR, Van Conner J (1997) Peces de Catemaco. En: González-Soriano E, Dirzo R, Vogt RC (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y CONABIO, México. 451-456.
- Mittermeier RA, de Mittermeier CG (1992) La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán J, Dirzo R (eds.) *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México. 63-73.
- Miranda F (1948) Datos sobre la vegetación en la cuenca alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* 19: 333-364.
- Monks S, Zárate-Ramírez VR, Pulido-Flores G (2005) Helminths of freshwater fishes from the Meztitlán Canyon Reserve of the Biosphere, Hidalgo, Mexico. *Comparative Parasitology* 72: 212-219.
- Moravec F, Salgado-Maldonado G (2003) *Cystoopsis attractostei* n. sp. (Nematoda: Cystoospiidae) from the subcutaneous tissue of the tropical gar, *Atractosteus tropicus* (Pisces), in Mexico. *Journal of Parasitology* 89: 137-140.
- Moreno CE (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 84 pp.

- Morrone JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone JJ (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 148 pp.
- Muzzall PM (1999) Nematode parasites of yellow perch, *Perca flavescens*, from the Laurentian Great Lakes. *Journal of Helminthological Society of Washington* 66: 115-122.
- Norton J, Lewis JW, Rollinson D (2003) Parasite infracommunity diversity in eels: a reflection of local component community diversity. *Parasitology* 127: 475-482.
- Odum EP (1978) *Ecología*. CECSA, México. 169 pp.
- Pérez, PG (2003) Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of Mexico: insights from host-parasite systems. *Journal of Parasitology* 89(Suppl.): S126-S133.
- Pérez PG, Choudhury A (2002) Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10-19.
- Pérez PG, García-Prieto L, León Regagnon V, Choudhury A (2000) Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. *Journal of Fish Biology* 57: 303-325
- Poulin R (1995) Phylogeny, Ecology, and the Richness of Parasite Communities in Vertebrates. *Ecological Monographs* 65: 283-302.
- Poulin R (1998) Comparison of the three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84: 485-490.
- Poulin R (2001) Another look at the richness of helminth communities in tropical freshwater fish. *Journal of Biogeography* 28: 737-743.
- Poulin R (2004) Parasite species richness in New Zealand fishes: a grossly underestimated component of biodiversity? *Diversity and Distributions* 10: 31-37.
- Poulin R, Morand S (2000) The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75: 277-293.
- Poulin R, Rohde K (1997) Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia* 110: 278-283.
- Price PW (1984) Alternative paradigms in community ecology. En : Price PW, Slobodchikoff CN, Gaud WS (eds.) *A new Ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York. p. 353-383.
- Price PW, Clancy KM (1983) Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *Journal of Parasitology* 69: 449-454.

Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (1998) Introducción. En: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds.) *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México. pp. xxi-xxxii.

Revel-Mouroz, J (1980) *Aprovechamiento y colonización del trópico húmedo mexicano*. Fondo de Cultura Económica, México. 391 pp.

Reséndez-Medina A, Kobelkowsky DA (1991) Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México. *Universidad y Ciencia* 8: 91-110.

Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.

Rodríguez LT, Morales RM, Sánchez VA (1995) Presa Cerro de Oro (Miguel de la Madrid Hurtado). En: De la Lanza-Espino G, García-Calderón JL (eds.). *Lagos y Presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, México. pp. 243-259.

Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.

Rhode K, Heap M (1998) Latitudinal differences in species and community richness and in community structure of metazoan endo- and ectoparasites of marine teleost fish. *International Journal of Parasitology* 28: 461-474.

Romero H (1965) Catálogo sistemático de los peces del Alto Lerma con descripción de una nueva especie. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 14: 47-80.

Rosen BR (1988) From fossils to Earth history: applied historical biogeography. En: Myers A, Giller PS (Eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres. pp. 437-481.

Salgado-Maldonado G (1993). Ecología de helmintos parásitos de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) (Pisces: Cichlidae) en la Península de Yucatán, México. Tesis Doctoral. CINVESTAV, IPN, Unidad Mérida, México.

Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Mendoza-Palmero C (2005a) Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico. *Parasitology Research* 96: 69-89.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Brailovsky D, Báez-Valé R (2001a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 196-203.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Caspeta-Mandujano JM, Moreno-Navarrete RG, Sánchez-Nava P, Aguilar-Aguilar R (2001b) A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 204-218.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López R, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, Mercado-Silva N (2004a) Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71:190-202.

Salgado-Maldonado G, García Aldrete AN, Vidal-Martínez VM (eds.) (2000) *Metazoan parasites in the Neotropics: A systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, UNAM, México. 310 pp.

Salgado-Maldonado G, Kennedy CR (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, Mercado-Silva N, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Aguilar R, Íñiguez-Dávalos LI (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, Moravec F, Cabañas-Carranza G, Aguilar-Aguilar R, Sánchez-Nava P, Báez-Valé R, Scholz T (2004c) Helminth parasites of the tropical gar, *Atractosteus tropicus* Gill from Tabasco, Mexico. *Journal of Parasitology* 90: 260-265.

Salgado-Maldonado G, Pineda-López R, García-Magaña L, López-Jiménez S, Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo L (2005b) Helminthos parásitos de peces dulceacuícolas. En Bueno J, Álvarez F, Santiago S (Eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Instituto de Biología, UNAM-conabio, México. pp. 145-166.

Sánchez-Nava P, Salgado-Maldonado G, Soto-Galera E, Jaimes-Cruz B (2004). Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the upper Lerma river subbasin, Mexico. *Parasitology Research* 93:396-402.

Sánchez-Ramírez C, Vidal-Martínez VM (2002) Metazoan parasite infracommunities of Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) from the coast of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology* 88: 1087-1094.

Sanmartin ML, Alvarez MF, Peris D, Iglesias R, Leiro J (2000) Helminth parasite communities of the conger eel in the estuaries of Arousa and Muros (Galicia, north-west Spain). *Journal of Fish Biology* 57: 1122-1133.

Sardella NH, Timi JT (1996) Parasite communities of *Merluccius hubbsi* from the Argentinian-Uruguayan common fishing zone. *Fisheries Research* 27: 81-88.

Sasal P, Morand S (1998). Comparative analysis: a tool for studying monogenean ecology and evolution. *International Journal for Parasitology* 28: 1637-1644.

Secretaría de Recursos Hidráulicos (S. R. H.) (1968) Información regional. Plan Lerma. Asistencia Técnica. Guadalajara, Jalisco, México. 91 pp.

Secretaría de Recursos Hidráulicos (S. R. H.) (1974) Resumen de las condiciones actuales del río Lerma. S. R. H., Subsecretaría de Construcción. Dirección General de Irrigación y Control de ríos, México. 54 pp.

Sevilla ML (1977) Fauna acuática. En: Tamayo JL, Beltrán E (eds.). *Recursos Naturales de la cuenca del Papaloapan*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. pp. 433-454.

Simberloff D, Moore J (1997) Community ecology of parasites and free-living animals. En: Clayton DH, Moore J, (eds.) *Host-Parasite Evolution: General principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford. pp. 174-197.

Steel RGD, Torrie JH (1980) Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. McGraw-Hill Inc., Tokio. 633 pp.

Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.

Sures B, Knopf K, Würtz J, Hirt J (1999) Richness and diversity of parasite communities in European eels *Anguilla anguilla* of the River Rhine, Germany, with special reference to helminth parasites. *Parasitology* 119: 323-330.

Toft CA (1986) Communities of species with parasitic life-styles. En: Diamond J, Case TJ (eds.). *Community Ecology*. Harper –Row Publisher, Nueva York. p. 445-463.

Torres-Orozco R (1991) *Los peces de México*. AGT Editor, México. 235 pp.

Torres-Orozco R, Jiménez-Sierra C, Buen Abad JL, Pérez-Rojas A (1997) Limnología. En: González-Soriano E., Dirzo R, Vogt RC (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y CONABIO, México. 33-41.

Torres-Orozco R, Pérez-Rojas A (1995) El Lago de Catemaco. En: De la Lanza-Espino G, García-Calderón JL (eds.). *Lagos y Presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, México. pp. 155-175.

Underwood AJ (1986) What is a Community? En: Raup DM, Jablonski D (eds.) *Patterns and Processes in the History of Life*. Springer-Verlag, Berlin. p. 351-367.

Vidal-Martínez VM (1995) Processes structuring the helminth communities of native cichlid fishes from southern Mexico, PhD Thesis, University of Exeter, Exeter.

Vidal-Martínez VM, Kennedy CR (2000a) Potential interactions between the intestinal helminths of the cichlid fish *Cichlasoma synspilum* from southeastern Mexico. *Journal of Parasitology* 86: 691-695.

Vidal-Martínez VM, Kennedy CR (2000b) Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of Neotropical cichlid fishes. En: Salgado-Maldonado G, García-Aldrete AN,

Vidal-Martínez VM (eds.) *Metazoan parasites in the Neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, UNAM, México. p. 227-290.

Vidal-Martínez VM, Kennedy CR, Aguirre-Macedo ML (1998) The structuring process of the macroparasite community of an experimental population of *Cichlasoma urophthalmus* through time. *Journal of Helminthology* 72: 199-207.

Vidal-Martínez VM, Poulin R (2003) Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish hosts. *Parasitology* 127: 387-398.

Vidal-Martínez VM, Salgado-Maldonado G (2000) Introduction. En: Salgado-Maldonado G, García-Aldrete AN, Vidal-Martínez VM (eds.) *Metazoan parasites in the Neotropics: a systematic and ecological perspective*. Instituto de Biología, UNAM, México. p. 227-290.

Weichman MA, Janovi JJr. (2000) Parasite community structure in *Pimephales promelas* (Pisces: Cyprinidae) from two converging streams. *Journal of Parasitology* 86: 654-656.

Windsor DA (1995) Editorial. Equal rights for parasites. *Conservation Biology* 9: 1-2.

Windsor DA (1998) Most of species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28: 1939-1941.

APÉNDICE I. Ictiofauna de las cuencas bajo estudio.

El origen de la biota mexicana está ampliamente relacionado con la compleja historia geológica del territorio, y de acuerdo con Espinosa et al. (1998), esta historia también ha desempeñado un papel central en la evolución de los peces del país. La mayoría de los peces epicontinentales de México tienen un origen oceánico (Miller y Smith, 1986), y están relacionados con la fauna ictiológica norteamericana, mostrando vínculos limitados con linajes sudamericanos debido a que los intercambios con la región austral del continente no tuvieron lugar hasta que se formó el puente terrestre centroamericano, hace unos cinco millones de años (Challenger, 1998). Miller y Smith (1986), mencionaron que la distribución de los grupos mayores de peces de México Central se corresponde más estrechamente con características geológicas antiguas que con patrones hidrológicos modernos. Así, la mayoría de los peces de agua dulce de México tuvieron su origen en los océanos, y se adaptaron a los ambientes acuáticos continentales y estuarinos que sustituyeron a los antiguos mares epicontinentales durante el periodo geológico en que éstos se retiraban del territorio continental de México (Espinosa et al., 1993).

Los peces que habitan los cuerpos de agua de las cuencas Lerma-Santiago y Papaloapan han sido objeto de distintos estudios ictiológicos (Martín del Campo, 1938, Romero, 1965; Sevilla, 1977; López-López y Díaz Pardo, 1991; Díaz-Pardo et al., 1993; Espinosa, 1997; Miller y Van Conner, 1997; Fuentes y Espinosa, 1997). Estos trabajos, más bien regionales, junto con los de amplia cobertura realizados por Miller (1986) y Espinosa et al. (1993), proporcionan un conocimiento general de la diversidad de peces de ambas regiones, evidenciando la presencia de numerosas especies. La cuenca del Lerma-Santiago presenta diversas especies de peces pertenecientes a las familias: Atherinidae, Catostomidae, Centrarchidae, Cichlidae, Cyprinidae, Eleotridae, Gobiesocidae, Goodeidae, Ictaluridae, Mugilidae, Petromyzontidae, Poecilidae y

Salmonidae. Por su parte, en la cuenca del Papaloapan habitan peces pertenecientes a las familias Ariidae, Atherinidae, Belonidae, Catostomidae, Cichlidae, Clupeidae, Cyprinidae, Cyprinodontidae, Characidae, Eleotrididae, Gobiidae, Ictaluridae, Lepisosteidae, Mugilidae, Pimelodidae, Poecilidae, Sciaenidae y Synbranchidae. En ambas cuencas se han introducido artificialmente distintas especies de carpas (Cyprinidae) y tilapias (Cichlidae), que ahora son frecuentes en los cuerpos de agua de estas regiones.

Los endemismos en los peces de cuerpos de agua de México son relativamente frecuentes. El gran número de taxones autóctonos entre los peces mexicanos sugiere una evolución local de importancia, producto de la variedad y aislamiento de las cuencas del país (Torres-Orozco, 1991), así como de la fragmentación y aislamiento de los sistemas acuáticos, y las características geográficas, geológicas y ecológicas locales, que en conjunto han contribuido al desarrollo de endemismos (Espinosa et al., 1998). Particularmente, la cuenca del Lerma-Santiago es un centro de endemismo de peces muy importante, en esta cuenca se encuentran 18 especies endémicas del género *Chirostoma* (Atherinidae), 35 de la familia Goodeidae, siete del género *Algansea* y una de *Yuriria* (Cyprinidae) (Díaz-Pardo et al. 1993). El porcentaje de especies endémicas de la cuenca es del 58% (Miller, 1986) o del 66% de acuerdo con Espinosa et al., (1998). Por su parte la cuenca del río Papaloapan también cuenta con un importante porcentaje de especies endémicas de peces, Miller (1986) enlista 12 especies endémicas de peces, incluyendo seis de la familia Poecilidae y otras más de Characidae, Atherinidae, Cichlidae, y Pimelodidae, que corresponden al 21% de las especies presentes en la cuenca (Miller, 1986; Espinosa, et al., 1998; de la Vega-Salazar, 2003).

APÉNDICE II. La cuenca del Lerma-Santiago

La cuenca Lerma-Chapala-Santiago es una extensa región de 129 125 km² que abarca el norte de los estados de México y Michoacán, el oeste de Querétaro, gran parte de Guanajuato, Jalisco, Aguascalientes, el sur de Zacatecas y las partes media de Nayarit y sureste de Durango. La cuenca propiamente dicha comienza en la Laguna de Almoloya, Estado de México, que se encuentra en el amplio Valle de Toluca; en esta parte la cuenca es bastante angosta para después entrar a la extensa zona del Bajío, en donde alcanza su mayor anchura, posteriormente se va reduciendo conforme se dirige a la región costera, donde se estrecha bruscamente siguiendo el curso del río Santiago hasta su desembocadura en el Océano Pacífico. Al inicio de la cuenca la altura es de 2750 msnm, las partes más altas ubicadas en el Estado de México son de 4000 msnm y descienden hasta 1750 m cerca del Lago de Chapala. Siguiendo hacia el oeste noroeste, la cuenca desciende paulatinamente hasta los 1000 m en el lecho del río Santiago. Al norte de esta región, y sirviendo de límite a la cuenca, se encuentra la Sierra Madre Occidental con elevaciones de 2500 a 3000 m. El límite sur de la cuenca lo determina el Eje Neovolcánico, que tiene una orientación este-oeste, con alturas que van de 2500 a 3000 m. Finalmente, la cuenca se estrecha bruscamente en su extremo occidental a corta distancia de su desembocadura.

Por su extensión y por su fisiografía, la cuenca se ha dividido en dos subcuencas: la del río Santiago y la del río Lerma (S. R. H., 1968). A su vez, la subcuenca del Santiago se dividió en seis regiones y la subcuenca del Lerma en cinco (S. R. H., 1968). Posteriormente, basándose en características ambientales, de altitud, temperatura, oxígeno, pH, e ictiología, Díaz-Pardo et al. (1993) dividieron a la subcuenca del Lerma en tres secciones: Alto, Medio y Bajo Lerma.

En el área geográfica que ocupa el Lerma-Santiago se pueden distinguir tres climas fundamentales: el de selva tropical caducifolia en la planicie costera, donde se localiza la región más occidental de la cuenca; el clima seco que prevalece en el borde norte y noroeste y el clima

templado de la región centro y sur. En toda el área de la cuenca las lluvias son de mayo a octubre, siendo el invierno seco.

Las fuentes del río Lerma se encuentran en las que fueran las Lagunas del Lerma, situadas al oriente de Toluca y al suroeste del Valle de México, abastecidas por importantes manantiales, entre ellos el de Almoloya del Río. Actualmente todos ellos son aprovechados para el abastecimiento de agua a la Ciudad de México (S. R. H., 1968). En su transcurso el Lerma pasa por distintas depresiones que actualmente se han convertido en presas, hasta llegar a una serie de rápidos que es el inicio de la región del Bajío. Es en esta zona donde el río Lerma recibe sus principales afluentes: los ríos de La Laja, Silao y Turbio (S. R. H., 1968), tras los cuales el río se dirige hacia el Lago de Chapala. La subcuenca del Lerma se caracteriza por poseer importantes cuerpos de agua naturales como los lagos de Chapala, Pátzcuaro, Cuitzeo, Yuriria, Zirahuén, entre otros. Además se pueden encontrar distintos manantiales, así como numerosas presas que capturan la corriente principal como la Antonio Alzate, Ignacio Ramírez, Ignacio Allende, La Biznaga, etc. (S. R. H., 1968, 1974). Después del Lago de Chapala, el río Lerma continúa hacia el mar, pero ahora con el nombre de Río Grande de Santiago. Los afluentes principales de este río se encuentran por el margen derecho y son los ríos Verde, Juchipila, Bolaños y Huaynomota. El río Santiago entra después a la planicie costera para desembocar en el Océano Pacífico. En esta subcuenca se encuentra la presa Aguamilpa.

APÉNDICE III. La cuenca del Papaloapan

La cuenca del Papaloapan ocupa 46 517 km² repartidos desigualmente entre los estados de Veracruz, Oaxaca y Puebla. Abarca, al norte la zona de Orizaba-Córdoba, al oeste el gran valle interior de Oaxaca, desde Tehuacán hasta Ixtlán de Juárez, la Sierra Madre de Oaxaca y una parte de la Mixteca, y al este los contrafuertes de los Tuxtlas (Revel-Mouroz, 1980). Por esta cuenca pasa la segunda corriente fluvial más importante del país, sólo superada por el sistema hidrológico del Grijalva-Usumacinta. La corriente principal de la cuenca es el río Papaloapan, que nace en la Sierra de Juárez y con diferentes nombres desciende hacia la planicie recibiendo numerosos afluentes. Después de unirse al río Usila, se une con el Santo Domingo, proveniente de Pico de Orizaba y Tehuacan (Jiménez y Juárez, 2005). En este punto las aguas de ambos ríos forman la presa Cerro de Oro o Miguel de la Madrid Hurtado (Rodríguez et al., 1995). La corriente que se libera de la presa es conocida como Santo Domingo, y al pasar por la ciudad de Tuxtepec recibe el nombre de río Papaloapan, que unido a los ríos Valle Nacional y Tonto (éste último es el principal alimentador de la presa Temascal o Miguel Alemán), sigue su curso hacia el estado de Veracruz (Jiménez y Juárez, 2005). En su trayecto hacia el mar se unen al río numerosos arroyos y ríos medianos como el San Juan Evangelista, proveniente de Los Tuxtlas y que se une al Papaloapan casi enfrente de la ciudad de Tlacotalpan. Al final de su recorrido, el Papaloapan desemboca al Golfo de México en la Laguna de Alvarado, en el estado de Veracruz. Dicha Laguna tiene una longitud aproximada de 27 km por unos 5 km de anchura y una profundidad promedio de 2 m en la región central (Reséndez-Medina y Kobelkowsky, 1991).

Geográficamente la cuenca queda localizada entre los 17° y 19° de latitud norte y entre los meridianos 95° y 97° 40' de longitud oeste (ver mapa en Bassols, 1977). Generalmente la cuenca se divide en dos regiones principales: Alto y Bajo Papaloapan, cuya división en un principio fue definida en la cota de los 100 msnm, pero que posteriormente fue establecida siguiendo los

límites naturales de la franja transicional del bosque de niebla, entre los 800 y 1000 msnm (Bassols, 1977). El bajo Papaloapan ocupa toda la planicie costera más la parte anterior y media de la vertiente exterior, comprendiendo buena parte de Oaxaca y de la región noroccidental de Veracruz, y está caracterizado por una banda de tierras-bajas-valles, terrazas, planicies y colinas con menos de 200 m de altura (Revel-Mouroz, 1980). En esta parte de la cuenca las precipitaciones son superiores a los 2000 mm y permiten el desarrollo de selva tropical perenne por todas partes, excepto en la región central del istmo, donde la disminución de las precipitaciones y la presencia de suelos calcáreos hacen surgir la selva tropical decidua (Revel-Mouroz, 1980). El clima de esta región varía según la zona; en los humedales del Papaloapan, San Vicente y San Juan, el clima es subhúmedo con lluvias en verano, temperatura media anual de 24-28 °C; mientras que la zona de Los Tuxtlas tiene clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, cálido húmedo con lluvias todo el año, y cálido subhúmedo con lluvias en verano, temperatura media anual de 18-26 °C, presenta de noviembre a enero vientos del norte y el resto del año del noreste.

La parte alta de la cuenca del Papaloapan abarca aproximadamente 47% de la superficie de la cuenca, y está limitada al occidente por el borde de la mesa y sierra mixtecas, y al oriente por la Sierra de Juárez y las sierras que la prolongan al norte hasta las cercanías del pico de Orizaba (Miranda, 1948). Una gran parte se localiza en las tierras altas de la extensa Sierra Madre de Oaxaca, que es una continuación hacia el sur de la Cordillera Neovolcánica y donde destaca una depresión que lleva por nombre Cañada Poblano-Oaxaqueña. La cuenca alta del Papaloapan es una región árida, en algunos casos semidesértica debido a las altas temperaturas y a la gran sequedad de la región, que presenta hacia el fondo de la depresión (546 msnm) un precipitación anual de 298 mm, mientras que en la parte alta de los declives el clima se vuelve más templado y

húmedo, presentando hacia los 1886 m de altitud un precipitación anual de unos 1000 mm (Miranda, 1948).

Una región particular incluida en la cuenca del Papaloapan es la región de Los Tuxtlas, que es una serie de montañas de origen volcánico, aisladas de otras zonas montañosas de elevación significativa, que abarcan un área de unos 90 por 50 km aproximadamente (Dirzo et al., 1997). En el área existen numerosos cuerpos de agua (Torres-Orozco et al., 1997), entre los que se encuentra el mayor cuerpo de agua natural de la cuenca: el Lago de Catemaco, que tiene como principal tributario al río Cuetzalapan, el cual penetra por el margen sureste (Miller y Van Conner, 1997), y que drena por el noreste a través del río Grande de San Andrés, que finalmente se une con el Papaloapan (Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 1995).