



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**DIVERSIDAD ENDOPARASITARIA Y SU INFLUENCIA EN LAS INTERACCIONES TRÓFICAS DEL CAZÓN *Rhizoprionodon terraenovae* EN LAS COSTAS DE CAMPECHE: USO DE  $\delta^{13}\text{C}$  Y  $\delta^{15}\text{N}$  PARA LA EVALUACIÓN DEL SISTEMA PARÁSITO-HOSPEDERO.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**JOSÉ DE JESÚS SANDOVAL INTERIÁN**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. YASSIR EDÉN TORRES-ROJAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, PESQUERIAS Y OCEANOGRAFÍA DEL GOLFO DE MEXICO, CAMPECHE.

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. MARÍA AMPARO RODRÍGUEZ-SANTIAGO  
CONACyT, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL CARMEN, CIUDAD DEL CARMEN  
DR. XAVIER CHIAPPA-CARRARA  
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN SISAL. UNAM  
**SISAL, YUCATÁN, JUNIO 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**DIVERSIDAD ENDOPARASITARIA Y SU INFLUENCIA EN LAS INTERACCIONES TRÓFICAS DEL CAZÓN *Rhizoprionodon terraenovae* EN LAS COSTAS DE CAMPECHE: USO DE  $\delta^{13}\text{C}$  Y  $\delta^{15}\text{N}$  PARA LA EVALUACIÓN DEL SISTEMA PARÁSITO-HOSPEDERO.**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**JOSÉ DE JESÚS SANDOVAL INTERIÁN**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. YASSIR EDÉN TORRES-ROJAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, PESQUERIAS Y OCEANOGRAFÍA DEL GOLFO DE MEXICO, CAMPECHE.

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. MARÍA AMPARO RODRÍGUEZ-SANTIAGO  
CONACyT, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL CARMEN, CIUDAD DEL CARMEN, CAMPECHE.  
DR. XAVIER CHIAPPA-CARRARA  
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN SISAL. UNAM

**SISAL, YUCATÁN, JUNIO 2019**

## **Agradecimientos**

Al Posgrado de Ciencias de Mar y Limnología, por abrirme las puertas y ser parte de la máxima casa de estudios de México, la UNAM.

Al CONACyT por haberme otorgado la beca para la realización de la presente investigación.

Al proyecto PRODEP con número de oficio DSA/103.5/15/7107 en la convocatoria 2015 “Apoyo a la incorporación de NPTC” titulado: “VARIACIÓN TEMPORAL Y HÁBITOS ALIMENTICIOS DEL CAZÓN *Rhizoprionodon terraenovae* EN LAS COSTAS DE CAMPECHE, MÉXICO”.

Al Laboratorio de Patología Acuática y la Dra. Leopoldina Aguirre-Macedo del CINVESTAV-IPN Unidad Mérida, por sus consejos y brindarme un espacio para la preparación e identificación de las muestras.

Al Dr. Yassir Edén Torres-Rojas, por su amistad, paciencia y por la pasión con que transmite sus conocimientos y enseñanzas.

A los Dres. Amparo Rodríguez-Santiago y Xavier Chiappa-Carrara por sus observaciones, paciencia, conocimientos y tiempo invertido en la elaboración del documento.

Al Dr. Oscar Méndez, que, a pesar de la distancia, siempre brindó apoyo incondicional y su amistad, al compartir una misma pasión, la parasitología.

## Dedicatoria

*Me harían falta páginas para agradecer a cada una de las personas que han sido parte de este pequeño viaje, por lo que primeramente quiero reconocer el apoyo incondicional de mi familia, por ser uno de los pilares más importantes de mi vida. A mis amigos (a cada uno de ellos, ustedes saben quienes son), quienes me han apoyado completamente en cada decisión tomada y me enseñaron a no rendirme por más complicado que sea el camino a la meta, gracias totales.*

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
1.2. Planteamiento del Problema	8
<b>II. MARCO TEÓRICO</b>	<b>12</b>
2.1. Isótopos Estables	12
2.1.1. Fundamentos Básicos	12
2.1.2. Notación, unidades de medición y terminología	13
2.1.3. Fuentes primarias de carbono y nitrógeno en los ecosistemas marinos.	14
2.1.3.1. Nitrógeno	15
2.1.3.1. Carbono	15
2.1.4. Características de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para determinar interacciones tróficas.	16
2.2. Importancia del parasitismo	17
2.2.1. Aspectos generales y clasificación de los helmintos	18
2.2.1.1. Céstodos	19
2.2.1.1.2. Ciclo de vida	21
2.2.1.2. Nemátodos	22
2.2.1.2.1. Ciclo de vida	23
2.2.1.3. Acantocéfalos	24
2.2.1.3.1. Ciclo de vida	26
2.2.2. Coevolución y biogeografía de los parásitos	27
2.3. Aspectos generales de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	28
2.4. Barreras biogeográficas y la distribución de especies.	30
<b>III. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN</b>	<b>32</b>
<b>IV. HIPÓTESIS GENERAL</b>	<b>33</b>
A. 4.1. Hipótesis particulares	33
<b>V. OBJETIVO GENERAL</b>	<b>34</b>
5.1. <i>Objetivos Específicos</i>	34
<b>VI. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>35</b>
6.1. Área de estudio	35
6.1.1. Características de la zona	35
6.2. Trabajo de campo.	37
6.3. Trabajo de laboratorio	38
6.3.1. Análisis helmintológico	38
6.3.1.1. Tinción y aclaración de endoparásitos	38
6.3.1.2. Identificación de endoparásitos.	39

6.4.	Análisis de isótopos estables	40
6.4.1.	Preparación de muestras.	40
6.5.	Trabajo de gabinete.	42
6.5.1.	Prevalencia	42
6.5.2.	Intensidad Media	42
6.5.3.	Abundancia	43
6.5.4.	Diversidad endoparasitaria	43
6.5.5.	Relación C:N y correcciones matemáticas.	44
6.5.6.	Amplitud, traslape y posición trófica.	45
6.5.7.	Correlaciones de Spearman	46
6.5.8.	MixSIAR	47
<b>VII.</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>48</b>
7.1.	Generalidades	48
7.2.	Fauna parasitaria	49
7.2.1.	Parámetros de infección (prevalencia, intensidad media y abundancia)	49
7.2.2.	Identificaciones taxonómicas	50
7.2.2.1.	Céstodos	50
7.2.2.2.	Nemátodos	60
7.2.2.3.	Acantocéfalos	62
7.3.	Isótopos estables	64
7.3.1.	Relación C:N	65
7.3.2.	Correcciones matemáticas	67
7.3.3.	Composición isotópica de tejidos	67
7.3.4.	Composición isotópica por sexo	69
7.3.5.	Estado ontogénico.	69
7.3.6.	Amplitud y traslape isotópico	70
7.3.7.	Posición Trófica de <i>R. terraenovae</i>	73
7.3.8.	Correlación entre la diversidad endoparasitaria vs composición isotópica	73
7.3.9.	Interacción parásito hospedero (modelo de mezcla)	75
<b>VIII.</b>	<b>DISCUSIÓN</b>	<b>77</b>
8.1.	Fauna parasitaria	77
8.2.	Análisis de isótopos estables	79
8.2.1.	Relación C:N	79
8.2.2.	Composición isotópica	80
8.2.3.	Correlación entre la diversidad ( <sup>1</sup> H) y composición isotópica	83
8.2.4.	Interacción parásito-hospedero	84
<b>IX.</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>86</b>
<b>X.</b>	<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>88</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Breve clasificación de los helmintos, tomado y modificado de WoRMS ( <a href="http://www.marinespecies.org">http://www.marinespecies.org</a> ) .....	19
<b>Figura 2.</b> Estructuras básicas de un céstodo (Tomado y modificado de Brusca y Brusca, 2003). .....	20
<b>Figura 3.</b> Ciclo de vida de un céstodo típico (Tomado y modificado de Sakanari y Moser, 1989). .....	21
<b>Figura 4.</b> Estructuras internas de un nemátodo macho y hembra (Tomado y modificado de Caspeta-Mandujano et al., 2009). .....	23
<b>Figura 5.</b> Ciclo de vida de un nemátodo ( <i>Hysterothylacium aduncum</i> ). Los primeros hospederos (A) están infectados con larvas de tercer estadio; los hospederos paraténicos (B) que solo transportan a los nemátodos a los hospederos definitivos (Tomado y modificado de Køie, 1993). .....	24
<b>Figura 6.</b> Estructuras de un acantocéfalo típico, del lado derecho la hembra (♀) y el izquierdo el macho (♂) (Tomado y modificado de Williams y Jones, 1994). .....	26
<b>Figura 7.</b> Ciclo de vida de un acantocéfalo típico (Tomado y modificado de Roberts y Janovy, 1935). .....	27
<b>Figura 8.</b> <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> tomado de <a href="http://www.fishbase.org">www.fishbase.org</a> . .....	29
<b>Figura 9.</b> Sureste del Golfo de México, donde se incluyen el Banco de Campeche, la Bahía de Campeche y la provincia sedimentaria (Tomado y modificado de Hernández-Arana, 2003) .....	37
<b>Figura 10.</b> Frecuencia de abundancias (eje y) por regiones de muestreo (SFC y CDC) contra la longitud total en cm (eje x). .....	48
<b>Figura 11.</b> Fotos de parásitos recuperados de <i>R. terraenovae</i> , del género <i>Phoreiobothrium</i> . .....	52
<b>Figura 12.</b> Céstodos del género <i>Dasyrhynchus</i> , colectados del cazón en costas de Campeche. A. Forma del escólex y armadura basal. B. Pars bulbosa. C. forma y arreglo de los ganchos. .....	54
<b>Figura 13.</b> Céstodos del género <i>Callietetrarhynchus</i> , colectados del cazón en costas de Campeche. A. Forma del escólex y armadura basal. B. Pars bulbosa. C. Estróbilo. .....	57
<b>Figura 14.</b> Céstodo del Género <i>Nybelinia</i> , encontrado en válvula espiral de <i>R. terraenovae</i> . .....	59
<b>Figura 15.</b> Nemátodos del género <i>Anisakis</i> , recuperados en la válvula espiral de <i>R. terraenovae</i> . A, boca. B, cola. C. diente larval. .....	61

<b>Figura 16.</b> Acantocéfalos del género <i>Gorgorhynchus</i> recuperados de las válvulas espirales revisadas de <i>R. terraenovae</i> .....	63
<b>Figura 17.</b> Relación entre C:N y valores isotópicos del nitrógeno sin corrección matemática, para músculo, sangre y suero en ambas localidades (SFC y CDC). La línea roja indica el rango de 2.8‰ y los valores por debajo de éste. ....	65
<b>Figura 18.</b> Relación entre C:N y valores isotópicos del carbono sin corrección matemática, para músculo, sangre y suero en ambas localidades (SFC y CDC). La línea roja indica el rango de 3.5‰, los valores por arriba de éste se encuentran influenciados por lípidos.....	66
<b>Figura 19.</b> Traslape y amplitud trófica de los estados ontogénicos colectados en SFC generado con el método SIBER.....	71
<b>Figura 20.</b> Traslape y amplitud trófica de los estados ontogénicos colectados en CDC generado con el método SIBER .....	72
<b>Figura 21.</b> Gráfica de dispersión entre el $\delta^{15}\text{N}$ y la $H'$ .....	74
<b>Figura 22.</b> Gráfica de dispersión entre el $\delta^{13}\text{C}$ y la $H'$ .....	75
<b>Figura 23.</b> Proporciones (eje y) de las fuentes (source) comparándolas con el grupo de los céstodos, según el método SIAR.....	76

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Porcentajes de abundancia natural de los isótopos estables (Tomado y modificado de Román-Reyes 2003) .....	14
<b>Cuadro 2.</b> Regiones de colecta y cantidad de muestras de músculo recuperados para cada mes.....	38
<b>Cuadro 3.</b> Total de muestras analizadas por estación, Ciudad del Carmen (CDC) y San Francisco de Campeche (SFC), total de válvulas infectadas con endoparásitos divididas en Machos/Hembras (M/H). .....	49
<b>Cuadro 4.</b> Grupos de parásitos y parámetros de infección, por cada punto muestreado (San Francisco de Campeche (SFC) y Ciudad del Carmen (CDC))..	50
<b>Cuadro 5.</b> Comparativa de meses recolectados por muestras obtenidas por región de muestreo, así como la n de cada de una de las matrices analizadas.....	64
<b>Cuadro 6.</b> Valores promedio para cada uno de los tejidos con respecto a los valores isotópicos de C y N por cada región de muestreo. ....	68
<b>Cuadro 7.</b> Tabla comparativa de los distintos estados ontogénicos (EO) colectados en cada una de las regiones de muestreo (MA: machos adultos, MJ: machos juveniles, HA: hembras adultas y HJ: hembras juveniles) de los promedios y desviaciones estándar (DE) para cada isótopo. ....	70
<b>Cuadro 8.</b> Cálculo de la posición trófica (PT), usando como base a <i>Haemulon plumierii</i> y una tasa de enriquecimiento de 3.4 ‰ (Post, 2002), de los diferentes estados ontogénicos (EO) por las diferentes regiones de muestreo (MA: machos adultos; MJ: machos juveniles; HA: hembras adultas; HJ: hembras juveniles) .....	73

## RESUMEN

El descenso en las abundancias de una especie ha demostrado tener grandes repercusiones en la estabilidad de un ecosistema. La constante disminución de las poblaciones de elasmobranquios es una alerta sobre el posible impacto ecológico que esto tendrá, ya que el papel funcional trófico que desempeñan algunas especies como *Rhizoprionodon terraenovae*, que consume peces con niveles tróficos inferiores, se considera clave en el equilibrio de una comunidad al actuar como denso regulador, de igual manera fungen como indicadores de salud de un ecosistema. Entre las múltiples causas relacionadas con la disminución de una especie, se ha documentado el incremento de la diversidad de parásitos. Se ha evidenciado que el parasitismo ejerce gran influencia en la estructura y función de un ecosistema y su incremento está relacionado con la alteración del hábitat a consecuencia de efectos antrópicos (e.g. contaminación del agua). En conjunto, un incremento en la diversidad parasitaria con una alteración del hábitat puede ocasionar cambios en las interacciones tróficas entre especies, caso específico, elasmobranquios vs presas. Una manera de evaluar el nivel de alteración de las interacciones tróficas entre un depredador y sus presas a consecuencia de la diversidad parasitaria que presenta, es a partir del análisis de isótopos estables, ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) en diferentes tejidos (e.g. sangre y músculo), ya que permite la valoración de la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas. A pesar de la relevancia son pocos los estudios realizados sobre la fauna parasitaria de elasmobranquios, y nulos sobre el sistema hospedero-parásito en *R. terraenovae* en costas de Campeche. El presente estudio determina la relación cuantitativa del sistema hospedero-parásito en *R. terraenovae*, el cual constituye la línea base para entender el flujo de energía (isótopos estables) entre un depredador de niveles tróficos superiores con respecto a su fauna endoparasitaria. Este aspecto ha sido considerado como clave por varios autores a nivel mundial y paso a seguir en el campo de la investigación de las redes e interacciones tróficas, para la evaluación de la estabilidad ecológica de un ecosistema ante impactos naturales y antrópicos, lo cual ha sido subestimado a la fecha y en algunos casos con registros de investigación nulos. En el presente estudio se realizaron muestreos mensuales en las costas de Campeche [Ciudad del Carmen (CDC) y San Francisco de Campeche (SFC)] para la recolecta de válvulas espirales, músculo dorsal y sangre de *R. terraenovae*. Fueron recolectadas y revisadas 146 válvulas espirales, de las cuales 91 corresponden a machos y el restante, 55 válvulas a hembras. Los endoparásitos recuperados fueron conservados para su tinción (Carmin de Meyer's) o aclarado (glicerina a diferentes concentraciones) (según la clase) e identificados al menor taxón posible. Se calcularon los parámetros de infección (prevalencia, abundancia e intensidad media). Para el análisis de isótopos estables, mediante un espectrómetro de masas de razones isotópicas (EMRI), se analizó la composición isotópica de los tejidos (músculo y sangre, ésta última se dividió en suero y plasma) y los parásitos recolectados de *R. terraenovae*. Para saber si existe una correlación entre los posibles cambios en la amplitud, traslape y posición trófica, se utilizó el método SIBER, en el paquete SIAR, del programa R. Como resultados un total de 56

individuos se encontraron parasitados (13 para CDC y 43 para SFC); se confirma la presencia de nemátodos (género *Anisakis*, con una prevalencia de 36%, intensidad media de 1.22 y abundancia de 0.44 para SFC; para CDC 15.21%, 3.14 y 0.47, respectivamente), acantocéfalos (género *Gorgorhynchus*, con una prevalencia de 4% e intensidad media de 1.25 y abundancia de 0.05 para SFC) y céstodos (géneros *Dasyrhynchus*, *Callitetrarhynchus*, *Nybelinia* y *Phoreiobothrium*, con una prevalencia de 58% para SFC y 26.09% para CDC y una intensidad media de 16.31 para SFC y 11.83 para CDC), lo cual resulta relevante ya que es de los primeros registros de parásitos en esta especie de elasmobranquio para la región de Campeche. Con respecto a los isótopos estables se realizaron lavados con agua desionizada a los músculos para eliminar la urea, se aplicó una corrección matemática para los valores de la sangre, para eliminar la influencia de los lípidos. Se observó que el valor de los parásitos (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  10.43 y  $\delta^{13}\text{C}$  -18.54) ligeramente por debajo de los valores de músculo (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  11.93 y  $\delta^{13}\text{C}$  -16.52) y sangre (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  12.36 y  $\delta^{13}\text{C}$  -17.12), pero no así con el suero (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  11.31 y  $\delta^{13}\text{C}$  -18.82). MixSIAR indicó que el suero sanguíneo contribuye un 54% a los parásitos, sin embargo, de acuerdo a SIBER, no se encontraron diferencias significativas para el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  vs. la diversidad parasitaria, por lo que se concluye que la relación hospedero-parásito actual no está alterando las interacciones tróficas de *R. terraenovae* presente en las costas de Campeche.

## **ABSTRACT**

The decline in the abundances of a species has been shown to have great repercussions on the stability of an ecosystem. The constant decrease of elasmobranch populations is a warning about the possible ecological impact that this will have, since the functional trophic role played by some species such as *Rhizoprionodon terraenovae*, which consumes fish with lower trophic levels, is considered key in the balance of a The community, acting as a dense regulator, similarly serves as health indicators of an ecosystem. Among the multiple causes related to the decline of a species, the increase in parasite diversity has been documented. It has been shown that parasitism exerts a great influence on the structure and function of an ecosystem and its increase is related to habitat alteration as a result of anthropic effects (e.g., water pollution). On the whole, an increase in parasitic diversity with a habitat alteration can cause changes in trophic interactions between species, specific case, elasmobranchs vs prey. One way to evaluate the level of alteration of trophic interactions between a predator and its prey as a result of the parasitic diversity that it presents, is from the stable isotope analysis, ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) in different tissues (eg blood and muscle) , since it allows the assessment of the structure and dynamics of ecological communities. Despite the relevance, few studies have been carried out on the parasitic fauna of elasmobranchs, and no studies on the host-parasite system in *R. terraenovae* on the coasts of Campeche. The present study determines the quantitative relationship of the host-parasite system in *R. terraenovae*, which constitutes the baseline for understanding the energy flow (stable isotopes) between a predator of higher trophic levels with respect to its endoparasitic fauna. This aspect has been considered as key by several authors worldwide and step to continue in the field of research of trophic networks and interactions, for the evaluation of the ecological stability of an ecosystem before natural and anthropic impacts, which has been underestimated to date and in some cases with null research records. In the present study, monthly samplings were made in the Campeche (Ciudad del Carmen (CDC) and San Francisco de Campeche (SFC)] coasts for the collection of spiral valves, dorsal muscle and *R. terraenovae* blood. 146 spiral valves were collected and reviewed, of which 91 correspond to males and the remaining, 55 valves to females. Recovered endoparasites were preserved for staining (Carmin de Meyer's) or rinsed (glycerin at different concentrations) (depending on the class) and identified at the lowest possible taxon. Infection parameters (prevalence, abundance and mean intensity) were calculated. For the analysis of stable isotopes, by isotopic ratios mass spectrometry (IRMS), the isotopic composition of the tissues (muscle and blood, the latter was divided into serum and plasma) and the parasites collected from *R. terraenovae* were analyzed. To find out if there is a correlation between the possible changes in amplitude, overlap and trophic position, the SIBER method was used in the SIAR package of the R program. As a result, a total of 56 individuals were parasitized (13 for CDC and 43). for SFC); the presence of nematodes is confirmed (genus *Anisakis*, with a prevalence of 36%, mean intensity of 1.22 and abundance

of 0.44 for CFS, for CDC 15.21%, 3.14 and 0.47, respectively), acanthocephala (genus *Gorgorhynchus*, with a prevalence of 4 % and mean intensity of 1.25 and abundance of 0.05 for CFS) and cestodes (genera *Dasyrhynchus*, *Callitetrarhynchus*, *Nybelinia* and *Phoreiobothrium*, with a prevalence of 58% for CFS and 26.09% for CDC and an average intensity of 16.31 for CFS and 11.83 for CDC ), which is relevant since it is the first records of parasites in this elasmobranch species for the Campeche region. Regarding the stable isotopes, washes were made with deionized water to the muscles to eliminate the urea, a mathematical correction was applied to the values of the blood, to eliminate the influence of the lipids. It was observed that the value of the parasites (average  $\delta^{15}\text{N}$  10.43 and  $\delta^{13}\text{C}$  -18.54) slightly below the muscle values (average  $\delta^{15}\text{N}$  11.93 and  $\delta^{13}\text{C}$  -16.52) and blood (average  $\delta^{15}\text{N}$  12.36 and  $\delta^{13}\text{C}$  -17.12), but not so with serum (average  $\delta^{15}\text{N}$  11.31 and  $\delta^{13}\text{C}$  -18.82). MixSIAR indicated that blood serum contributes 54% to parasites, however, according to SIBER, no significant differences were found for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  vs. parasitic diversity, so it is concluded that the current host-parasite relationship is not altering the trophic interactions of *R. terraenovae* present in the Campeche coasts.

## I. INTRODUCCIÓN

El descenso en las abundancias de las poblaciones de una especie ha demostrado tener grandes repercusiones en las interacciones tróficas y por ende en la estabilidad de un ecosistema (Gómez-Díaz y González-Solís, 2010). En el caso particular de los elasmobranquios, al ser depredadores que consumen especies de peces con niveles tróficos inferiores, su papel funcional trófico ha sido considerado clave en el equilibrio de una comunidad, así como indicadores de la salud de un ecosistema (Bonfil, 1994). Sin embargo, la constante disminución en la abundancia de sus poblaciones pone en alerta ante el posible impacto ecológico que esto ocasionará (Bonfil, 1997). En los mares mexicanos, particularmente en el Golfo de México, los elasmobranquios tienen una gran importancia económica, reportando alrededor de 50 especies, de las cuales 23 son capturadas en las costas de Campeche, en donde destaca la captura del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* (Aguirre, 2002; CONAPESCA-INP, 2004; Suárez-Moo et al., 2009).

El cazón *Rhizoprionodon terraenovae* es una especie pequeña que puede alcanzar los 120 cm de talla máxima, con un ciclo reproductivo anual y hábitos alimenticios oportunistas (Bonfil et al., 1990; Loria, 1999; Suárez-Moo et al., 2009). Al igual que otras especies de elasmobranquios, su abundancias en las capturas ha ido en descenso y la explicación de esto suele estar relacionada con impactos antrópicos como una sobreexplotación del recurso (Bonfil, 1997). Recientemente, diferentes organizaciones, entre las que destaca la FAO, resaltan la relación de los descensos en las abundancias con la presencia de factores naturales abióticos (cambio climático) así como el efecto en cascada que pueden generarse con los factores bióticos (modificación en las interacciones tróficas) en la alteración de las poblaciones de elasmobranquios (Tavares y López, 2010).

Dentro de los principales factores bióticos que suelen ejercer gran influencia en la estructura y función de un ecosistema (e.g. interacciones tróficas) encontramos al parasitismo, ya que la presencia y abundancia de especies consideradas de importancia ecológica y económica (e.g. elasmobranquios) suele depender de la acción directa e indirecta dentro del sistema hospedero-parásito

(Coop y Holmes, 1996; Sorensen y Minchella, 1998; Mouritsen y Poulin, 2002). La diversidad parasitaria puede ser clasificada entre ectoparásitos (e.g. copépodos, cirrípedos e isópodos, quienes presentan diferentes estrategias alimenticias [foresis o comensalismo], dependiendo de su etapa de vida presentan cierta dependencia del hospedero al momento de alimentarse) y los endoparásitos (e.g. nemátodos y céstodos, los cuales presentan una dependencia trófica con el hospedero y se alimentan se sangre o mucus en el hospedero) (Rhode, 1984; Iken et al., 2001; Pinnergar et al., 2001).

Dependiendo del grupo de parásitos es la obtención de resultados diferentes, por ejemplo, en el caso particular de los endoparásitos, al presentar dependencia con el hospedero y estar en contacto directo con el hospedero, los estudios basados en ellos permiten conocer aspectos como son el estrés ambiental, estructura y resiliencia de una red alimentaria, la identificación de stocks pesqueros, y e nivel de salud dentro de un ecosistema (Marcogliese, 2005).

Recientemente, se ha demostrado que la diversidad de parásitos aumenta con el incremento de la temperatura del mar y esto puede derivar en una modificación en los patrones de alimentación de sus hospederos (Thompson, 1990; Miura et al., 2006), reflejándose en un aumento del forrajeo por parte del hospedero para compensar el aumento en las exigencias nutricionales (Thompson, 1990). El aumento en los requerimientos nutricionales de un organismo conlleva a un cambio en las interacciones tróficas dentro de un ecosistema, ya que una mayor demanda alimenticia ocasionará un aumento en el consumo de riqueza y abundancia de especies presas, caso contrario, el hospedero perecería al no cubrir satisfactoriamente sus demandas energéticas (Poulin, 1999; Demopoulos y Sikkell, 2015).

Una manera de evaluar el nivel de alteración de las interacciones tróficas entre un depredador y sus presas a consecuencia de la diversidad parasitaria que presenta, es a partir del análisis de isótopos estables, principalmente  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en diferentes tejidos (e.g. sangre y músculo), ya que permite la evaluación de la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas (Post, 2002). Las técnicas de

isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ), presentan grandes ventajas al combinar beneficios de estudios de niveles tróficos y de redes alimentarias, ya que aportan información sobre el papel funcional trófico (posición trófica), asimilación y flujo de energía (modelos de mezcla) y evaluación de las interacciones tróficas complejas (amplitud y traslape trófico) en las comunidades ecológicas (Paine, 1988; Cabana y Ramussen, 1996).

A partir del análisis en conjunto de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) y diversidad endoparasitaria, diferentes autores han logrado conocer el flujo e intercambio de energía entre ecosistemas dulces, salobres y marinos; estructura de una comunidad e interacciones tróficas dentro de un ecosistema desde un enfoque bioquímico (Pinnegar et al., 2001; Deudero et al., 2002). Lo anterior bajo los supuestos donde se establece que  $\delta^{13}\text{C}$  es un indicador de fuentes de energía autotróficas (zonas costeras vs zonas oceánicas) y  $\delta^{15}\text{N}$  refleja el papel funcional trófico de un organismo (Persson, 1999; Post, 2002); mientras que la fauna endoparasitaria ha sido considerada reflejo del tipo de hábitat que frecuenta y dieta que consume un depredador, lo que permite identificar a nivel intraespecífico un comportamiento trófico diferencial (machos vs hembras), logrando revisar a detalle aspectos como especialización y niveles de competencia o coexistencia entre especies, considerados como esenciales para la evaluación ecológica (nivel de resiliencia) de un ecosistema y por ende a nivel pesquero (Rothschild, 1962; Curtis, 1985).

En este contexto, a partir de la presente propuesta de investigación se planteó el análisis de la diversidad endoparasitaria en conjunto con los isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) del cazón *R. terraenovae* capturados en la costa de Campeche, con la finalidad de evaluar los parámetros de infección (prevalencia, abundancia e intensidad media), reportar las especies de parásitos encontrados en este hospedero y compararla con lo que ya se encuentra descrito para esta especie; evaluar el sistema hospedero-parásito con ayuda de los isótopos estables para conocer el flujo de energía entre hospedero y parásito, ya que es una línea de investigación poco estudiada. Esta información resulta relevante ya que a partir de

ella podemos poner a prueba el concepto hospedero-parásito, su influencia en las relaciones tróficas, así como posibles escenarios ante el incremento de fenómenos climáticos y los cambios que podría generarse en las interacciones tróficas en las que se encuentran relacionados los parásitos; para poder explicar y analizar a detalle el comportamiento trófico y papel funcional trófico que desempeña en la zona costera una de las especies de elasmobranquios con mayor importancia económica, pero que a la fecha su importancia ecológica ha sido poco evaluada en el Golfo de México, así como el papel que desempeñan los parásitos en la estabilidad del ecosistema.

## **1.2. Planteamiento del Problema**

El estudio de las interacciones tróficas de un depredador como el cazón *Rhizoprionodon terraenovae* mediante el análisis de la diversidad endoparasitaria e isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) permitió evaluar el sistema hospedero-parásito también conocido por los investigadores como “el eslabón perdido” de las redes tróficas. El estudio del sistema hospedero-parásito mediante el uso de isótopos estables ha sido poco evaluado a nivel nacional y nulo en elasmobranquios, donde los pocos trabajos realizados presentan sólo un enfoque cualitativo (Pinnegar et al., 2001; Deudero et al., 2002; Gómez-Díaz y González-Solís, 2010). Su importancia radica principalmente en aspectos relacionados con el flujo de energía dentro de un ecosistema, lo cual se detalla a continuación: Mediante estudios de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  realizados en grandes depredadores como los elasmobranquios, se ha establecido que estas especies pueden ser consideradas como denso-reguladores de poblaciones con niveles tróficos inferiores lo que deriva en un equilibrio ecológico dentro de un ecosistema (Logan y Lutcavage, 2010; Borrell et al., 2011; Hussey et al., 2012). Sin embargo, se ha descuidado en gran medida la función de aquellos organismos que se alimentan de estos grandes depredadores como son los endoparásitos (Rhode, 1984; Holmes, 1990; Thompson et al., 2005). El desconocer esta información deriva subestimación en el flujo de energía dentro de un ecosistema y por ende una falsa evaluación del nivel de resiliencia del mismo. Por

lo tanto, uno de los objetivos del presente trabajo fue analizar el sistema hospedero-parásito mediante isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) lo que permitió dar un primer panorama del flujo de energía en un nivel trófico que ha sido poco evaluado.

Si bien la relación hospedero-parásito se presenta en todos los niveles tróficos, la importancia de elegir en el presente trabajo una especie de elasmobranquio como hospedero a evaluar, radica bajo la premisa de que este depredador al estar en los niveles tróficos superiores y presentar hábitos alimenticios oportunistas (Gelsleichter et al., 1999; Hoffmayer y Parsons, 2003) será un bioindicador de la diversidad endoparasitaria acumulada desde el nivel trófico inferior hasta donde se encuentra este; ya que al ser los endoparásitos (como su nombre lo indica) parásitos que se encuentran dentro del hospedero, estos serán un reflejo del tipo de dieta consumida, a diferencia de los ectoparásitos, los cuales pueden cambiar de hospedero dependiendo sus etapas de vida. Por ejemplo, si una hembra consume un pez bentónico mientras que un macho consume un pez pelágico y cada pez presenta una fauna endoparasitaria diferencial, estos se mantendrán dentro cada depredador y permitirá detectar diferencias en las interacciones tróficas.

Los parásitos juegan un papel muy importante en los ecosistemas, manteniéndolos saludables. El regular el tamaño de las poblaciones infectando a los hospederos, afectando su mortalidad. De manera indirecta los parásitos suelen afectar las interacciones que se dan entre individuos de la misma especie y entre otras especies en un ecosistema (Wood et al., 2001). Los tiburones son considerados depredadores tope de las redes tróficas marinas (Bethea et al., 2006), el conocer la fauna parasitaria que cierra su ciclo de vida en estos elasmobranquios resulta importante para conocer el flujo de energía entre el hospedero y el parásito, que ha sido poco evaluado, por lo que con ayuda de técnicas modernas (isótopos estables) puede conocerse esta relación para poder entender de manera más completa el flujo de energía en las redes tróficas.

Para evaluar estas interacciones tróficas a partir de la diversidad endoparasitaria, en el presente trabajo se analizaron las válvulas espirales (intestino

de los elasmobranquios). A diferencia de las branquias, las cuales pueden presentar alteraciones en su diversidad endoparasitaria por el sistema de “limpieza” que realizan los peces rémora, la válvula espiral no tiene contacto con el exterior por lo que no tendrá modificación de la fauna endoparasitaria y será un reflejo directo de lo que consumió el depredador. Para el caso de isótopos estables se plantea el uso de dos matrices como son sangre y músculo. En el caso de músculo, éste ha sido utilizado a través de los años para la evaluación de las interacciones tróficas a nivel intraespecífica (Logan y Lutcavage, 2010; Hussey et al., 2012; Kim y Koch, 2012), mientras que la sangre se eligió ya que de acuerdo con diferentes autores es de lo que se alimentan los endoparásitos, por lo tanto, se planteó que la señal isotópica presente del endoparásito será mayor que el de la sangre del depredador, lo anterior bajo la teoría que el depredador presenta un enriquecimiento isotópico con respecto a su presa, lo que nos permitió evaluar el sistema hospedero-parásito.

En este contexto, la importancia del presente estudio radica en el conocimiento de las interacciones tróficas que mantiene un depredador como es el cazón *R. terraenovae* en el Golfo de México, aspecto considerado como clave en la modelación de la dinámica trófica de un ecosistema, la cual es utilizada para la creación de normas de conservación, regulación (establecimiento de cuotas de captura) y protección (áreas protegidas) de los recursos pesqueros a nivel nacional (Castillo-Géniz et al., 1998). Además, al ser un elasmobranquio el hospedero el objeto de estudio resalta la trascendencia de la propuesta, ya que muchas de las especies presentes dentro de este grupo se encuentran en un estado crítico en relación a sus abundancias a nivel nacional e internacional y a la fecha se desconoce si esta disminución puede ser reflejo de un impacto multifuncional como puede ser por un lado una sobreexplotación combinada con una alteración de las interacciones tróficas por el aumento de una diversidad endoparasitaria derivada del cambio climático. Por lo tanto, al ser el primer estudio del que se tiene registro a nivel nacional donde se analiza las interacciones tróficas de un elasmobranquio a partir de dos técnicas en conjunto (isótopos estables vs diversidad parasitaria), servirá como un estudio base de referencia para entender como la fauna parasitaria afectaría a otras especies de elasmobranquios.

Mencionado lo anterior, la contribución científica de esta tesis es el conocimiento cuantitativo del sistema hospedero-parásito, el cual permite generar las líneas bases para entender el flujo de energía (isótopos estables) entre un depredador de niveles tróficos superiores con respecto a su fauna endoparasitaria, aspecto nombrado como clave por varios autores a nivel mundial y paso a seguir en el campo de la investigación de las redes e interacciones tróficas, para la evaluación de la estabilidad ecológica de un ecosistema ante impactos naturales y antrópicos, lo cual ha sido subestimado a la fecha y en algunos casos con registros de investigación nulos.

## II. MARCO TEÓRICO

### 2.1. Isótopos Estables

#### 2.1.1. Fundamentos Básicos

El término “isótopo” (proveniente de los sufijos griegos “*iso*=igual” y “*topo*=lugar”) se aplica a los átomos (estables o inestables) de mismo elemento con el mismo número de protones ( $Z^+$ ) y electrones ( $e^-$ ) pero difieren en el número de neutrones ( $N$ ). La suma de los protones y neutrones, son los que forman la masa atómica ( $A$ ) de átomo, lo que permite la posibilidad de diferenciar los isótopos por la masa atómica (Román-Reyes, 2003).

Los isótopos de un elemento tienen las mismas propiedades químicas, debido a que poseen el mismo número de electrones ( $e^-$ ) y la misma configuración en sus orbitales en su estructura atómica. El poseer un número diferente de neutrones en el núcleo (masa atómica distinta) durante las reacciones químicas suelen presentar conductas diferentes, debido a las diferencias en propiedades físicas (Román-Reyes, 2003).

El fraccionamiento isotópico, es la razón por la que los isótopos existen en diferentes proporciones y con diferentes valores de  $\delta$  en cada uno de los depósitos naturales que existen. Esta conducta química es diferencia de los isótopos involucrados en una reacción, este es el resultado en su representación diferencial entre un sustrato y el producto de la reacción. El grado de fraccionación isotópica con una reacción puede ser cuantificada como un factor de fraccionación isotópica, el cual es definido por Dawson y Brook (2001) como la razón de dos isótopos en un compuesto químico X, el cual es dividido por la razón de los mismos dos isótopos en otro compuesto químico, Y:

$$\alpha_{x-y} = \frac{R_x}{R_y}$$

Dónde:

*R = Razón de los isótopos pesado/liviano en X y en Y.*

*$\alpha = >1$  indica que el isótopo liviano reaccionará más rápido que el pesado, mientras que valores  $<1$  indican que el isótopo más pesado es favorecido en la reacción (Wada et al., 1987)*

Debido a que muchos valores de  $\alpha$  son muy próximos a la unidad, suele definirse un factor de enriquecimiento isotópico en partes por mil (Montoya y McCarthy, 1995):

$$\varepsilon = (\alpha - 1) \times 1000$$

En la práctica, para calcular  $\alpha$  y  $\varepsilon$  se requiere tener el conocimiento del enriquecimiento isotópico entre el sustrato y el producto, también la magnitud de la reacción (Román-Reyes, 2003)

### **2.1.2. Notación, unidades de medición y terminología**

Los isótopos estables de muchos compuestos, se encuentran conformados de un isótopo de mayor abundancia y uno o dos de menor abundancia (Cuadro 1). Los isótopos que se encuentran en abundancias menores resultan importantes como trazadores en estudios de bioquímica, biología y del medio ambiente. El excedente de átomos en porcentaje de una reacción química, en relación al porcentaje de átomos en el sustrato al inicio de la reacción, es la manera de expresar el enriquecimiento. Un ejemplo, la abundancia natural del  $^{15}\text{N}$  en el  $\text{N}_2$  atmosférico es de 0.3663% atom, un compuesto enriquecido tendría 1% atom de  $^{15}\text{N}$ , con los que tendrá un excedente de  $1 - 0.3663 = 0.6337\%$  atom de  $^{15}\text{N}$  (Román-Reyes, 2003).

**Cuadro 1.** Porcentajes de abundancia natural de los isótopos estables (Tomado y modificado de Román-Reyes 2003)

Elemento	Isótopo	% de abundancia	Precisión de la medición
Carbono	<sup>12</sup> C	98.89	0.05
	<sup>13</sup> C	1.11	0.56
Nitrógeno	<sup>14</sup> N	99.63	0.10
	<sup>15</sup> N	0.37	0.72

La variación de los isótopos estables de menor abundancia en los materiales de interés biológico, suelen ser muy pequeñas, por lo que son reportadas en cantidades de desviación estándar de partes por mil (‰). Estos valores de desviación relativos a un estándar son conocidos como valores delta ( $\delta$ ) (McKinney *et al.*, 1950) en unidades de ‰. Estos valores de  $\delta$ , se calculan:

$$\delta X (\text{‰}) = \left( \frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \times 1000$$

Dónde:

$$X = {}^{13}\text{C} \text{ o } {}^{15}\text{N}$$

$R_{\text{muestra}}$  = Razón correspondiente  ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} = \delta^{13}\text{C}$  o  ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N} = \delta^{15}\text{N}$  de la muestra

$R_{\text{estándar}}$  = Representan las razones de sus respectivos estándares

Los valores positivos de  $\delta X$  (‰) indican que la muestra tiene una razón isotópica más alta que el estándar, mientras que valores negativos en la muestra presenta una razón isotópica inferior al estándar (Román-Reyes, 2003).

### 2.1.3. Fuentes primarias de carbono y nitrógeno en los ecosistemas marinos.

Una fuente primaria puede ser de origen natural: en forma de “producción nueva”, producto de aportes de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ), amonio ( $\text{NH}_4^+$ ), bicarbonatos ( $\text{HCO}_3^-$ ) y dióxido de carbono disuelto ( $\text{CO}_2$  (acu)) en zonas de surgencias; en forma de “producción regenerada”, la cual suelen ser los aportes de la actividad animal, como

el  $\text{NH}_4^+$  o nitrógeno orgánico disuelto; o aportes de origen antropogénico, en especial las descargas excesivas de  $\text{NH}_4^+$  o de  $\text{NO}_3^-$  en las desembocaduras de los ríos y producto de eliminación en las aguas residuales (Román-Reyes, 2003).

#### **2.1.3.1. Nitrógeno**

El nitrógeno en el medio marino está presente en las formas orgánicas e inorgánicas. El nitrógeno inorgánico disuelto (NID) que puede ser aprovechado directamente por los organismos autótrofos, está presente principalmente en la forma de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  y constituyen las formas de nitrógeno más importantes que sostienen la producción primaria planctónica y béntica (Dugdale, 1967). Generalmente, el nitrato es considerado más abundante que el amonio; sin embargo, el nitrógeno gaseoso disuelto ( $\text{N}_2$ ) es la forma de NID más abundante en los océanos, pero puede ser utilizado sólo por organismos fijadores de  $\text{N}_2$ , tal como las algas verde azules (Minagawa y Wada, 1986). Generalmente el nitrato es considerado como una fuente de nitrógeno importante en regiones de surgencias, mientras que el amonio puede llegar a ser una fuente importante de compuestos nitrogenados en regiones oligotróficas (Aguíñiga, 2000).

#### **2.1.3.1. Carbono**

El depósito activo más importante que participa en el ciclo global de carbono es el carbono inorgánico disuelto (CID) presente en los océanos. Esto resulta del intercambio a través de reacciones equilibradas, entre el  $\text{CO}_2$  atmosférico y el sistema de carbonatos oceánico. El  $\text{HCO}_3^-$  y el  $\text{CO}_2$  son los depósitos de CID más abundantes en los océanos; de estos dos,  $\text{HCO}_3^-$  comprende más del 99% del CID total (Skirrow, 1975; Benson y Krause, 1984). El carbono orgánico disuelto (COD) consiste principalmente en una mezcla de productos solubles resultado de la

descomposición planctónica, especialmente de biomasa fitoplanctónica (Román-Reyes, 2003).

#### **2.1.4. Características de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para determinar interacciones tróficas.**

Los experimentos sobre la influencia de la dieta en la distribución de los isótopos de nitrógeno y carbono en los animales, indican que la composición isotópica de un organismo está determinada por el valor isotópico del alimento consumido (DeNiro y Epstein, 1981). Típicamente, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en los consumidores presentan un mayor enriquecimiento con relación al alimento consumido, debido a que los isótopos más livianos ( $^{12}\text{C}$  y  $^{14}\text{N}$ ) son preferentemente respirados ( $^{12}\text{C}$ ) o excretados ( $^{14}\text{N}$ ) durante los procesos metabólicos. La retención de los isótopos de mayor peso ( $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ ) con cada sucesivo incremento en el nivel trófico resulta en un enriquecimiento aproximado de 3-5 ‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987) y de 0-1‰ para la razón isotópica del carbono (DeNiro y Epstein, 1978). Debido al mayor enriquecimiento de los isótopos de nitrógeno, permiten su uso como un indicador de la posición trófica en una red de alimentos debido a que el valor isotópico de un depredador y su presa son más distinguibles, mientras que el menor enriquecimiento del isótopo de carbono le permite ser utilizado como un indicador de la fuente de carbono en la red alimentaria (ej. fotosíntesis bentónica vs pelágica, costera vs oceánica) (Román-Reyes, 2003).

La dieta de un animal puede ser estimada a partir de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de todo el cuerpo o de los tejidos y componentes bioquímicos. Este análisis isotópico puede ayudar a reconstruir ciertos aspectos de la dieta, cuando las fuentes de alimento tienen diferentes proporciones  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  (DeNiro y Epstein, 1981). Estudios recientes para el  $\delta^{15}\text{N}$  con *P. henslowii* donde comparan el tejido muscular contra todo el organismo mostraron que el  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo disminuyó un promedio de 1.8% con respecto a las muestras del organismo completo, la comparación entre ambas muestras no mostró resultados significativos según Carabel et al., (2006).

Estrada et al. (2003) realizaron un estudio en el cual compararon la posición trófica (PT), calculada mediante el análisis de contenido estomacal de cuatro tiburones (*Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Alopias vulpinus* y *Cetorhinus maximus*) en trabajos previamente ya publicados en el océano Atlántico, utilizando el Análisis de isótopos estables (SIA, por sus siglas en inglés), llegando a la conclusión ambos métodos son efectivos para el cálculo de la PT, sin embargo, recalcan la idea de que el fraccionamiento isotópico por especie de elasmobranquio no siempre será 3.4 (Post, 2002).

## **2.2. Importancia del parasitismo**

La importancia del parasitismo en la ecología de las comunidades y sus hospederos se vuelve cada vez más evidente; ya que los parásitos pueden influenciar las abundancias y prevalencias de una especie, de manera directa al afectar la tasa de crecimiento de forma negativa (reducen el crecimiento, la reproducción y supervivencia de la especie); o bien de manera indirecta, interactuando con la depredación, la competencia, o ambos (Torchin y Mitchell, 2004).

En general, los parásitos tienen efectos importantes en las poblaciones de los hospederos, en hospederos paraténicos y procesos ecológicos. Por lo que, representan un componente fundamental en muchas comunidades. Los parásitos, a su vez, casi siempre infectan crónicamente, así como también tienen ciclos de vida característicos, que son utilizados para clasificarlos taxonómicamente; muchos de los parásitos suelen ser altamente específicos a los hospederos infectan, lo que ayuda a su clasificación (Blaskeslee et al., 2012). Por lo que, conocer los estadios del ciclo de vida de parásitos específicos y cuáles de éstos infectan al cazón, contribuirá a conocer aún más las complejas redes tróficas locales.

Los parásitos que son transmitidos tróficamente proporcionan información sobre los enlaces tróficos entre organismos en un ecosistema, así como son consecuencia acumulada de la alimentación a largo plazo por parte de los

hospederos (Lafferty, 2008). Existe muy poca información acerca de las influencias parasitarias en el flujo de energía dentro de las redes tróficas.

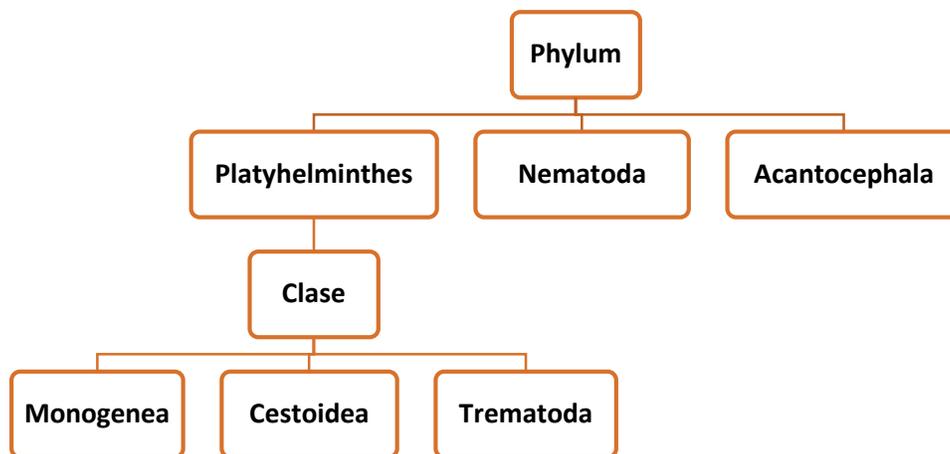
Lafferty y Morris (1996) realizaron un experimento en el que compararon peces parasitados y sin parasitar, contra el comportamiento que presentaban y la susceptibilidad a la depredación. Demostraron que las tasas de depredación de los peces parasitados fueron más altas, lo cual también apoya a la hipótesis de que la modificación del comportamiento produce un aumento en la tasa de transmisión de los parásitos. No hay estudios realizados en elasmobranchios, y menos en el flujo de energía en el sistema hospedero-parásito.

### **2.2.1. Aspectos generales y clasificación de los helmintos**

Los helmintos son unos de los grupos de invertebrados que reciben mayor atención debido a su impacto en la salud pública pero también debido a las diferentes historias evolutivas que han seguido para adaptarse a la vida parasitaria (Cárdenas-Callirgos y Iannacone, 2008).

Los helmintos son organismos de origen polifilético que agrupa a los platelmintos (turbelarios, digéneos, monogéneos, aspidogastros, didimozoideos y céstodos), los nemátodos, acantocéfalos e hirudíneos (Figura 1). Sin embargo, no todos se han adaptado para ser parásitos, algunos son organismos de vida libre (Pérez-Ponce de León et al., 2007).

Los organismos más estudiados como hospederos de los helmintos son los peces, ya que éstos suelen albergar al menos a los tres grandes grupos de helmintos (platelmintos, nemátodos y acantocéfalos) (Williams y Jones, 1994). Desde hace más de treinta años, Pérez-Ponce de León et al., 1996, han documentado a los helmintos que infectan peces en México. En este documento se hace referencia solo a aquellos helmintos que son parásitos y, particularmente, parásitos de elasmobranquios, ya que son considerados los depredadores tope de las redes alimenticias y se alimentan de distintas especies de peces.



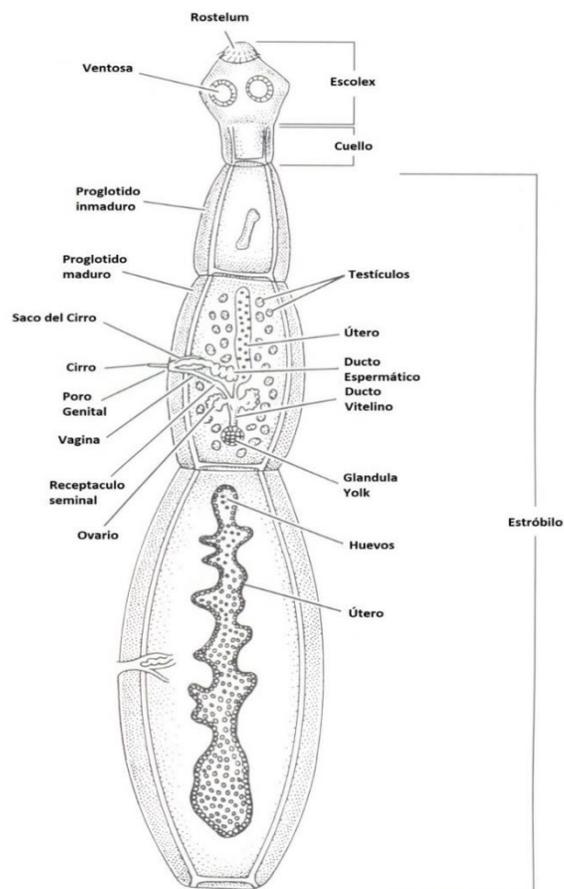
**Figura 1.** Breve clasificación de los helmintos, tomado y modificado de WoRMS (<http://www.marinespecies.org>)

### 2.2.1.1. Céstodos

Son parásitos hermafroditas. En la fase adulta suelen encontrarse en el tubo digestivo de vertebrados (Caspeta-Mandujano et al., 2009).

Los cestodos se encuentran formados por un escólex (Figura 2), el cual puede encontrarse ornamentado con órganos de sujeción, como ganchos o ventosas, que son de vital importancia para su taxonomía según la forma, estructura y dimensiones. Seguidamente se encuentra el cuello y el estróbilo. El cuello es la estructura que dará origen a los proglótidos (secciones del cuerpo del céstodo) mientras que el estróbilo está formado por una cadena de proglótidos en los cuales

se encuentran los órganos reproductores femeninos y masculinos (Figura 2). Los últimos proglótidos son solo bolsas llenas de huevos, las cuales suelen romperse en el intestino del hospedador para liberar su contenido y luego salir al medio junto con las heces (Rhode, 1993; Brusca y Brusca, 2003; Roberts y Janovy, 2005). Los céstodos carecen de aparato digestivo, por lo que la absorción de nutrientes se lleva a cabo a través del tegumento (Williams y Jones, 1994).

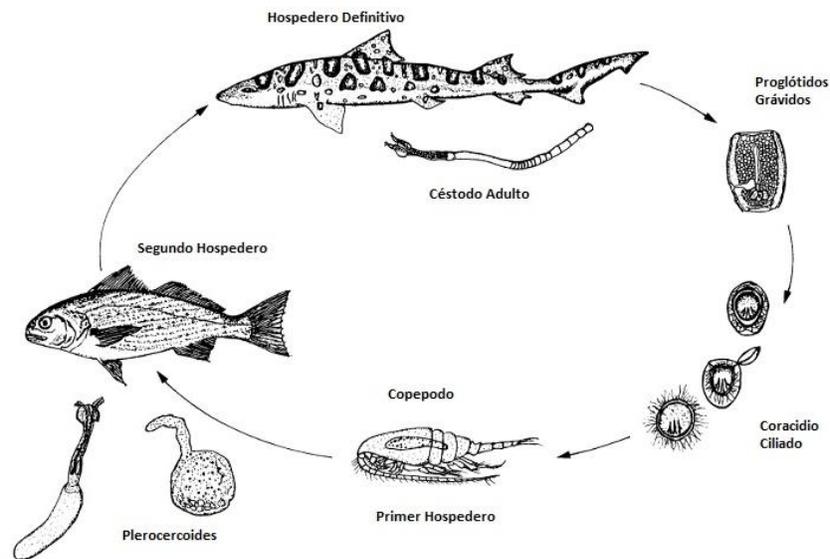


**Figura 2.** Estructuras básicas de un cestodo (Tomado y modificado de Brusca y Brusca, 2003).

### 2.2.1.1.2. Ciclo de vida

Los céstodos generalmente presentan un ciclo de vida indirecto, esto es, necesitan de uno o más hospederos intermediarios para completar su ciclo de vida (Vidal-Martínez et al., 2002).

El ciclo de vida comienza cuando los huevos son expulsados al ambiente junto con las heces. De los huevos se desarrolla, el coracidio, que son larvas ciliadas, en algunos casos con 6 ganchos. Esta larva escapa y da origen a un procercoide dentro del primer hospedero intermedio (generalmente un copépodo). El segundo hospedero puede ser un pez que se alimente de plancton y dentro del cual el procercoide se desarrolla en plerocercoides. El ciclo es completado en tiburones (Figura 3), mamíferos marinos o peces como los de la familia Balistidae, Lutjanidae, Serranidae, entre otros (Sakanari y Moser, 1989; Rhode, 1993).



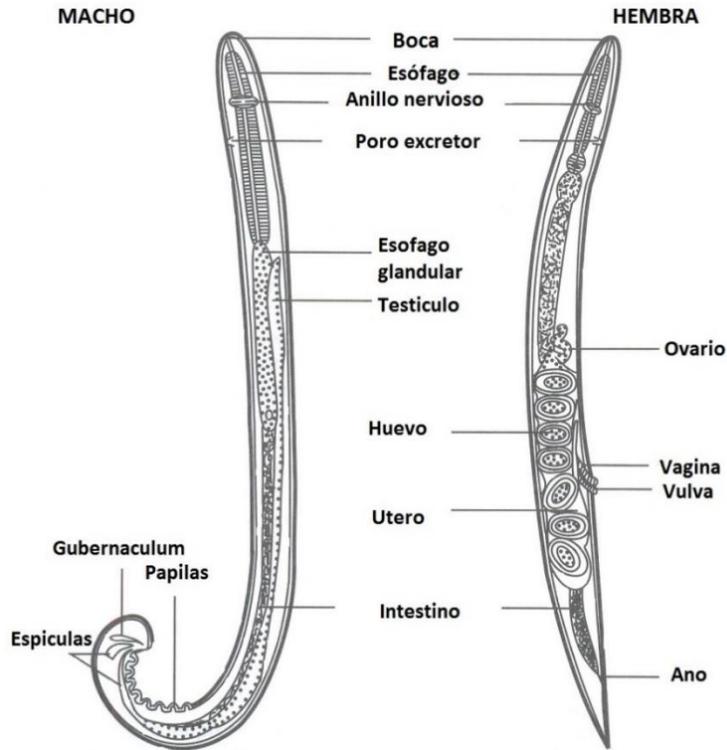
**Figura 3.** Ciclo de vida de un céstodo típico (Tomado y modificado de Sakanari y Moser, 1989).

### **2.2.1.2. Nemátodos**

Los nemátodos son gusanos delgados, de cuerpo cilíndrico y presentan dimorfismo sexual muy marcado, las hembras suelen ser de mayor tamaño en comparación con los machos (Vidal-Martínez et al., 2002; Caspeta-Mandujano et al., 2009). Las especies de vida libre pueden alcanzar hasta 5 centímetros (2,0 pulgadas) y algunas especies de parásitos son más grandes. El cuerpo a menudo se encuentra ornamentado con anillos, verrugas y/o protuberancias, bandas, placas, pequeñas proyecciones u otras estructuras distintivas (Yamaguti, 1961; Rhode, 1993). Estos parásitos en su estadio adulto infectan el tubo digestivo de vertebrados (Caspeta-Mandujano et al., 2009).

La taxonomía de estos parásitos está basada en la morfología de los machos (Figura 4), los cuales presentan modificaciones en los labios, pseudolabios, dientes larvales, verrugas, alas y bolsas copulatrices que son características de cada especie (Moravec et al., 1994).

La pared del cuerpo de los nemátodos se encuentra constituida por una cutícula, hipodermis y una pared de músculo. La cubierta más externa es la cutícula, la cual a su vez la podemos subdividir en tres regiones, la cortical, la media y la zona basal. La zona cortical se encuentra cubierta por una pequeña película, llamada epicutícula (Yamaguti, 1961; Rhode, 1993; Roberts y Janovy, 1935).



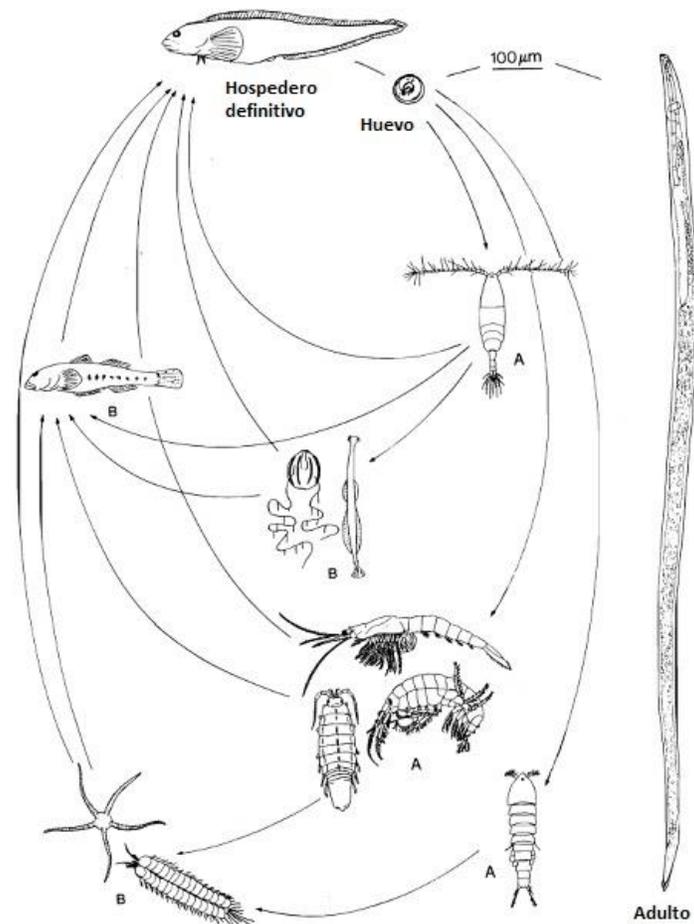
**Figura 4.** Estructuras internas de un nemátodo macho y hembra (Tomado y modificado de Caspeta-Mandujano et al., 2009).

#### 2.2.1.2.1. Ciclo de vida

Los nemátodos poseen ciclos de vida muy complejos, esto debido a que algunas especies presentan ciclos de vida directos, mientras que otras pueden tener a más de tres hospederos intermediarios; en los cuales los primeros hospederos intermediarios suelen ser insectos acuáticos, copépodos y crustáceos. Los peces suelen actuar como hospederos intermediarios, definitivos o paraténicos (de transporte). Para ejemplificar esto en la Figura 5 se observa el ciclo de vida de *Hysterothylacium aduncum* (Køie, 1993; Moravec et al., 1994).

El ciclo de vida de los nemátodos puede dividirse en dos, una etapa parasitaria (la cual se desarrolla dentro del hospedador definitivo) y la etapa pre-parasitaria (en los hospedadores intermediarios); también podemos encontrar siete fases en su desarrollo: huevo, cuatro etapas larvales (L1, L2, L3 y L4) y dos etapas

adultas con sexos separados. En la mayoría de los nemátodos la etapa parasitaria es la L3 (Caspeta-Mandujano et al., 2009).



**Figura 5.** Ciclo de vida de un nemátodo (*Hysterothylacium aduncum*). Los primeros hospederos (A) están infectados con larvas de tercer estadio; los hospederos paraténicos (B) que solo transportan a los nemátodos a los hospederos definitivos (Tomado y modificado de Køie, 1993).

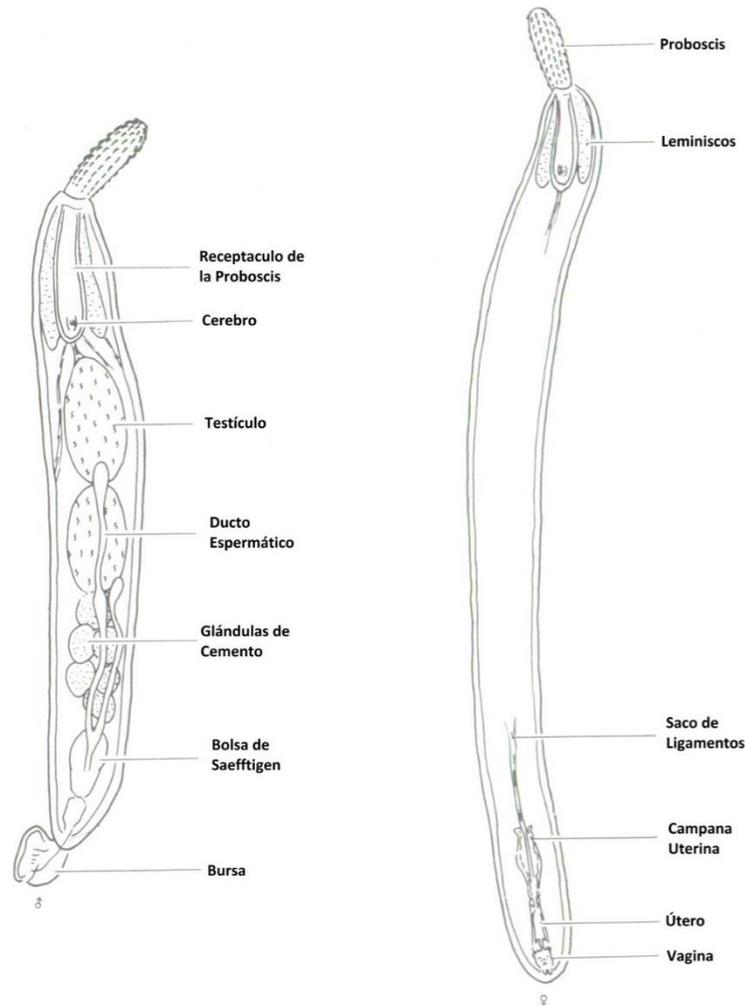
### 2.2.1.3. Acantocéfalos

Los acantocéfalos demuestran una gran adaptación debido a su modo de vida parasitario y por el hábitat en el que son encontrados. Han presentado evolutivamente la reducción en músculos, nervios, sistema circulatorio y excretor; así como la ausencia o pérdida del sistema digestivo, por lo que la absorción de

nutrientes se da por medio de la pared del cuerpo (Roberts y Janovy, 1935). Al cuerpo de éstos podemos dividirlos en dos partes: el presoma (en donde se encuentra la proboscis y el cuello) y el tronco. La pared del cuerpo está compuesta por cutícula, hipodermis sinsicial y una capa músculo parietal subyacente. La proboscis puede ser globosa o elongada, cilíndrica, y se encuentra en su totalidad cubierta por ganchos, arreglados de manera lineal o espiral (Yamaguti, 1963).

El tronco generalmente es circular en la sección transversal; el tronco es liso, arrugado transversalmente e incluso pseudo segmentado, puede ser espinado en la parte anterior o alrededor del poro genital; las espinas que podemos encontrar en la parte anterior son más pequeñas que los ganchos de la proboscis (Yamaguti, 1963). El receptáculo que recibe a la proboscis invaginada está compuesto por una doble capa de músculos espirales con o sin una hendidura en la parte media (Yamaguti, 1963; Amin, 1998).

En este grupo los sexos son separados, muchas de las especies de acantocéfalos exhiben un gran dimorfismo sexual (Figura 6), con diferencias principales en el tamaño y la forma. Generalmente las hembras suelen ser de mucho mayor tamaño que los machos y suelen presentar más espinas desarrolladas que los machos (Smith, 2006).

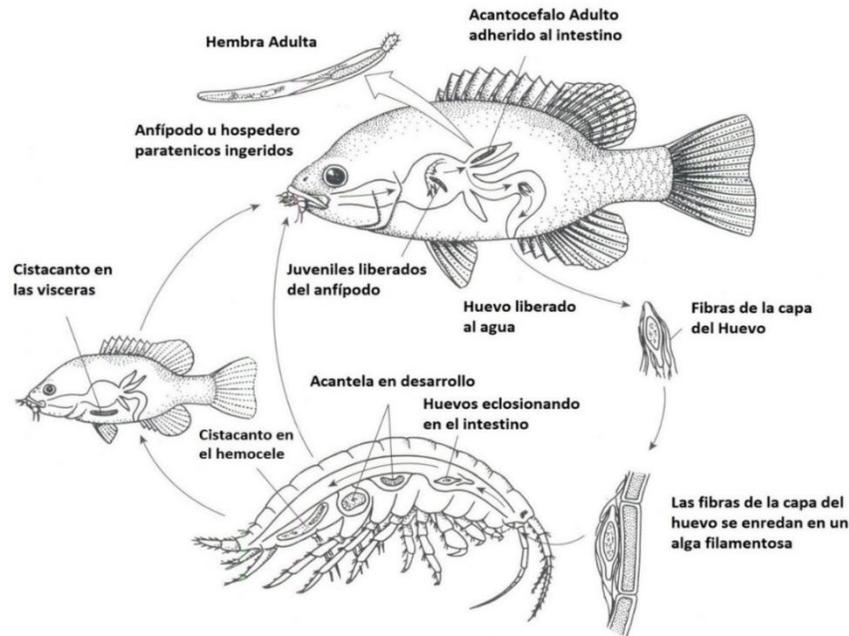


**Figura 6.** Estructuras de un acantocéfalo típico, del lado derecho la hembra (♀) y el izquierdo el macho (♂) (Tomado y modificado de Williams y Jones, 1994).

### 2.2.1.3.1. Ciclo de vida

Cada especie de acantocéfalo tiene al menos dos hospederos intermediarios en su ciclo de vida (Figura 7). El primer hospedero intermediario es un insecto, crustáceo o miriápodo, este artrópodo consume el huevo del acantocéfalo, una vez dentro del invertebrado pasa por una serie de etapas larvales (acantela y cistacanto). Especies de vertebrados pueden actuar como hospederos paraténicos al consumir artrópodos infectados con los cistacantos, éstos se adhieren a las

vísceras, esperando a ser consumidos por el hospedero definitivo (Roberts y Janovy, 1935).



**Figura 7.** Ciclo de vida de un acantocéfalo típico (Tomado y modificado de Roberts y Janovy, 1935).

### 2.2.2. Coevolución y biogeografía de los parásitos

A lo largo del tiempo han sido evaluadas dos perspectivas básicas del sistema hospedero-parásito: la más simple, menciona que los linajes de parásitos persisten a lo largo del tiempo y especifican de manera paralela a sus hospederos; bajo este concepto, cuando los hospederos se extinguen, también lo hacen sus parásitos (Koh et al., 2004). Esta perspectiva produjo una vista integrada de la coevolución, la cual asume que los parásitos son altamente específicos, por lo que coevolucionan con su hospedero (Hoberg y Brooks, 2008).

Halas et al., 2008 mencionan que las asociaciones parásito-hospedero pueden ser exploradas en el contexto “Hipótesis del pulso de taxón” (TPH, por sus siglas en inglés), la cual aborda patrones generales y únicos de la diversificación y

biogeografía. Los patrones generales que menciona son: el aislamiento al por mayor de una biota por la formación de una barrera (un evento de vicarianza), lo que conlleva a dos biotas hermanas contiguas (lo cual ocasiona pares de especies hermanas en muchos clados), y la expansión al por mayor de un Biota tras la ruptura de la barrera original. Siguiendo el concepto de TPH, los distintos clados de parásitos deberían mostrar patrones geográficos alternos de expansión y aislamiento, así como las especies de vida libre (Hoberg y Brooks, 2008).

Los helmintos parásitos suelen ser buenos marcadores de las relaciones ecológicas contemporáneas e históricas. Los complejos ciclos de vida se encuentran muy correlacionados con redes alimentarias complejas. Los rangos de los parásitos y geográficos de los parásitos se encuentran limitados históricamente por ciertas asociaciones genealógicas y ecológicas, las cuales interactúan a su vez dando lugar a las características de una comunidad parasitaria (Hoberg, 1996).

Caira y Healy (2004) realizó un compendio sobre los grupos de parásitos en elasmobranquios y en qué parte del cuerpo encontrarlos, así como también menciona cuantas familias por grupos de parásitos aproximadamente han sido descritas para cada parte de cuerpo. Menciona que los cestodos son el grupo de parásitos que se encuentran en todos los elasmobranquios (34 familias, cerca de 800 especies de cestodos han sido descritas), los nemátodos son otro de los grupos abundantes (14 familias, 50-80 especies descritas), los acantocéfalos suelen ser encontrados en menor cantidad (5 familias, aproximadamente 8 especies) lo que hace pensar que son infecciones accidentales

### **2.3. Aspectos generales de *Rhizoprionodon terraenovae***

El cazón, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836), son tiburones pequeños, grises y aerodinámicos, con hocicos característicos, largos y puntiagudos (Figura 8). El borde de la aleta anal es recto o ligeramente cóncavo. La segunda aleta dorsal se encuentran detrás de la aleta anal. Los machos alcanzan al menos 1 m de longitud, las hembras pueden ser un poco más grandes a 1.2 m. Su peso promedio es de 7.25 kg (<http://marinebio.org>).

El cazón, *R. terraenovae*, es una especie que posee hábitos costeros, la cual suele distribuirse desde el norte del Atlántico hasta el sur del Golfo de México. Según Parsons y Hoffmayer (2005), la abundancia relativa de *R. terraenovae* se encuentra limitada por factores ambientales en el Golfo de México. Reportan que la abundancia relativa de los machos es mayor en primavera y una disminución en verano, llegaron a esta conclusión que la disminución de la abundancia depende de la temperatura y condiciones de bajo oxígeno disuelto, estas variables resultan importantes para esta especie de tiburón ya que presenta una alta actividad, valores metabólicos altos y una baja capacidad aeróbica.

Las estructuras de tallas para *R. terraenovae* en las costas de Campeche, según Dorantes-Hernández (2016) están representadas por un intervalo de 31 a 106 cm, con una longitud total (LT) promedio de 79 cm ( $\pm 22.21$  DE) en el caso de las hembras; mientras que para los machos el intervalo va de los 31 a 109 cm, con una LT promedio de 82 cm ( $\pm 19.10$  DE).



**Figura 8.** *Rhizoprionodon terraenovae* tomado de [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).

Han sido realizados diversos trabajos utilizando el contenido estomacal para la estimación de la dieta, hábitos alimenticios, la posición trófica, entre otros de *R. terraenovae* (Hobson y Welch, 1992; Parsons y Hoffmayer, 2005; Drymon et al.,

2012; Viana-Morayta, 2016; Flores-Martínez, 2017) y han concluido que el cazón suele alimentarse principalmente de peces teleósteos en las etapas juveniles y adultos, mientras que los neonatos se alimentan en mayor cantidad de crustáceos y moluscos, este comportamiento de cambio dietético en diferentes estados ontogénicos es común en carcarínidos y otros tiburones (Hoffmayer y Parsons, 2003) así como también la diversidad de presas en los adultos es mayor en comparación con los juveniles (Drymon et al., 2012); empleando la técnica de los isótopos estables para cuantificar el rol trófico que esta especie desempeña en el Golfo de México (Drymon y Powers, 2012; Dorantes-Hernández, 2016; Flores-Martínez, 2017), no han encontrado diferencias significativas para los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  comparando hembras contra machos, también juveniles contra adultos de este cazón; los traslapes tróficos que han sido reportados ubican a esta especie como una especialista (Flores-Martínez, 2017) tanto hembras vs machos, adultos vs juveniles; sin embargo Dorantes-Hernández (2016) encontró una relación logarítmica entre la longitud total y el  $\delta^{13}\text{C}$ , el cual demuestra que cuando los tiburones aumentan de talla, los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  se van haciendo más negativos.

#### **2.4. Barreras biogeográficas y la distribución de especies.**

Los océanos han sido considerados sistemas continuos o abiertos en términos de barreras biogeográficas en ecosistemas terrestres suelen tener mayor impacto en la distribución de las especies y en contextos marinos no son altamente significantes (Myers, 1997), recientemente es sabido que en éstos ambientes, las barreras biogeográficas y filogenéticas son las que interrumpen la conectividad de las poblaciones, y pueden ser producidas por las corrientes, cambios en la temperatura superficial del mar, barreras físicas, las surgencias y la disponibilidad de recursos (Chabot et al., 2015). Diversos estudios genéticos de Panacuilli et al. (1996) sobre los percebes costeros en el Mediterráneo demuestra que existen poblaciones distintas entre localidades del océano Atlántico y en el Mediterráneo. De igual manera Springer (1982) ha demostrado que el en océano Indo-Pacífico en

la costa este de África hasta el oeste, una barrera biogeográfica importante para los peces costeros es el margen occidental de la placa del Pacífico; para esta misma región Myers (1994) demostró que el margen de la placa es una barrera importante para algunos anfípodos de aguas poco profundas, así como también para algunas especies de cangrejos del género *Hypsophrys*, que son de aguas profundas. La existencia de las barreras biogeográficas se reconoce a través de las discontinuidades que se produce en la distribución de una especie. Por lo que éstas favorecen a la especiación alopátrica, que trae consigo altos niveles de endemismo en rangos de escalas (Myers, 1997)

### **III. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

1. ¿Cuál es el tipo de fauna parasitaria que presenta el cazón *Rhizoprionodon terraenovae*, y cuáles son los parámetros de infección de éstos, en las costas de Campeche?
2. ¿Presenta las mismas interacciones tróficas el cazón *R. terraenovae* a lo largo de las costas Campechanas?
3. ¿Existe el sistema hospedero-parásito en elasmobranchios?
4. ¿Existe una alteración en las interacciones tróficas de *R. terraenovae* a consecuencia de la diversidad parasitaria?
5. ¿Existe más de una población trófica de *R. terraenovae* en las costas de Campeche?

#### IV. **HIPÓTESIS GENERAL**

Ante la presencia de barreras biogeográficas en las costas de Campeche (San Francisco de Campeche vs Ciudad de Carmen), así como la dependencia de los parásitos de las características bióticas y abióticas del lugar, se espera que el cazón *Rhizoprionodon terraenovae*, presente una fauna parasitaria diferente en relación con la localidad, lo que ocasionará un cambio en las interacciones tróficas y por ende en las composiciones isotópicas.

##### **A. 4.1. Hipótesis particulares**

1. Debido a que los elasmobranquios son los depredadores tope en muchas de las redes tróficas, se encontrarán parásitos adultos en las válvulas espirales de *R. terraenovae*, los cuales tendrán abundancias, prevalencias e intensidades medias, altas.
2. Dado que las barreras biogeográficas son limitantes en la distribución y dispersión de las especies, los tiburones colectados en San Francisco de Campeche y Ciudad del Carmen, presentarán interacciones tróficas diferentes.
3. Debido a que los parásitos se alimentan del hospedero, presentarán enriquecimiento isotópico.
4. Los parásitos son reguladores de las redes tróficas, una mayor abundancia, prevalencia e intensidad promedio de ellos en el hospedero afectará de manera negativa.
5. Al existir una barrera biogeográfica entre ambas regiones muestreadas, la composición isotópica y la parasitofauna serán diferentes, por lo tanto, existe más de una población trófica en costas Campechanas.

## V. **OBJETIVO GENERAL**

Determinar la diversidad endoparasitaria del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* en las costas de Campeche, así como la influencia que pueden generar en el sistema hospedero-parásito.

### 5.1. **Objetivos Específicos**

1. Analizar e identificar la fauna parasitaria presente en el cazón *Rhizoprionodon terraenovae*, así como determinar los parámetros de infección (prevalencia, abundancia e intensidad media) de los parásitos en las costas de Campeche.
2. Analizar las interacciones tróficas a nivel intraespecífico y regional del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* en las costas de Campeche.
3. Determinar la existencia del sistema hospedero-parásito en el cazón capturado en las costas de Campeche.
4. Analizar y evaluar si existe una alteración en las interacciones tróficas del *R. terraenovae* a causa de la fauna parasitaria en las costas Campechanas.
5. Evaluar e identificar si existe más de una población trófica del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* en las costas de Campeche.

## **VI. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **6.1. Área de estudio**

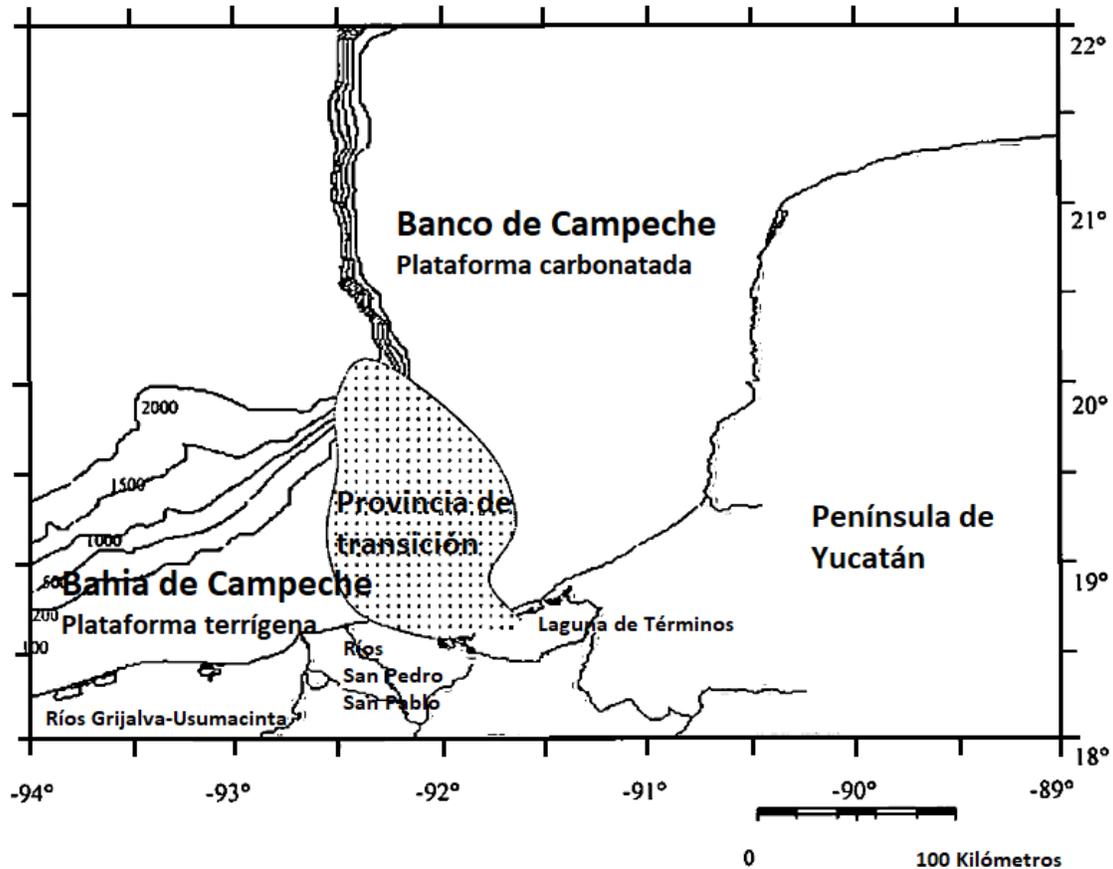
Se eligieron dos sitios de muestreo basados en la regionalización del Golfo de México establecida por Ortiz y De la Lanza, (2006), las cuales se caracterizan por presentar condiciones abióticas diferentes y por ende puede influir en la diversidad parasitaria. En la Región Sur Oriental, el punto de muestreo es la localidad de Isla Aguada ( $18^{\circ}47'05''\text{N}$ ;  $91^{\circ}29'30''\text{O}$ ), la cual se encuentra situada en el extremo oeste de la Península del Palmar, frente al litoral costero de Ciudad del Carmen. Se encuentra dentro del polígono del Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, designado desde 2004 como el sitio Ramsar y elevado a la categoría de Humedal de Importancia Prioritaria Internacional y considerada por la CONABIO como un área marina prioritaria para la conservación. En la Región Occidental, el segundo punto de muestreo será en la ciudad San Francisco de Campeche la cual se encuentra ubicada geográficamente entre los paralelos  $19^{\circ}51'00''\text{N}$ , y entre los meridianos  $90^{\circ}31'59''\text{O}$  dentro de la ciudad se encuentra ubicado los muelles (San Román, 7 de agosto, Dársena, Lerma) con una distancia no mayor a 1 km entre ellos. Ambos campos pesqueros dedicados a la pesca de elasmobranchios (Dorantes-Hernández, 2016; Viana-Morayta, 2016; Flores-Martínez, 2017).

#### **6.1.1. Características de la zona**

La Sonda de Campeche, Según Antoine y Gilmore (1970), se localiza en la parte sur del Golfo de México, entre dos provincias geológico sedimentarias: al oeste la Bahía de Campeche y la provincia de transición (Área de Ciudad del Carmen) con sedimentos de tipo terrígeno clástico que provienen del sistema fluvial (limo-arcillosa); y al este el Banco de Campeche (Área de San Francisco de Campeche), caracterizada por sedimentos calcáreos que provienen de la plataforma carbonatada de Yucatán.

Las características de mayor importancia ecológica para estas regiones son la circulación litoral, el intercambio de aguas oceánicas y costeras, la descarga fluvial, y la transición de materiales de origen terrestre y de sedimentos calcáreos (Sánchez-Gil *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983; García-Cuellar *et al.*, 2004). Estas características establecen un sistema sedimentario y comunidades biológicas dominadas principalmente por organismos detritívoros (González-Macías, 1997; García-Cuellar *et al.*, 2004).

El clima de esta región es caliente subhúmedo con lluvia en verano, la temperatura media anual alrededor de 26°C y la precipitación promedio oscila entre 1100 y 2000 mm (García, 1973). La circulación oceánica en esta zona se establece con base a una rama de la Corriente de Lazo, la cual forma un giro ciclónico dentro de la Sonda de Campeche (Capurro, 1972). A una distancia menor de 180 km mar adentro, las corrientes están influenciadas por los vientos dominantes: durante el verano se dirigen al Noroeste y en invierno cambian hacia el Este. Dicho cambio se ve afectado por el flujo de agua proveniente de la Corriente de Lazo, que cuando se mezcla con el giro ciclónico, lo desvía hacia el Este (Monreal-Gómez y Salas de León, 1990; Martínez-López y Pares-Sierra, 1998), persiste todo el año a través de la parte norte de la región carbonatada. En la parte sur de la plataforma las interacciones exteriores ocurren entre las descargas de los ríos y el agua oceánica (Czitrom *et al.*, 1986; Carranza-Edwards *et al.*, 1993) (Figura 9).



**Figura 9.** Sureste del Golfo de México, donde se incluyen el Banco de Campeche, la Bahía de Campeche y la provincia sedimentaria (Tomado y modificado de Hernández-Arana, 2003)

## 6.2. Trabajo de campo.

Se realizaron muestreos mensuales durante la época de lluvias (junio, julio y agosto) de 2016 para ambas regiones de muestreo (San Francisco de Campeche y Ciudad de Carmen) sobre la pesca artesanal, la cual constó en la identificación los elasmobranquios mediante las claves Carpenter (2002), para posteriormente proceder al registro de datos biométricos como: talla (cm), peso (kg) y sexo (ausencia o presencia de cláspers), así como fecha y lugar de captura. Una vez identificado se extrajo la válvula espiral (de acuerdo a literatura órgano interno que más parasitado), músculo dorsal blanco (1 gramo) y sangre (1ml) de cada organismo. Los tres tejidos se conservaron en hielo hasta su traslado al Laboratorio de Ecología Trófica del Instituto EPOMEX de la Universidad Autónoma de

Campeche.

**Cuadro 2.** Regiones de colecta y cantidad de muestras de músculo recuperados para cada mes.

<i>Meses de Colecta</i>	<i>Regiones de muestreo</i>	
	<b>SFC</b>	<b>CDC</b>
<i>Junio</i>	37	8
<i>Julio</i>	15	9
<i>Agosto</i>	24	13

### **6.3. Trabajo de laboratorio**

#### **6.3.1. Análisis helmintológico**

Una vez obtenidas las válvulas espirales se procedió a una revisión externa, seguidamente se realizaron disecciones transversales de cada una con un bisturí y tijera, se depositaron conteniéndolos en cajas Petri, y se mantuvo húmeda la muestra con solución salina (uso industrial); empleando dos placas de vidrio para ser revisadas bajo un microscopio estereoscópico (Nikon SMZ-800 con objetivo de 6x). La diversidad parasitaria obtenida se clasificó (céstodos, nemátodos o acantocéfalos) y una parte conservadas en alcohol al 96% (para procesos de tinción e identificación) y otra parte en refrigeración (para análisis isotópicos). Estas muestras se depositaron en viales Eppendorf rotulados con la información del hospedero.

##### **6.3.1.1. Tinción y aclaración de endoparásitos**

Dependiendo de la clase de endoparásitos colectados se realizó el proceso de tinción o aclaración para su posterior identificación mediante el análisis morfométrico. En el caso de la tinción (particularmente carmín Meyer-Schuberg's, Sigma Carmine), esta es utilizada principalmente para helmintos la cual consiste en:

1. Previamente mantener la muestra en un vial con alcohol al 70% para eliminar el exceso de formol al 4% (si es el caso).
2. La muestra es sumergida en el carmín durante unas 8- 24 hrs, dependiendo

el tamaño del parásito.

3. Seguidamente se procede a contrastarlo con una solución de alcohol acidulado (unos pocos segundos).
4. Posteriormente se procede a la deshidratación en una serie de alcoholes graduales (70%, 80%, 90%, 96% [5-10 min] y 100% [15-30 min]).
5. A continuación, se efectúa la aclaración del parásito, en aceite de clavo (Sigma Clove oil) a diferentes concentraciones (10%, 50%, 90% y 100%) durante 10 a 15 min en cada una de las concentraciones.
6. Finalmente se hacen las preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá, cada placa es rotulada con el nombre científico del hospedero, el número, lugar de colecta, órgano donde se encontró el parásito, fecha de revisión y fecha de montaje de la muestra.

En el caso de métodos de aclaración (particularmente con glicerina a diferentes proporciones 1:10, 1:5 y 1:2), estos son aplicados principalmente a nemátodos, por la presencia de su estructura cuticular gruesa, mediante el siguiente procedimiento:

1. Para eliminar el exceso de formol al 4%, se dejan reposar en alcohol al 70%, por unas horas (si es el caso).
2. Posteriormente se transfieren por varias soluciones de glicerina/agua destilada a diferentes proporciones.
3. Por cada proporción el tiempo de aclarado varía, según el tamaño del ejemplar, manteniéndolo en constante revisión bajo el estereoscopio.
4. Una vez terminado el aclarado, la muestra es montada en un portaobjetos y preparado semi permanentemente con gelatina glicerinada.

#### **6.3.1.2. Identificación de endoparásitos.**

Cada ejemplar ya teñido o aclarado, según el caso, se observó bajo el microscopio óptico (Olympus con contraste de fases DIC Nomarky y cámara clara)

a diferentes objetivos (10X, 20X, 40X y 100X), cada ejemplar se fotografió con cámara clara, para generar una base de datos de éstos; así mismo serán medidos para poder dar una descripción taxonómica de los ejemplares, utilizando libros especializados en la materia y claves de identificación, en el caso de los céstodos (Khalil et al., 1994; Palm, 2004), para nemátodos (Yamaguti, 1961) y acantocéfalos (Yamaguti, 1963) esto para poder llegar al menor taxón posible.

#### **6.4. Análisis de isótopos estables**

##### **6.4.1. Preparación de muestras.**

Para el proceso de preparación de las muestras (músculo) para su posterior análisis en el espectrómetro de masas de razones isotópicas (EMRI), los pasos fueron los siguientes:

1. Se extrajo la humedad de los tejidos (músculo y parásitos) en una estufa a una temperatura menor a 60 °C por 48 hrs.
2. Seguidamente, teniendo la muestra sin humedad, se procedió a macerar con un mortero de ágata, hasta obtener un polvo fino homogéneo.
3. La muestra es depositada en viales de cristal, con ayuda de una espátula.
4. Entre cada muestra el mortero es limpiado con agua destilada y una mezcla de acetona/hexano (1:1) para eliminar residuos de la muestra recién macerada, y así evitar contaminaciones.
5. Con ayuda de una microbalanza (marca OHAUS con precisión de  $\pm 0.0001\text{g}$ ) se procede a pesar  $\pm 0.001\text{ g}$ , los cuales son depositados en una cápsula de estaño (8x5 mm).

Para las muestras de sangre y parásitos, el proceso de preparación fue el siguiente:

1. Primeramente, una parte de las muestras fue centrifugada a 1500 rpm

durante 15 min para dividirla en suero y plasma.

2. Seguidamente se les extrajo la humedad utilizando una liofilizadora marca LABCONCO a  $-45^{\circ}\text{C}$  a una presión de 24 a  $27 \times 10^{-3}$  mbar.
3. Teniendo la muestra bien seca, se procede a macerar con un mortero de ágata, hasta obtener un polvo muy fino.
4. La muestra es depositada en viales de cristal, con ayuda de una espátula.
5. Entre cada muestra el mortero es limpiado con agua destilada y una mezcla de acetona/hexano (1:1) para eliminar residuos de la muestra recién macerada, y así evitar contaminaciones.
6. Con ayuda de una microbalanza (marca OHAUS con precisión de  $\pm 0.0001\text{g}$ ) se procede a pesar  $\pm 0.001$  g, los cuales son depositados en una cápsula de estaño (8x5 mm).

Los tejidos fueron enviados y analizados en el Laboratorio de Espectrometría de masas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (LESMA-CICIMAR) en un espectrómetro de masas Delta V Plus de Thermo Scientific automatizado con una precisión por corrida de 1.0 ppm (20-20 espectrómetro de masas, PDZEuropa, Scientific Sandbach, United Kingdom, UK).

La abundancia relativa de los isótopos  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  será reportada por medio de la siguiente relación estándar:

$$\delta(\text{ppm}) = \left( \frac{(R \text{ muestra})}{(R \text{ estandar})} - R \text{ estandar} \right) * 1000$$

Dónde:

$\delta$ = es la composición isotópica de la muestra (carbono y oxígeno) en referencia al estándar en partes por mil

$R$ = es la razón del isótopo pesado al ligero (Fry, 2006).

El estándar para el  $\delta^{13}\text{C}$  fue el PDB (Pee Dee Belemnita) con una precisión de 0.05 a 0.1; mientras que para el  $\delta^{15}\text{N}$  el  $\text{N}_2$  atmosférico, con una precisión de 0.1.

## 6.5. Trabajo de gabinete.

Para el caso de endoparásitos, se determinaron los parámetros de infección de prevalencia e intensidad media de endoparásitos a nivel intraespecífico y por región, propuestos por Bush et al., (1997).

### 6.5.1. Prevalencia

Es el número de hospederos infectados con 1 o más individuos de una especie de parásito en particular (o grupo taxonómico) dividido por el número de hospederos examinados por esa especie de parásito. Este parámetro se expresa como un porcentaje cuando es usado descriptivamente o como una proporción cuando es usado dentro de modelos matemáticos (Bush et al., 1997).

$$Prevalencia = \frac{\# \text{ de hosp. parasitados}}{\# \text{ hosp. revisados}} * 100$$

### 6.5.2. Intensidad Media

Es la intensidad promedio de una especie de parásito en particular entre los miembros infectados de una especie de hospedero en particular. En otras palabras, es el número total de parásitos de una especie en particular encontrados en una muestra divididos entre el número de hospederos infectados con esa especie de parásito. Es prudente considerar que es el reflejo de una intensidad típica, a menudo no es una infección debido a que por lo general se encuentran agregados entre sus hospederos (Bush et al., 1997).

$$Intensidad \text{ media} = \frac{\# \text{ total de sp's de X parásito}}{\# \text{ de hosp. infectado con X parásito}}$$

### 6.5.3. Abundancia

Es el número total de individuos de una especie de parásito en particular, entre el número total de hospederos revisados, independientemente si éstos están infectados o no (Bush et al., 1997).

$$Abundancia = \frac{\# \text{ total de sp's de } X \text{ parásito}}{\# \text{ total de hosp. revisados}}$$

### 6.5.4. Diversidad endoparasitaria

También se utilizó el índice de Shannon "H" (Pielou, 1975), para determinar la diversidad de endoparásitos presentes en el hospedero, valores altos de diversidad indican la presencia de varios parásitos y viceversa y se calculó con la siguiente fórmula:

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

Dónde:

*pi* = proporción de individuos hallados en la especie *i*-ésima.

Para el caso de isótopos estables, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , se calcularon a partir de las razones medidas en la muestra y la de los elementos estándares usando la expresión (Boutton, 1991):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = \left( \frac{(R_{\text{muestra}})}{(R_{\text{estándar}})} \right) * 100$$

Dónde:

*R muestra* = para  $\delta^{15}\text{N}$ , es la proporción entre sus isótopos  $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ ; Mientras que

para  $\delta^{13}C$  es la proporción de los isótopos de  $^{13}C / ^{12}C$  y

$R_{estandar}$  = para  $\delta^{15}N$ , será nitrógeno atmosférico; mientras que para  $\delta^{13}C$  será Pee Dee Belemnita (PDB).

#### 6.5.5. Relación C:N y correcciones matemáticas.

Una vez comprobado los supuestos antes mencionados se determinó la relación C:N como prueba de homogeneidad isotópica entre tejidos. Teóricamente se sabe que los valores entre 2.5 y 3.5 para la relación C: N del tejido analizado, significa la presencia de proteínas puras, libres de lípidos o compuestos nitrogenados (urea) los cuales alterarían la composición isotópica. Para todos aquellos valores fuera del intervalo antes mencionado, se aplicó una corrección matemática.

En el caso de  $\delta^{15}N$  relacionado a urea se utilizó la ecuación propuesta por Dorantes-Hernández (2016), la cual usa los valores de  $\delta^{15}N$  sin extracción de urea y  $\delta^{15}N$  con extracción de urea, para obtener una ecuación que de un ajuste lineal; esto debido a que en los valores de la relación C:N (<2.8) presentan compuestos nitrogenados:

$$Y = 0.83(\delta^{15}N - SE) + 2.2772$$

Dónde:

$Y = mx + b$  (ecuación de la recta)

$m =$  pendiente (0.83)

$b =$  ordenada al origen (2.2772)

$x =$  valores de  $\delta^{15}N - SE$  (error estándar)

En el caso de  $\delta^{13}C$  relacionado a lípidos que puedan encontrarse en los tejidos (con valores de C:N >3.5) se aplicó una corrección matemática, propuesta por Post (2007):

$$\delta^{13}C_{normalizado} = \delta^{13}C_{sin\ tratar} - 3.32 + 0.99 \times C:N$$

El resultado ( $\delta^{13}C$  *normalizado*) nos dará una estimación de  $\delta^{13}C$  el cual se encuentra sin los efectos de la concentración de lípidos de la muestra inicial, la cual es comparable con la extracción química de lípidos (Post, 2007).

Una vez corregidos aquellos valores fuera del intervalo, se procedió a determinar si existen diferencias significativas entre los valores de  $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$  en músculo y sangre (plasma y suero) a nivel intraespecífico, siendo el análisis de Mann Whitney para detectar las diferencias que puedan estarse presentando por cada uno de los tejidos antes mencionados, y el de Kruskal-Wallis para probar si provienen o no de la misma población, todo esto entre ambas localidades.

Posteriormente se aplicó la prueba de normalidad (Shapiro-Wilks) y homogeneidad de varianzas (Bartlett), y dado que los datos no cumplieron los supuestos antes mencionados, se optó por la aplicación de pruebas no paramétricas, como la de Mann Whitney.

#### **6.5.6. Amplitud, traslape y posición trófica.**

Una vez identificados aquellos grupos que presentaron diferencias significativas se procedió a la estimación de la amplitud y traslape isotópico en cada una de sus categorías (e.g. machos vs hembras). Para conocer estos aspectos se utilizará el método SIBER en el paquete SIAR propuesto por Jackson et al., 2011, disponible en el programa R (R Development Core Team, 2007). El programa SIAR realiza una secuencia donde calcula probabilidades estimando cuantitativamente la amplitud del nicho isotópico, la cual se refiere al área del polígono que utiliza los valores más extremos de la muestra, mientras que las elipses muestran el traslape que hay entre categorías. El área corregida de la elipse tiene en cuenta el tamaño de la muestra y la estructura de los datos a partir de una matriz de covarianza seleccionada de forma aleatoria que define la forma y área del mismo, donde valores menores a 1 corresponden a organismos o poblaciones de hábitos

especialistas, mientras que los valores mayores a 1 corresponden a hábitos generalistas (Bearhop et al. 2004). La media de los datos determina su ubicación y el traslape entre las elipses, considerando que los valores cercanos a 1 o mayores como un traslape alto y menores a 1 un traslape bajo (Jackson et al. 2011).

Con el objetivo de conocer si existe una variación en la posición trófica del cazón mediante los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en músculo y sus posibles variaciones en cuanto a sexos y etapas ontogénicas se les aplicó la ecuación propuesta por Post (2002):

$$PT = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{Depredador}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Base}})}{\Delta n}$$

Dónde:

$\lambda$  = posición trófica de la base.

$\Delta n$  = valor teórico de enriquecimiento en  $^{15}\text{N}$  por nivel trófico (3.1‰, Vanderklift y Ponsard, 2003).

$\delta^{15}\text{N}_{\text{Depredador}}$  =  $\delta^{15}\text{N}$  para el depredador.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{Base}}$  = determinación de  $\delta^{15}\text{N}$  para la base.

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para la base se determinará bajo los supuestos de Post (2002) quien menciona debe presentar gran abundancia en la dieta del depredador, alta presencia en la región y mantener una posición trófica de 2. La especie que cumple con estos requisitos es *Haemulon plumierii* de acuerdo a un estudio realizado por Viana-Morayta (2016).

### 6.5.7. Correlaciones de Spearman

Para determinar el nivel de correlación entre la diversidad de endoparásitos y los valores isotópicos se realizaron correlaciones de Spearman a los puntos de muestreo, para identificar relaciones significativas entre la talla (cm) cazón *Rhizoprionodon terraenovae*, la fauna endoparasitaria y las proporciones de

isótopos estables para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . De igual manera se realizaron análisis de regresión de datos combinados para resaltar diferencias entre radios de las relaciones isotópicas por categorías. También se emplearon análisis de discriminantes entre cada valor de isótopo estable del cazón *R. terraenovae* para determinar variables como el largo (cm) y la fauna endoparasitaria.

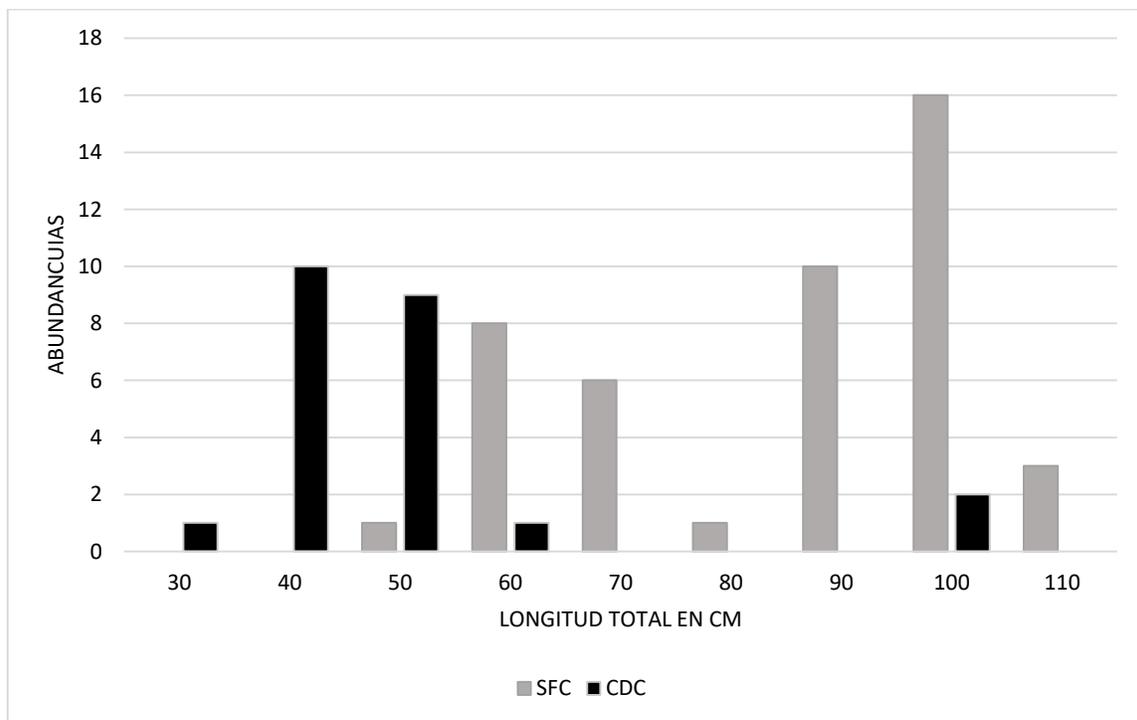
#### **6.5.8. MixSIAR**

Los modelos de mezcla suelen utilizar marcadores biológicos (isótopos estables) para estimar las proporciones de las contribuciones de la fuente (presa) hacia una mezcla (depredador). Los modelos de mezclas lineales fueron mejorados por modelos bayesianos, teniendo en cuenta la incertidumbre en los valores de origen, covariables categóricas y continuos (Stock y Semmens, 2016). Para el presente trabajo se consideraron 4 matrices biológicas (músculo, sangre, suero y plasma) del cazón *R. terraenovae*, las señales isotópicas obtenidas de estas matrices, serán comparadas con la de los parásitos (céstodos) colectados de las válvulas espirales de estos tiburones, para conocer que matriz contribuye y en qué proporción a la señal isotópica del parásito.

## VII. RESULTADOS

### 7.1. Generalidades

Fueron revisadas un total de 146 válvulas espirales de *R. terraenovae*, de ambas regiones (San Francisco de Campeche y Ciudad del Carmen), de las cuales 91 fueron machos y 55 hembras. Con respecto a las tallas de los hospederos colectados (Figura 9) encontramos que los tiburones con las mayores tallas fueron para la región de San Francisco de Campeche (SFC) con un promedio de 91.1 cm (DS 15.8) de longitud total (un total de 65 adultos y 11 juveniles), mientras que para Ciudad del Carmen (CDC) el promedio fue de 45.1 cm (DS 12.5), fue la localidad que presentó los hospederos con menores tallas (un total de 5 adultos y 25 juveniles). Las muestras obtenidas para ambas localidades son de los meses junio, julio y agosto del 2016, que es la temporada de lluvias.



**Figura 10.** Frecuencia de abundancias (eje y) por regiones de muestreo (SFC y CDC) contra la longitud total en cm (eje x).

## 7.2. Fauna parasitaria

Del total de válvulas revisadas (n=146), 56 de estas válvulas se encontraban parasitadas con al menos un tipo de endoparásito (nemátodos, céstodos o acantocéfalos), de éstas, 27 son hembras y 31 machos, para ambas regiones. Para San Francisco de Campeche (Cuadro 3) fue el que presentó el mayor número de hospederos infectados. La mayoría de las válvulas revisadas, pertenecen a machos, para ambas regiones.

**Cuadro 3.** Total de muestras analizadas por estación, Ciudad del Carmen (CDC) y San Francisco de Campeche (SFC), total de válvulas infectadas con endoparásitos divididas en Machos/Hembras (M/H).

	SFC	CDC
<b>Total válvulas</b>	100	46
<b>M/H</b>	63/37	28/18
<b>Total infectados M/H</b>	26/19	5/8

### 7.2.1. Parámetros de infección (prevalencia, intensidad media y abundancia)

San Francisco de Campeche (SFC) fue la localidad con el mayor número de hospederos infectados (n=46), mientras que Ciudad del Carmen (CDC) con solo 15 hospederos; SFC fue la localidad donde se colectaron los tres grupos de endoparásitos (Céstodos, nemátodos y acantocéfalos). Con respecto a los intervalos de infección (Cuadro 4) los céstodos fueron la clase de parásito más prevalente para ambas regiones (SFC 58% y CDC 26.09%). La abundancia para la región de SFC fue de 9.46 para los céstodos, para esta misma región en las otras clases de parásitos, la abundancia es <1; de igual manera para CDC fue de 3.08 y los demás grupos de parásitos <1 (Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Grupos de parásitos y parámetros de infección, por cada punto muestreado (San Francisco de Campeche (SFC) y Ciudad del Carmen (CDC))

Parámetros De infección	Grupos de Parásitos	Localidad	Céstodos	Nemátodos	Acantocéfalos
Hospederos infectados		SFC	46	26	4
		CDC	9	6	0
Total de parásitos		SFC	946	44	5
		CDC	142	22	0
Prevalencia		SFC	58%	36%	4%
		CDC	26.09 %	15.22%	0
Intensidad media		SFC	16.31	1.22	1.25
		CDC	11.83	3.14	0
Abundancia		SFC	9.46	0.44	0.05
		CDC	3.08	0.47	0

## 7.2.2. Identificaciones taxonómicas

Del total de endoparásitos recuperados, pertenecen a tres grandes Phylums (Acantocephala, Nematoda y Platyhelminthes), las cuales se reporta un total de 5 familias, pertenecientes 6 géneros.

### 7.2.2.1. Céstodos

Clase: Rhabditophora

Subclase: Trepaxonemata

Orden: Cestoda

Infraorden: Onchoproteocephalidea

Familia: Onchobothriidae

**Género: *Phoreiobothrium* Linton 1889.**

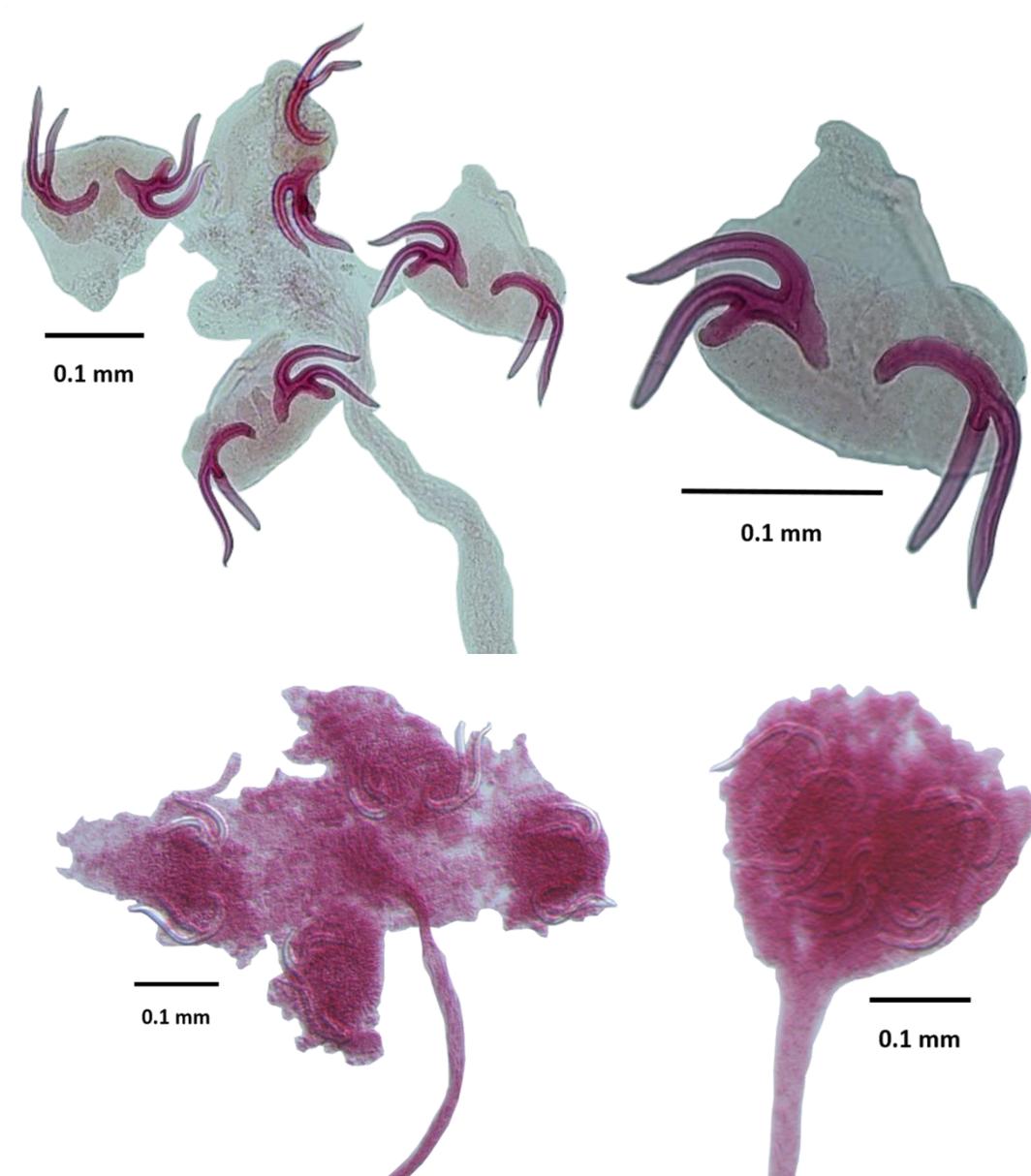
(Figura 11)

El escólex suele estar dividido en cuatro botridios, en el frente de cada uno se encuentra una almohadilla muscular con una ventosa accesoria y un par de ganchos con tres (o dos) dientes desiguales. El botridio es simple, con el margen posterior dividido en una sola fila de lóculos. El cuello se encuentra presente, rodeado de espinas largas. El estróbilo es acraspedoto, euapolítico. El poro genital es lateral, alternado irregularmente. Los testículos son numerosos, en dos campos laterales; los testículos post vaginales presentes del lado del poro. El ovario es posterior, bilobulado en la sección transversal. La vagina es muscular y anterior al saco del cirro. Los folículos vitelinos son laterales. El útero tiene forma de saco, medio ventral. Suelen encontrarse en Carchariniformes. Son cosmopolitas (Khalil et al., 1994).

Microhábitat: Válvula espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche y Ciudad del Carmen.

Intensidad media: 11.25 y 11



**Figura 11.** Fotos de parásitos recuperados de *R. terraenovae*, del género *Phoreiobothrium*.

Clase: Rhabditophora  
Subclase: Trepaxonemata  
Orden: Cestoda  
Infraorden: Trypanorhyncha  
Familia: Lacistorhynchidae

**Género: *Dasyrhynchus* Pinter 1928**

(Figura 12)

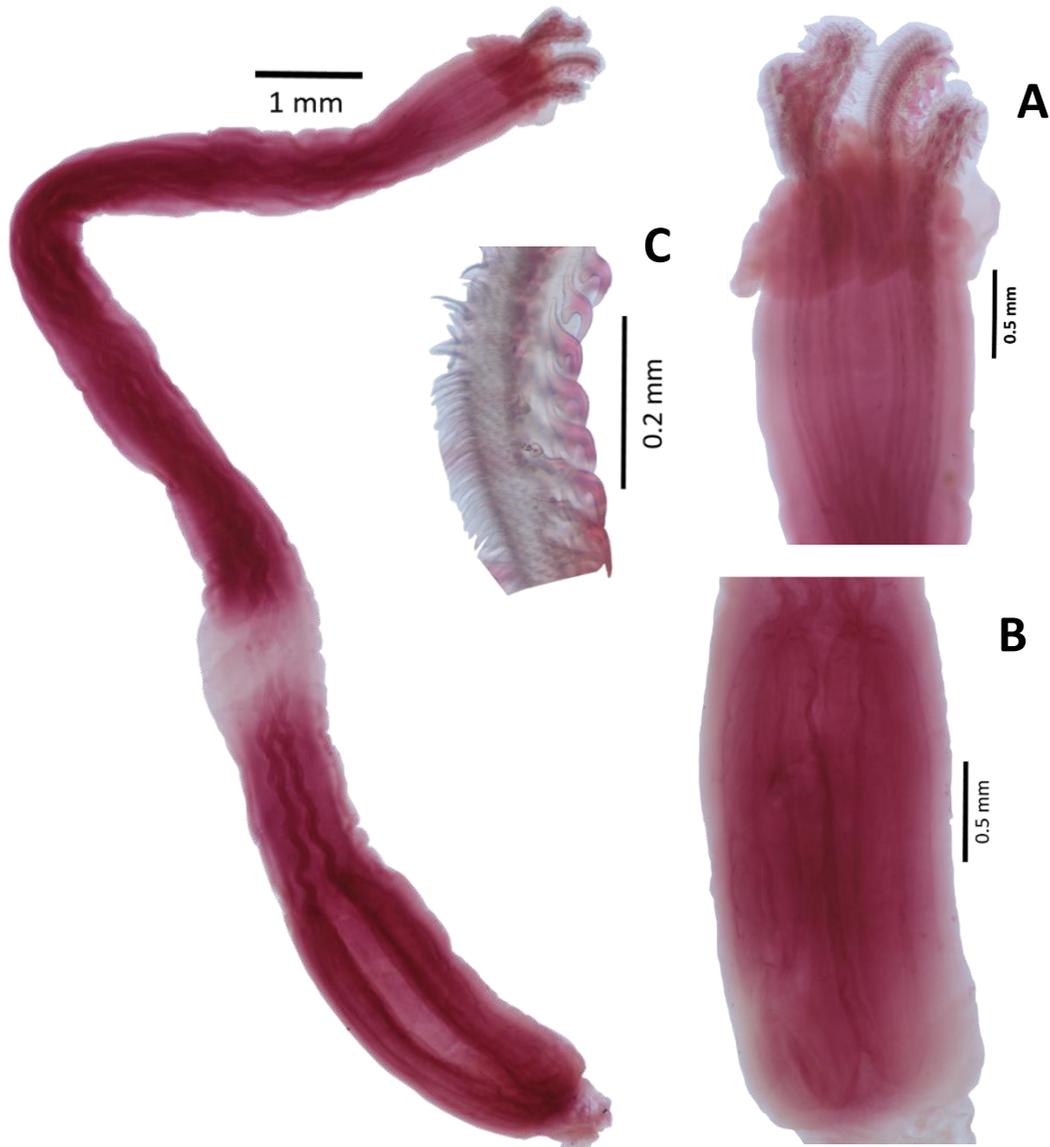
El escolex es largo y delgado, craspedoto, con pars prominentes y proliferantes. Dos botridios cordiformes, en arreglos opuestos, posee unas muescas posteriores, sin los bordes engrosados, con márgenes libres. Los hoyos botridiales, se encuentran ausentes. Microtriches (palmeado) espiniformes en la superficie del botridio y en el pedúnculo del escólex, microtriches gancho a lo largo de los bordes del botridio se encuentran ausentes. Pars vaginalis es más larga que la pars bothrialis, la pars bulbosa es elongada seguida por un apéndice largo (pars priliferans), la pars post bulbosa suele ser corta o ausente. Cuatro tentáculos elongados, sin ganglio basal; los músculos retractores se originan en la parte terminal anterior de los bulbos; órganos pre bulbares y células glandulares. Las fundas tentaculares son espirales o sinuosas. Armadura tentacular meta basal poeciloacanthous multi atípica, en medias espirales ascendentes de 9-10 ganchos principales, fila(s) intercaladas presentes, filas de ganchos 1(1') divergentes; ganchos huecos; armadura basal característica presente. Estróbilo acraspedoto, anapolytico o euapolytico, numerosos segmentos de cuadrangulares a alargados; cirro sin espinas, saco del cirro marginal, alternados irregularmente, post ecuatorial, ducto hermafrodítico presente; vesículas seminales internas y externas presentes; testículos numerosos, medulares, dispersados, inter vasculares o sobre alcanzando los ductos excretores, pueden encontrarse pre- o post- ovarios, en una capa simple o doble; receptáculo seminal presente o ausente; el ovario es tetra lobulado en el tercio posterior de los segmentos, sin alcanzar el margen posterior; el útero es simple, mediano sin alcanzar la extremidad anterior; útero grávido seccionado, poro

uterino funcional presente o ausente; folículos vitelinos forman una manga alrededor de la médula, ausentes en el complejo genital femenino.

Microhábitat: Válvula Espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche.

Intensidad media: 9



**Figura 12.** Céstodos del género *Dasyrhynchus*, colectados del cazón en costas de Campeche. A. Forma del escólex y armadura basal. B. Pars bulbosa. C. forma y arreglo de los ganchos.

Clase: Rhabditophora  
Subclase: Trepaxonemata  
Orden: Cestoda  
Infraorden: Trypanorhyncha  
Familia: Lacistorhynchidae

**Género: *Callitetrarhynchus* Pinter 1931**

(Figura 13)

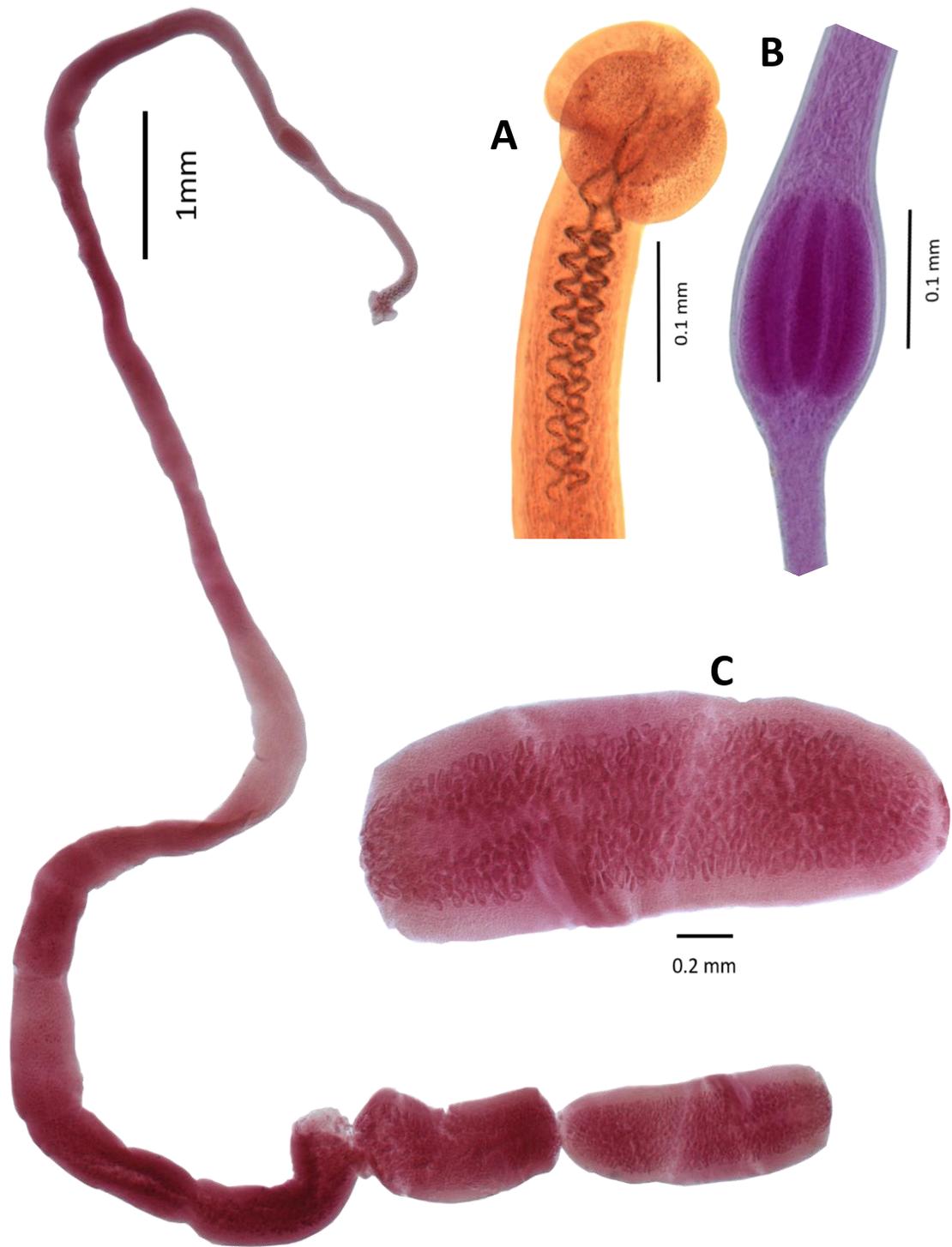
El scolex suele ser largo y delgado, ligeramente craspedoto, con un prominente pars proliferans. Un par de botridios en forma de rótula, dispuestos uno frente al otro. Muecas posteriores, sin bordes engrosados, con márgenes libres. Hoyos botridiales ausentes. Microtriches espiniformes (palmeados) en la parte distal y proximal de la superficie del botridio y del pedúnculo del scolex, microtriches espiniformes (acerosate) cubriendo la parte final del apéndice, microtriches bifurcados a lo largo del margen botridial presentes, microtriches en forma de gancho a lo largo de los bordes botridiales ausentes. La pars vaginalis es más larga que la pars botridialis, la pars bulbosa relativamente corta seguida de un apéndice largo (pars proliferans), pars post bulbosa ausente. Cuatro tentáculos elongados, sin la protuberancia basal; los músculos retractores se originan en el tercio anterior de los bulbos; órganos pre lobulares y células glandulares dentro de los bulbos, ausentes. Fundas tentaculares sinuosas. Armadura tentacular metabasal atípica poeciloacanthus, en medias espirales ascendentes siete ganchos principales, gancho intercalado individual en posición satelital de una sola cadena, bases de elementos sin alas, filas de ganchos 1(1') divergentes; ganchos huecos. Armadura característica basal ausente. Estrobila acraspedoto, segmentos elongados; cirro desarmado, saco del cirro marginal, alternados irregularmente, post ecuatorial; poros genitales laterales; vesícula seminal interna presente; testículos numerosos, pequeños, dispersos, intravasculares, pre y post ovarios, en una o dobles capas; receptáculo seminal ausente; macho y hembras terminación unida, formando el tubo hermafroditico; ovario pequeño, sin alcanzar el margen posterior; útero mediano,

tubular; útero grávido dilatado; poro uterino presente; folículos vitelinos en la corteza lateral.

Microhábitat: Válvula Espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche y Ciudad del Carmen.

Intensidad media: 18.4 y 12.11



**Figura 13.** Céstodos del género *Callietetrarhynchus*, colectados del cazón en costas de Campeche.  
A. Forma del escólex y armadura basal. B. Pars bulbosa. C. Estróbilus.

Clase: Rhabditophora  
Subclase: Trepaxonemata  
Orden: Cestoda  
Infraorden: Trypanorhyncha  
Familia: Tentaculariidae

**Género: *Nybelinia* Poche 1926**

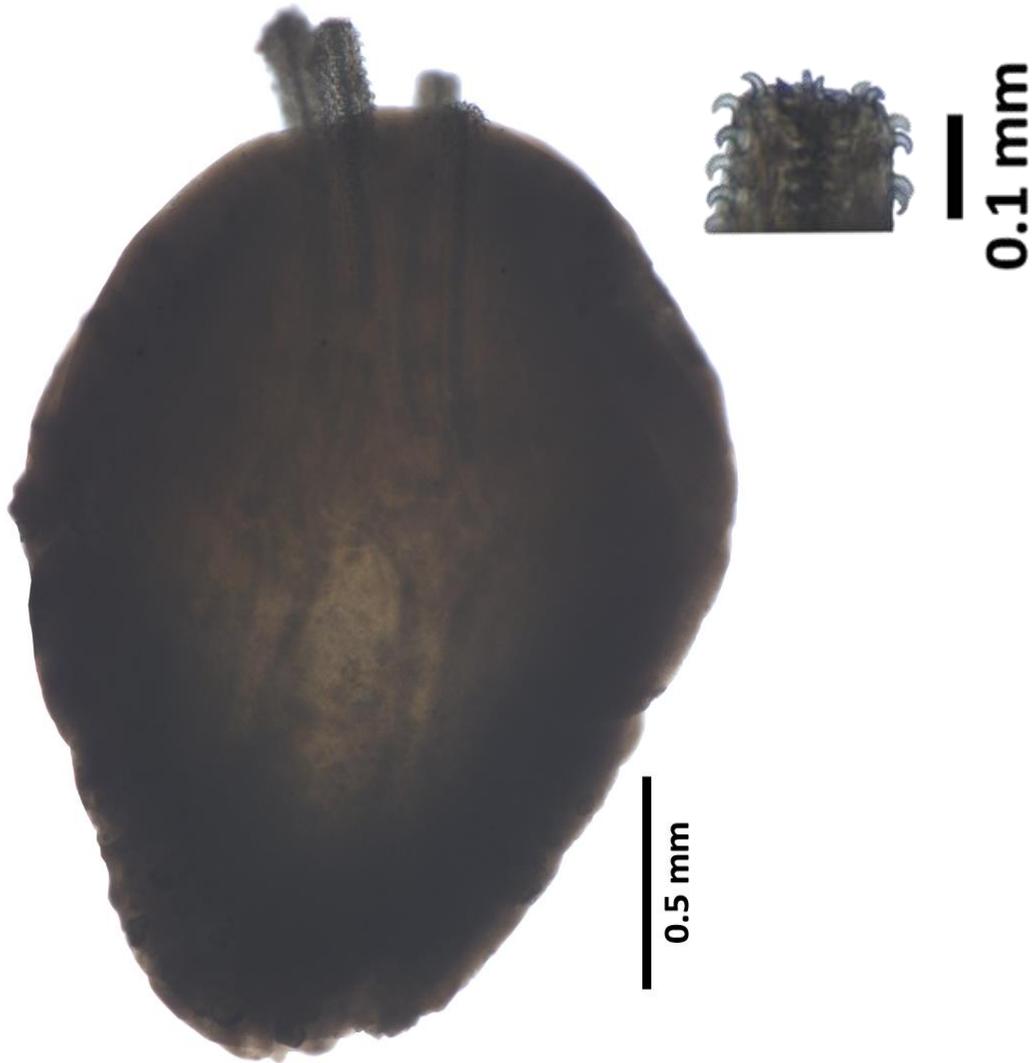
(Figura 14)

Para los céstodos pertenecientes a este género el scolex suele ser craspedoto, corto y grueso. El velum se encuentra presente. Los botridios son pares, suelen encontrarse en superficies opuestas, son anchas y reniformes. Los tentáculos suelen ser muy cortos; los botridios posteriores y laterales, se encuentran libres. La armadura en forma de homeoacanthous, los ganchos son sólidos, homeomorfos o heteromorfos, en lados opuestos de los tentáculos. Los ganchos basales se encuentran reducidos o alargados. La envoltura de los tentáculos es sinuosa o contorneada irregularmente. El órgano pre bulbar, se encuentra ausente. Los músculos retractores se originan en la base del bulbo.

Microhábitat: Válvula Espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche.

Intensidad media: 1



**Figura 14.** Céstodo del Género *Nybelinia*, encontrado en válvula espiral de *R. terraenovae*.

#### 7.2.2.2. Nemátodos

Clase: Chromadorea

Orden: Rhabditida

Familia: Anisakidae

#### **Género: *Anisakis* Dujardin, 1845**

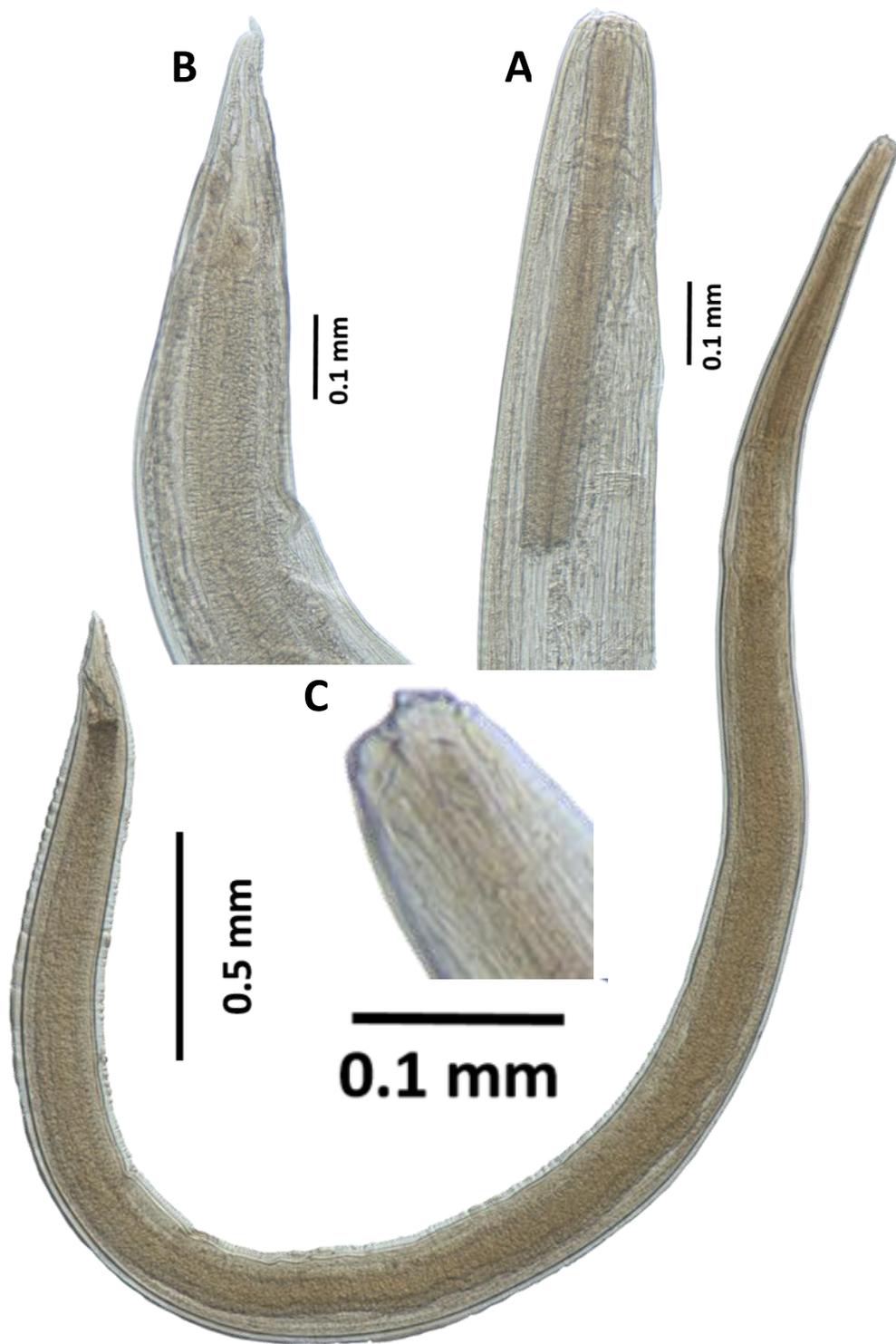
(Figura 15)

Las larvas de *Anisakis* sp. Presentaron una coloración blanquecina, cuerpo robusto y fusiforme con una estriación transversal, más marcada en ambos extremos del cuerpo, una boca provista por tres labios desarrollados, uno dorsal y dos ventrolaterales que rodean la abertura bucal. Entre los labios ventrolaterales está el diente quitinoso situado anteriormente. Presentan anillo nervioso, un ventrículo alargado y el plano de unión con el intestino es oblicuo respecto al eje longitudinal del cuerpo. El poro excretor se abre en la base de los labios subventrales. Canal del recto corto, oblicuo al ano y con tres glándulas rectales. Cola cónica con mucrón. En todo el cuerpo presenta estriaciones cuticulares en forma de anillos, la principal característica de estas larvas es la presencia de ventrículo alargado y ausencia de ciegos intestinales, las características reportadas han sido mencionadas por Olson et al., 1893; Rodríguez-Santiago, 2011.

Microhábitat: Válvula Espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche y Ciudad del Carmen.

Intensidad media: 1.22 y 3.14



**Figura 15.** Nemátodos del género *Anisakis*, recuperados en la válvula espiral de *R. terraenovae*.  
A, boca. B, cola. C. diente larval.

### 7.2.2.3. Acantocéfalos

Clase: Palaeacanthocephala

Orden: Echinorhynchida

Familia: Rhadinorhynchidae

**Género: *Gorgorhynchus* Chandler, 1934.**

(Figura 16)

Con ayuda de las descripciones hechas por Salgado-Maldonado (1977) los ejemplares fueron ubicados en el género *Gorgorhynchus* Chandler, 1934.

Para este género se encuentran descritas ocho especies de *Gorgorhynchus*. Una de las especies tipo de este género es *Gorgorhynchus medius*, que ha sido redescrita en varios trabajos (Linton, 1908; Chandler, 1934; Salgado-Maldonado, 1977) en los cuales las diferencias morfométricas son bastante claras, los ejemplares recuperados en este documento, se encuentran en estado maduro, aparte de tener la proboscis invertida, lo cual dificulta la medición de los ganchos para poder hacer comparaciones con publicaciones anteriores, los cuales han reincidido que los hospederos pueden jugar un papel importante en el arreglo de los órganos de los acantocéfalos, como la distancia entre las gónadas, el largo del cuello, entre otras (Salgado-Maldonado, 1977).

Microhábitat: Válvula Espiral.

Localidad: San Francisco de Campeche.

Intensidad media: 1.25



**Figura 16.** Acanthocéfalos del género *Gorgorhynchus* recuperados de las válvulas espirales revisadas de *R. terraenovae*

### 7.3. Isótopos estables

Se procesaron 195 muestras de varias matrices de *R. terranova*. Para la región de San Francisco de Campeche, un total de 132 (93 muestras de músculo, 23 de sangre, 9 de plasma y 7 de suero); mientras que para la región de Ciudad del Carmen un total de 63 (31 de músculo, 8 de sangre, 12 de plasma y 12 de suero). Las muestras de los parásitos fueron agregadas en varios pools (céstodos,  $n=9$ ), debido a que en algunos hospederos solo se colectaron de 2-5 ejemplares, y las muestras pertenecen solo a la región de San Francisco de Campeche, esto debido a que fue donde se colectó una mayor biomasa de céstodos.

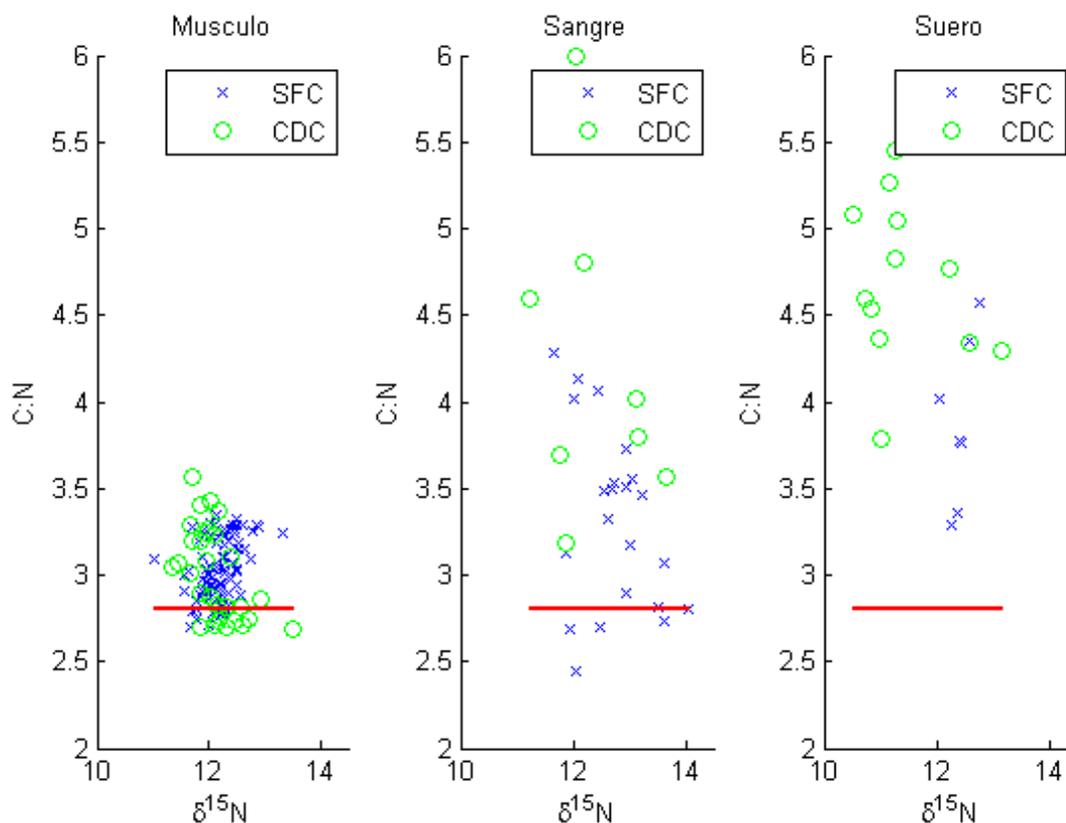
Los meses de captura del cazón y recolecta de las muestras para ambas localidades comprendieron a junio, julio y agosto del 2016 (Cuadro 5); para el mes de junio en la región de San Francisco de Campeche se recolectaron la mayor cantidad de músculos ( $n=55$ ); mientras que en el mismo mes para la región de Ciudad del Carmen se recolectó la menor cantidad ( $n=8$ ).

**Cuadro 5.** Comparativa de meses recolectados por muestras obtenidas por región de muestreo, así como la  $n$  de cada una de las matrices analizadas.

Localidad/Mes	Sexo	Músculo n 124	Suero n 19	Plasma n 21	Sangre n 31	Parásitos n 9	
SFC	Junio	M	41	2	8	---	9
		H	14	---	1	---	---
	Julio	M	5	4	---	9	---
		H	10	1	---	1	---
	Agosto	M	8	---	---	7	---
		H	16	---	---	6	---
CDC	Junio	M	3	5	---	1	---
		H	5	2	---	1	---
	Julio	M	4	4	---	---	---
		H	5	1	---	5	---
	Agosto	M	7	---	8	1	---
		H	6	---	4	---	---

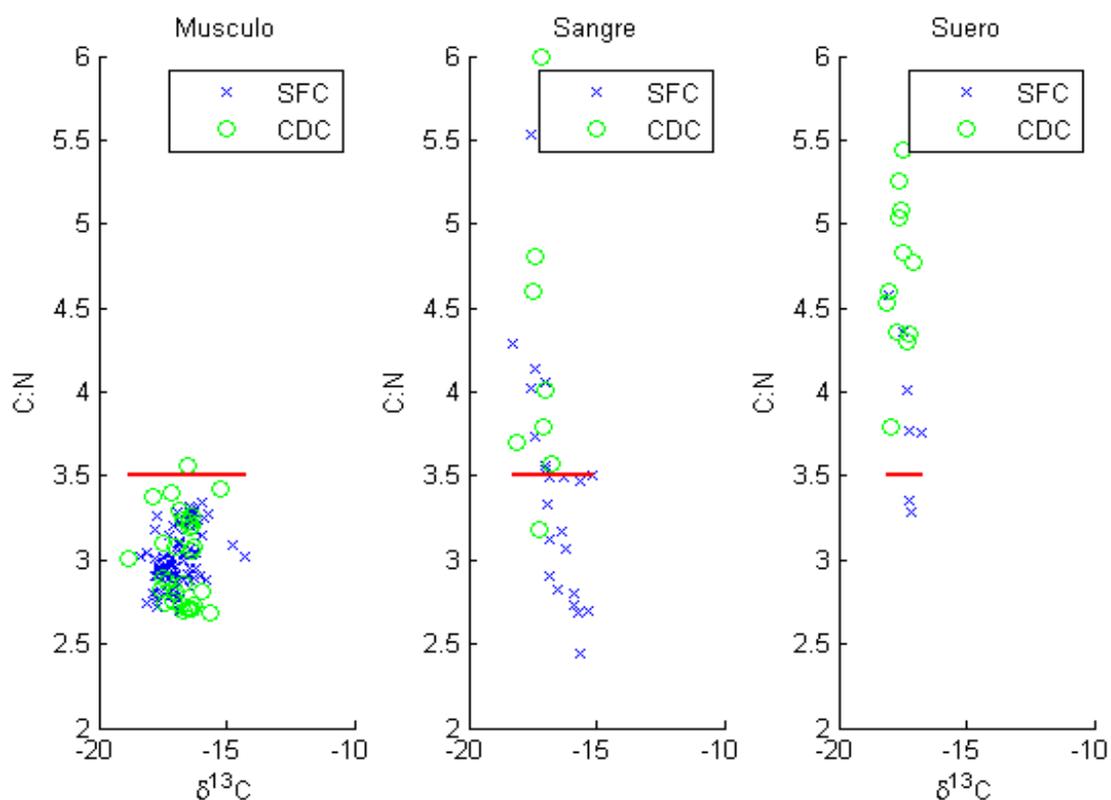
### 7.3.1. Relación C:N

Del total de muestras ( $n=204$ ) se encontraron por debajo del valor de 2.8 (<2.8‰ valor teórico mínimo para el rango de proteínas puras) para la región de San Francisco de Campeche 20 muestras, de las cuales 9 son de músculo (promedio de  $11.77‰ \pm 0.31$  DE), 7 muestras de plasma (prom de  $12.99‰ \pm 0.57$  DE) y 4 muestras de sangre (prom de  $12.37‰ \pm 0.93$  DE); mientras que para la región de Ciudad del Carmen un total de 11 muestras se encontraron por debajo del mismo valor (2.8‰), 9 fueron de músculo (prom de  $12.25‰ \pm 0.57$  DE) y 2 de plasma (prom de  $10.69‰ \pm 0.27$  DE) (Figura 17).



**Figura 17.** Relación entre C:N y valores isotópicos del nitrógeno sin corrección matemática, para músculo, sangre y suero en ambas localidades (SFC y CDC). La línea roja indica el rango de 2.8‰ y los valores por debajo de éste.

Con respecto a los datos y valores de los isótopos de carbono, los lípidos pueden encontrarse influyendo en las muestras ( $>3.5\text{‰}$  de la relación C:N), Para los valores que se encontraron por arriba del intervalo mencionado con anterioridad (Figura 18) en la región de San Francisco de Campeche se encontraron un total de 21 muestras, de las cuales 11 pertenecen a sangre (prom  $-17.82\text{‰} \pm 0.67$  DE), 3 fueron de suero (prom  $-18.32\text{‰} \pm 1.06$  DE) y 7 pertenecientes a los céstodos (prom  $-20.35\text{‰} \pm 1.78$  DE). Mientras que para Ciudad del Carmen un total de 28 muestras se encontraron por arriba del intervalo de  $3.5\text{‰}$ ; 12 muestras pertenecientes a suero (prom  $-18.94\text{‰} \pm 0.48$  DE), 7 muestras de sangre (prom  $-18.28\text{‰} \pm 0.93$  DE), 8 muestras de plasma (prom  $-17.86\text{‰} \pm 0.78$  DE) y una de musculo ( $-16.74\text{‰}$ ).



**Figura 18.** Relación entre C:N y valores isotópicos del carbono sin corrección matemática, para músculo, sangre y suero en ambas localidades (SFC y CDC). La línea roja indica el rango de  $3.5\text{‰}$ , los valores por arriba de éste se encuentran influenciados por lípidos.

### 7.3.2. Correcciones matemáticas

Dado que se detectaron muestras fuera de los intervalos de homogeneidad isotópica, se aplicó una corrección matemática al total de muestras (base de datos de señales isotópicas completa), mediante la ecuación propuesta por Dorantes-Hernández (2016), para  $\delta^{15}\text{N}$  (Cuadro 3) para eliminar la influencia de la urea en las muestras, las cuales mostraron, para la región de San Francisco de Campeche, un promedio de cambio para la matriz de músculo de  $0.24\text{‰} \pm 0.07$  DE, sangre de  $0.17\text{‰} \pm 0.10$  DE, plasma de  $0.12\text{‰} \pm 0.07$  DE y suero de  $0.19\text{‰} \pm 0.05$  DE. Mientras que para la región de Ciudad del Carmen el promedio de cambio para las matrices fue de músculo  $0.25\text{‰} \pm 0.09$  DE, la sangre de  $0.21\text{‰} \pm 0.15$  DE, el plasma de  $0.30\text{‰} \pm 0.18$  DE y suero de  $0.39\text{‰} \pm 0.16$  DE.

Para el  $\delta^{13}\text{C}$  la corrección matemática propuesta por Post (2007), para eliminar las influencias de los lípidos, fue aplicada al total de muestras por ambas regiones; las cuales para SFC mostraron un promedio de cambio por matriz, para el músculo  $0.32\text{‰} \pm 0.17$  DE, la sangre  $0.49\text{‰} \pm 0.45$  DE, el plasma de  $0.75\text{‰} \pm 0.22$  DE y suero de  $0.53\text{‰} \pm 0.45$ . Mientras que para la región de CDC el promedio de cambio por las matrices analizadas fue de músculo  $0.35\text{‰} \pm 0.26$  DE, sangre de  $0.89\text{‰} \pm 0.84$  DE, plasma de  $0.64\text{‰} \pm 0.54$  DE y de suero  $1.33\text{‰} \pm 0.46$ .

### 7.3.3. Composición isotópica de tejidos

#### SFC

Una vez corregidos los valores, la composición isotópica de los tejidos mostró diferencias significativas (entre los tejidos de músculo/plasma [ $U=21$ ,  $p=0.00005$ ] y músculo/sangre [ $U=439$ ,  $p=0.003$ ]) para la región de San Francisco de Campeche con respecto al  $\delta^{15}\text{N}$  ( $H_3$ ,  $133=30.91$ ;  $p<0.05$ ). La sangre tuvo un valor promedio de  $12.60\text{‰} \pm 0.61$  DE, el músculo un valor promedio de  $12.18\text{‰} \pm 0.33$  DE y el suero un valor promedio de  $12.60\text{‰} \pm 0.17$  DE (Cuadro 6). Mientras que para el  $\delta^{13}\text{C}$  también hubo diferencias significativas ( $H_3$ ,  $133=18.28$ ;  $p<0.05$ ) entre las muestras

de plasma/músculo [U=79, p=0.00017] y plasma/suero [U=0, p=0.0008]. El promedio del plasma fue del  $-16.17\text{‰} \pm 0.27$  DE, del músculo  $-16.87\text{‰} \pm 0.69$  DE y para el suero de  $-17.45\text{‰} \pm 0.32$  DE.

## CDC

La composición isotópica de los tejidos mostró diferencias significativas para la región de Ciudad del Carmen con respecto al  $\delta^{15}\text{N}$  ( $H_3$ ,  $62=10.71$ ;  $p<0.05$ ) en las matrices de suero con respecto al músculo [U=76,  $p=0.0037$ ]. El suero tuvo un valor promedio de  $11.43\text{‰} \pm 0.17$  DE, el músculo un valor promedio de  $12.12\text{‰} \pm 0.44$  DE. Mientras que para el  $\delta^{13}\text{C}$  también hubo diferencias significativas ( $H_3$ ,  $62=19.53$ ;  $p<0.05$ ) para las matrices de músculo y suero [U=40,  $p=0.0001$ ]; el promedio del músculo fue de  $-16.76\text{‰} \pm 0.70$  DE y para el suero de  $-17.61\text{‰} \pm 0.32$  DE.

**Cuadro 6.** Valores promedio para cada uno de los tejidos con respecto a los valores isotópicos de C y N por cada región de muestreo.

Localidad	Tejidos	N	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	
			Prom	DE	Prom	DE
SFC	Músculo	93	12.18	0.33	-16.87	0.69
	Suero	7	12.60	0.17	-17.45	0.64
	Plasma	9	13.15	0.70	-16.17	0.27
	Sangre	23	12.60	0.61	-16.69	0.76
	Músculo	31	12.12	0.44	-16.76	0.70
CDC	Suero	12	11.43	0.17	-17.61	0.32
	Plasma	12	11.90	0.89	-17.18	0.55
	Sangre	8	12.47	0.87	-17.29	0.43

### 7.3.4. Composición isotópica por sexo

#### SFC

Para la región de San Francisco de Campeche los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  obtenidos a partir del músculo del cazón, para el caso de las Hembras fueron de 11.01 a 12.91‰, con un promedio de 12.11‰  $\pm$  0.36 DE; para el caso de los Machos, el intervalo fue de 11.72 a 13.34‰, con un promedio de 14.24‰  $\pm$  0.30 DE. Para el caso del  $\delta^{13}\text{C}$  el intervalo de las hembras de cazón fue de -18.38 a -14.47, con un promedio de -16.77‰  $\pm$  0.71 DE, mientras que para los machos fue de -18.14 a -15.77, con un promedio de -16.97‰  $\pm$  0.59 DE.

#### CDC

Para la región de Ciudad del Carmen los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  obtenidos a partir del músculo del cazón, para el caso de las Hembras fueron de 11.66 a 13.50‰, con un promedio de 12.17‰  $\pm$  0.47 DE; para el caso de los Machos, el intervalo fue de 11.34 a 12.70‰, con un promedio de 12.07‰  $\pm$  0.42 DE. Para el caso del  $\delta^{13}\text{C}$  el intervalo de las hembras de cazón fue de -18.86 a -15.22, con un promedio de -16.85‰  $\pm$  0.84 DE, mientras que para los machos fue de -17.84 a -15.97, con un promedio de -16.66‰  $\pm$  0.51 DE.

### 7.3.5. Estado ontogénico.

Con respecto a los valores isotópicos obtenidos de *R. terraenovae* para los estados ontogénicos de las muestras de San Francisco de Campeche con un total de 84 (48 de machos adultos, 35 de hembras adultas, 6 machos juveniles y 5 hembras juveniles) (Cuadro 7). Con respecto a los valores isotópicos obtenidos de *R. terraenovae* para los estados ontogénicos de las muestras de Ciudad del Carmen con un total de 30 (4 de machos adultos, 1 hembra adulta, 10 machos juveniles y 15 hembras juveniles) (Cuadro 7).

**Cuadro 7.** Tabla comparativa de los distintos estados ontogénicos (EO) colectados en cada una de las regiones de muestreo (MA: machos adultos, MJ: machos juveniles, HA: hembras adultas y HJ: hembras juveniles) de los promedios y desviaciones estándar (DE) para cada isótopo.

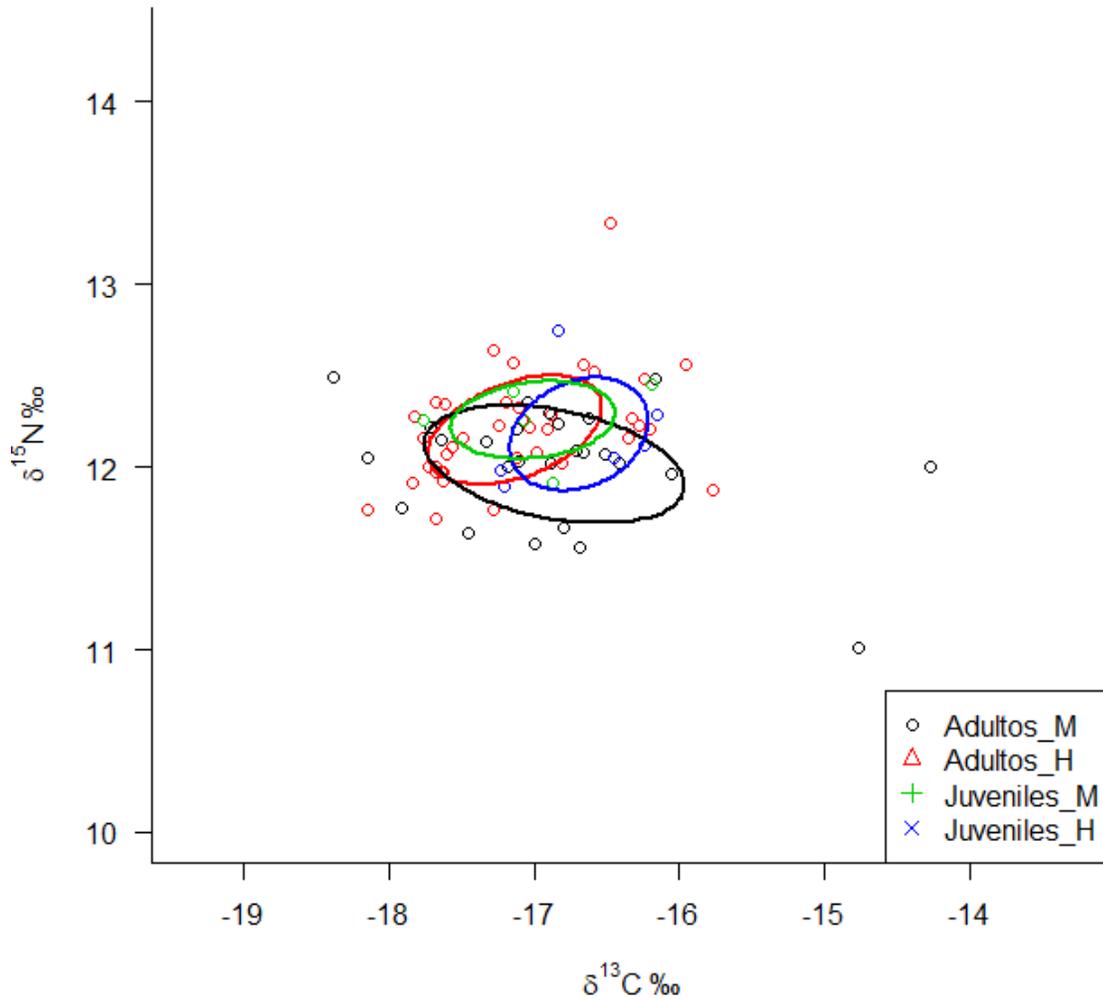
	<i>EO</i>	$\delta^{15}N$ <i>prom</i>	<i>DE</i>	$\delta^{13}C$ <i>prom</i>	<i>DE</i>
<i>SFC</i>	<b>MA</b>	12.44	0.31	-17.01	0.60
	<b>MJ</b>	12.19	0.35	-16.78	0.47
	<b>HA</b>	12.09	0.37	-16.67	0.82
	<b>HJ</b>	12.26	0.21	-17.01	0.57
<i>CDC</i>	<b>MA</b>	11.96	0.48	-16.72	0.75
	<b>HA</b>	12.11	0.43	-16.63	0.43
	<b>MJ</b>	12.38	---	-17.44	---
	<b>HJ</b>	12.15	0.48	-16.81	0.85

### 7.3.6. Amplitud y traslape isotópico

#### **SFC**

La amplitud trófica de los tiburones capturados en la región de San Francisco de Campeche (Figura 19) para los distintos estadios ontogénicos presentes en esta región, obtuvimos que la amplitud para los machos adultos es de 0.52, para las hembras adultas de 0.88, para los machos juveniles de 0.56 y para las hembras juveniles de 0.50. Lo que nos indica con valores <1 los tiburones recolectados para esta región presentan hábitos alimenticios generalistas.

Con respecto al traslape trófico para esta región entre cada uno de los estados ontogénicos registrados, se obtuvieron los valores de MA/HA 0.54, MA/MJ 0.69, MA/HJ 0.76, HA/MJ 0.57, HA/HJ 0.51 y MJ/HJ 0.62. Encontramos traslapes tróficos bajos (valores <1), solo un grupo presentó un traslape alto (MA/HJ 0.76) con un valor cercano a 1.

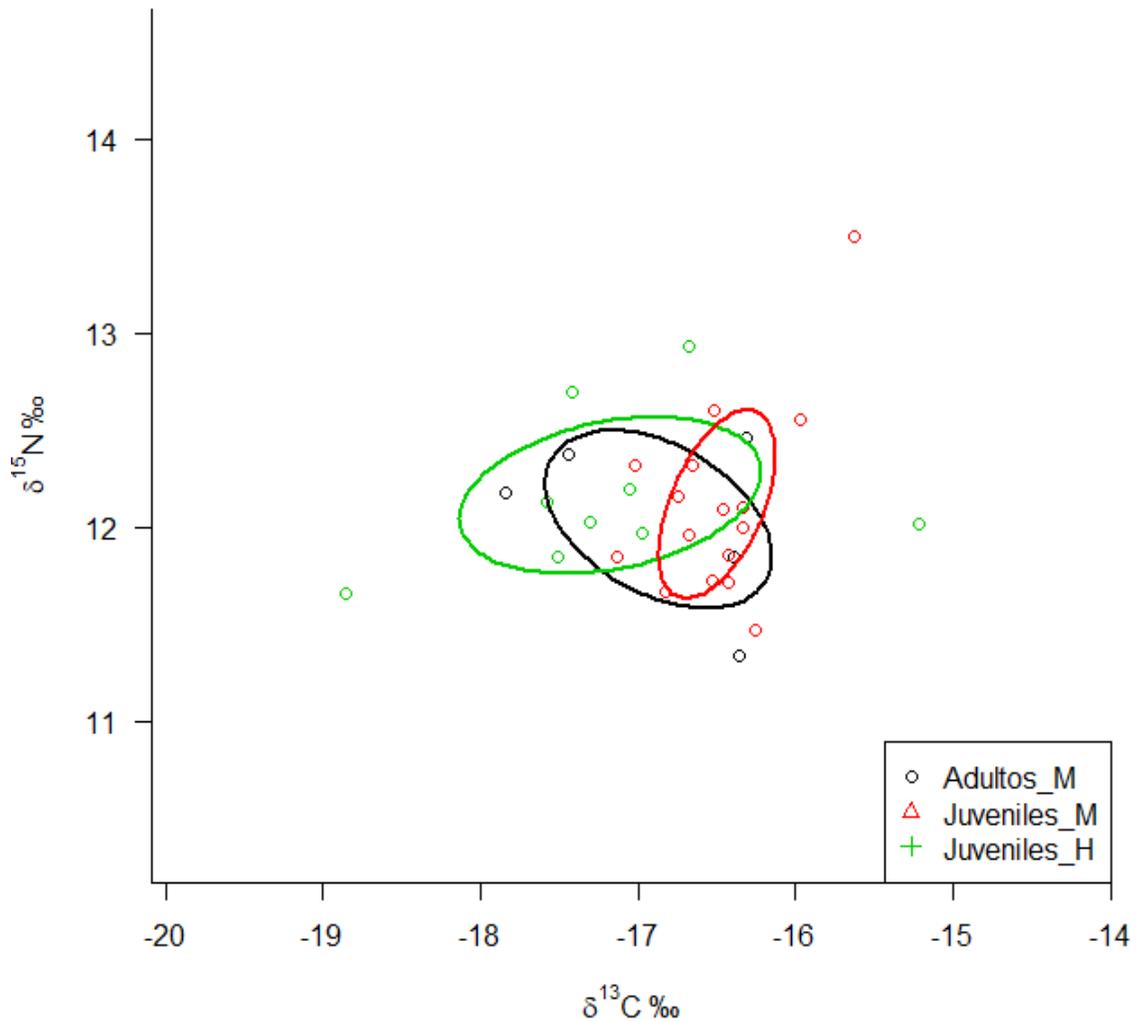


**Figura 19.** Traslapo y amplitud trófica de los estados ontogénicos colectados en SFC generado con el método SIBER.

### CDC

La amplitud trófica de los tiburones capturados en Ciudad del Carmen (Figura 20) para los distintos estadios ontogénicos presentes en esta región, tenemos que la amplitud para los machos adultos es de 1.26, para los machos juveniles de 1.33 y para las hembras juveniles de 0.51. Podemos apreciar que con excepción de las hembras juveniles (<1, hábitos generalistas), los machos, en general, presentan hábitos alimenticios especialistas (>1)

Con respecto al traslape trófico para esta región de muestreo entre cada uno de los estados ontogénicos registrados obtuvimos los valores de MA/MJ 0.38, MA/HJ 0.59 y MJ/HJ 0.46. Para los diferentes estados ontogénicos en esta región, encontramos un traslape isotópico bajo (valores <1).



**Figura 20.** Traslape y amplitud trófica de los estados ontogénicos colectados en CDC generado con el método SIBER

### 7.3.7. Posición Trófica de *R. terraenovae*

Para la región de san Francisco de Campeche los Machos adultos y las Hembras juveniles presentaron la misma posición trófica (3.94). Mientras que, para la región de Ciudad del Carmen, las hembras adultas fueron las que presentaron una mayor PT (3.99) (Cuadro 8).

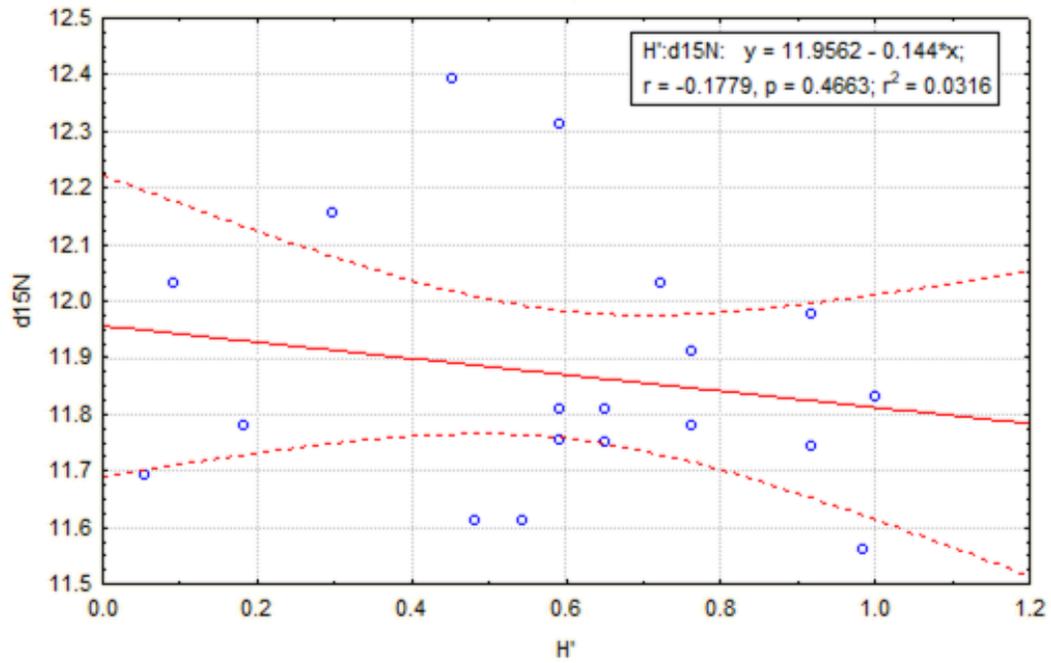
**Cuadro 8.** Cálculo de la posición trófica (PT), usando como base a *Haemulon plumierii* y una tasa de enriquecimiento de 3.4 ‰ (Post, 2002), de los diferentes estados ontogénicos (EO) por las diferentes regiones de muestreo (MA: machos adultos; MJ: machos juveniles; HA: hembras adultas; HJ: hembras juveniles)

Localidad	EO	PT
SFC	MA	3.94
	MJ	3.92
	HA	3.89
	HJ	3.94
CDC	MA	3.84
	MJ	3.89
	HA	3.99
	HJ	3.91

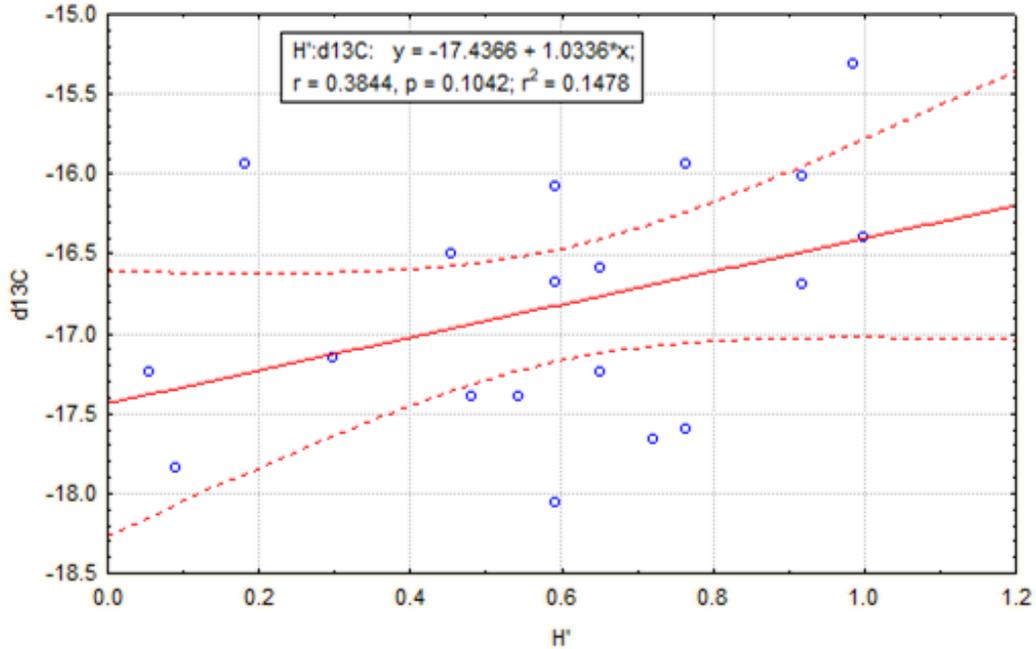
### 7.3.8. Correlación entre la diversidad endoparasitaria vs composición isotópica

Los análisis se realizaron solo para la región de San Francisco de Campeche, ya que fue donde se colectaron más parásitos (mayor biomasa de céstodos, n=9) y donde pudieron analizarse a nivel isotópico. No se encontraron diferencias significativas en las correlaciones para el  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$  con respecto a la H' (diversidad). Sin embargo, se encontró una tendencia negativa al comparar el  $\delta^{15}\text{N}$

con la H' (Figura 21); a diferencia del  $\delta^{13}\text{C}$  que presenta un patrón positivo en la correlación entre ambos factores (Figura 22).



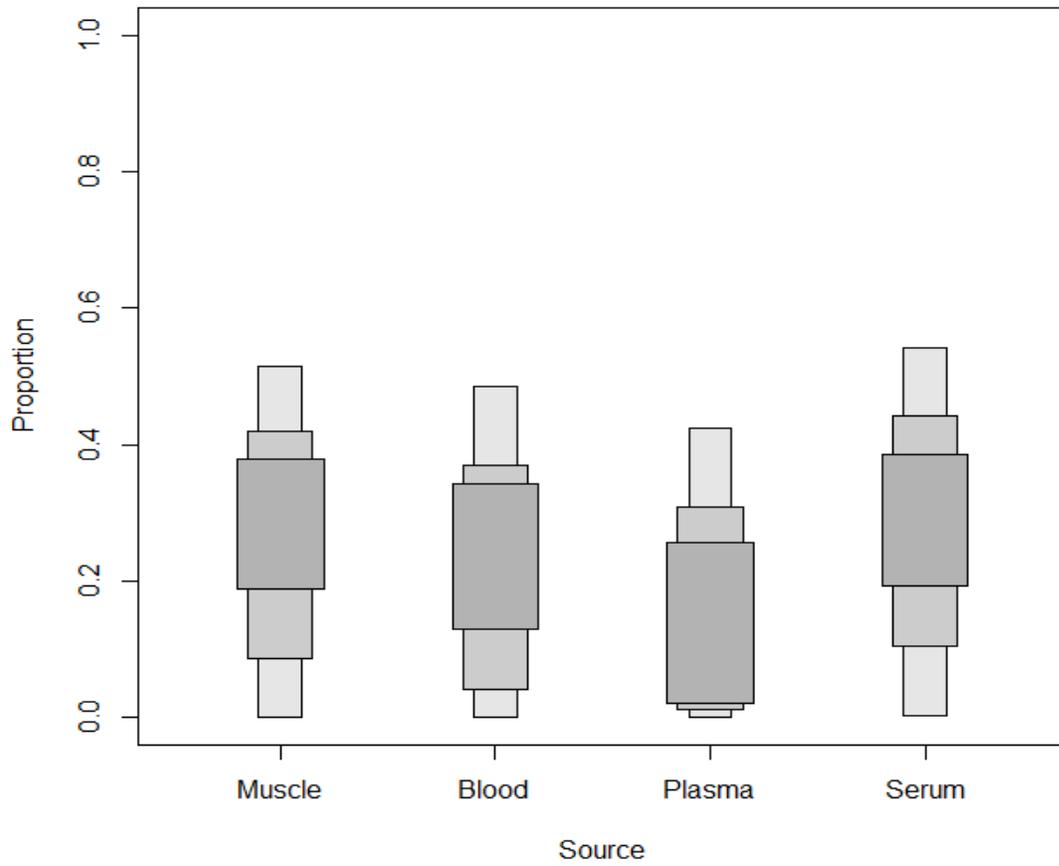
**Figura 21.** Gráfica de dispersión entre el  $\delta^{15}\text{N}$  y la H'.



**Figura 22.** Gráfica de dispersión entre el δ<sup>13</sup>C y la H'.

### 7.3.9. Interacción parásito hospedero (modelo de mezcla)

En cuanto al modelo de mezclas para *R. terraenovae* de la región de San Francisco de Campeche, comparando las matrices de tejidos analizados (músculo, sangra, suero y plasma) contra el grupo de los parásitos (céstodos) podemos observar que no hubo una gran diferencia para cada uno de ellos, sin embargo, el grupo que presentó una mayor contribución fue el del suero con un 54% de ésta, seguida del músculo (*R. terraenovae*) que presentó una contribución de un 51%, seguido de la sangre 48% y por último el plasma con un 42% de contribución (Figura 23).



**Figura 23.** Proporciones (eje y) de las fuentes (source) comparándolas con el grupo de los céstodos, según el método SIAR.

## VIII. DISCUSIÓN

La presente investigación tuvo como objetivo principal determinar la fauna endoparasitaria encontrada en el cazón *Rhizoprionodon terraenovae* recolectado en las costas de Campeche, así como la influencia que pueden generar los endoparásitos en las interacciones tróficas, evaluando el sistema hospedero-parásito desde la perspectiva de los isótopos estables ( $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ). A continuación, se estarán discutiendo los principales hallazgos del presente proyecto.

### 8.1. Fauna parasitaria

Este es el primer estudio en el que se intenta relacionar la diversidad endoparasitaria y su influencia en las interacciones tróficas del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* mediante el uso de isótopos estables para la evaluación del sistema hospedero-parásito de helmintos parásitos en tiburones en aguas mexicanas del sureste del Golfo de México. Nuestros datos indican que los cestodos son el principal grupo de helmintos que parasitan el intestino (válvula espiral) de esta especie de tiburón, siendo los géneros *Dasyrhynchus*, *Lascistorhynchus*, *Nybelinia* y *Phoreiobothrium* los más destacados, seguido por un género de nemátodo (*Anisakis*) y uno de acantocéfalo (*Gorgorhynchus*) en las dos regiones de muestreo. Estos resultados coinciden con lo mencionado por Caira et al., (2014) quienes reportan 303 especies y 81 géneros de cestodos parasitando a elasmobranquios. También se ha determinado que los cestodos comprenden el principal grupo de parásitos que infecta la válvula espiral de la mayoría de los taxa de elasmobranquios (Cislo y Caira, 1993; Curran y Caira, 1995), con generalmente baja presencia de nemátodos, digeneos y acantocéfalos (Caira et al., 2012).

El grupo de los cestodos también son muy comunes en el intestino de los elasmobranquios de diferentes regiones del mundo, llegándose a encontrar desde un solo individuo hasta cientos de individuos de una sola especie de hospedero. El alto número de especies de cestodos registradas en las especies de tiburones puede deberse a diversos factores, entre los que podemos mencionar una amplia

disponibilidad de hospederos intermediarios en la zona, peces que forman parte de la dieta de estos tiburones y que se encuentran infectados por las altas abundancias de estadios larvales de cestodos. Esto, en conjunto de la alta especificidad hospedatoria que muestran los cestodos hacia los tiburones como lo mencionan Caira y Jensen (2014).

De los 19 órdenes de cestodos, 9 parasitan a elasmobranquios y 8 son parásitos exclusivos de éstos (Caira et al., 2014). De la misma manera los resultados son afines a lo encontrado en otras especies de tiburones del Golfo de México. Owens (2008), por su parte, registró cuatro especies del orden Trypanorhyncha y 11 del orden Tetrphyllidea en el tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Müller y Henle, 1839) sobre la costa de Mississippi y Florida, EUA. Asimismo, Méndez y González (2013) reportaron 8 especies de cestodos pertenecientes a 3 órdenes, incluyendo el orden Onchoproteocephalidea en el tiburón *Carcharhinus leucas* en Veracruz, México. Los estadios larvales de los nemátodos utilizan a los tiburones como hospederos paraténicos o de transporte, debido a que los nemátodos representantes de la familia Anisakidae maduran principalmente en peces teleósteos (Deardorff y Overstreet, 1980). Sin embargo, se han registrado estadios larvales en tejidos de peces e invertebrados (Marcogliese, 1996) funcionando como hospederos intermediarios (Køie, 1993). La presencia de otras especies de nemátodos en especies de tiburones nos indican la amplia distribución de los nemátodos en la columna de agua infectando a un gran número de presas, como crustáceos, moluscos y peces, las cuales posiblemente forman parte del alimento de estos tiburones.

La alta frecuencia de ocurrencia de cestodos en el presente estudio se relaciona con los hábitos alimenticios carnívoros de los hospederos, que probablemente es el principal factor que influye en la composición de la fauna de parásitos. Los tiburones pueden ser infectados por helmintos intestinales mediante el consumo de presas que actúan como hospederos intermediarios de estadios larvales o por el consumo de hospedadores definitivos, constituyendo una transmisión accidental (Weaver y Smales, 2014). También puede deberse por

ingestión de huéspedes paraténicos infectados con larvas viables que pueden madurar en elasmobranquios. Los cestodos y sus hospederos elasmobranquios constituyen uno de los sistemas de hospedero-parásito mejor documentados en otras regiones del mundo (Alarcos et al. 2006; Fyler, 2009; Haseli et al. 2010; Caira et al., 2014). En nuestro país, los tiburones y rayas han sido relativamente poco estudiados para la comprensión de los principios fundamentales de la ecología de parásitos, evolución y relaciones hospedero-parásito. En México se cuenta con el registro de 132 taxa de parásitos en 48 taxa de elasmobranquios (Merlo-Serna y García-Prieto, 2016). De las 104 especies de tiburones registradas en nuestro país, solo se tiene el registro de helmintos de 23 especies de tiburones, siendo las familias Triakidae y Carcharhinidae las más estudiadas. Por lo tanto, aún falta el 78% de las especies de tiburones distribuidas en aguas mexicanas por realizar estudios helmintológicos.

De la misma manera el aumento en la temperatura del océano puede ocasionar cambios en el metabolismo y fisiología de muchas especies marinas, lo cual puede traer como consecuencia cambios en los patrones de alimentación, distribución y abundancias (Marcogliese, 2008). El cambio en las temperaturas podría tener un profundo impacto en la propagación de los parásitos y enfermedades en ecosistemas acuáticos (Harvell et al., 1999; Harvell et al., 2002).

No existen otros registros de endoparásitos reportados para *R. terraenovae* en el Golfo de México. Por lo que la presente investigación contribuye al conocimiento de la fauna parasitaria con nuevos registros de estos endoparásitos en el cazón que se encuentra habitando en las costas campechanas.

## **8.2. Análisis de isótopos estables**

### **8.2.1. Relación C:N**

Una extracción inadecuada de la urea o de los lípidos, puede tener un efecto en el resultado de las señales isotópicas, afectando directamente al  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$

(Kim et al., 2011; Kim y Koch, 2012). Pocos son los estudios donde es evaluada la relación C:N (Román-Reyes, 2005; Flores-Martínez, 2017), para contrarrestar los efectos que suelen ocasionar las extracciones químicas (Logan y Lutcavage, 2010; Kim y Koch, 2012) la aplicación de modelos matemáticos han demostrado ser útiles y ahorrar tiempo, recursos y muestras (Post, 2007; Dorantes Hernández, 2016; Sweeting et al., 2006) ya que permiten tener una relación empírica y una normalización de los valores utilizando la relación C:N. Dorantes-Hernández (2016) y Flores-Martínez (2017) observaron un cambio de 0.21‰ (en promedio, en el presente documento de 0.12-0.24‰), con un cambio menor, pero concuerda con lo reportado en este trabajo. Este enriquecimiento del  $^{15}\text{N}$  es debido al proceso que poseen los tiburones para su osmoregulación, les permite retener mayores cantidades de urea y óxido de trimetilamina, esto ocasiona que puedan compensar las concentraciones de sales y otros compuestos, esto cuando se mueven de ambientes salinos a menos salinos (Olson, 1999). Por otra parte, el almacenamiento de lípidos en el hígado o en la sangre de los elasmobranchios, puede reflejar valores reducidos en el  $^{13}\text{C}$  (Pinnegar y Polunin, 1999). Por lo que se recomienda que, en próximos trabajos, sean realizadas las extracciones pertinentes o en su caso la aplicación de correcciones matemáticas adecuadas para obtener los mejores resultados, eliminando factores que puedan sesgar nuestra investigación.

### **8.2.2. Composición isotópica**

No se encontraron diferencias significativas entre los tiburones colectados en la región de SFC contra los de CDC, por lo que podemos asumir que pertenecen a una misma población, la diferencia radica que para la temporada de lluvias (que fue en la que se llevaron a cabo los muestreos para este estudio) utilizan la región de CDC como área de crianza y la de SFC como área de alimentación. Lo cual concuerda con estudios realizados para la región, Martínez et al. (2016) observó un decremento en la abundancia de tiburones en los meses de julio/agosto; las estrategias reproductivas de esta especie podrían estar explicando estas abundancias, ya que se ha documentado que para los meses de junio-julio *R.*

*terraenovae* llega a las costas Campechanas a liberar neonatos. Parsons y Hoffmayer (2005) mencionan que la presencia de machos de *R. terraenovae* en una región puede estar correlacionada con la temperatura media del área (entre 22° a 24°, señala el estudio) y sugieren que las hembras son más sensibles a un estrés generado por las temperaturas cercanas a 30° en las costas de San Francisco de Campeche (Reynolds et al., 2007) que en temporadas de lluvias para esta región, el promedio de la temperatura es de 29.28° (Viana-Morayta, 2016), por lo que las hembras se alejarían hacia aguas más frías para alimentarse y los machos permanecen hacia zonas más costeras. Lo cual parece tener mucho más sentido y hacen caso omiso a la barrera biogeográfica que se encuentra entre ambas regiones (SFC y CDC), por lo que puede funcionar para otras especies marinas, pero para *R. terraenovae* no es un impedimento al moverse entre estas áreas para liberar neonatos y alimentarse en otras.

De igual manera a nivel intraespecífico no se encontraron diferencias entre machos y hembras, ni juveniles contra adultos. Dorantes-Hernández (2016) de igual manera no encontró diferencias entre machos y hembras de *R. terraenovae*, por lo que no existe segregación con respecto a la columna de agua. Flores-Martínez (2017) menciona que es posible observar un cambio en los componentes tróficos para adultos y juveniles de *R. terraenovae*, ya que los tiburones de mayores tallas tienen mejores condiciones de obtener presas más grandes (Bethea et al., 2004) y a trasladarse a zonas con cardúmenes, mientras que los juveniles permanecen en zonas más productivas, como lo es la zona costera, sin embargo en el presente trabajo no se observó diferencias en la señal isotópica entre estos estadios.

Con respecto a la existencia de más de una población trófica en las costas de Campeche, no se encontraron dos poblaciones, debido a la inexistencia de diferencias significativas entre las señales isotópicas entre ambas regiones; sin embargo, en lo que se encontraron discrepancias fueron en las amplitudes tróficas (la región de SFC, amplitudes <1 y CDC amplitudes >1), no concuerda con lo reportado por Dorantes-Hernández (2016) y Flores-Martínez (2017) quienes documentan para la zona de Campeche amplitudes >1 para *R. terraenovae*, de

hábitos generalistas. Los valores bajos en la amplitud trófica, podría deberse a la selectividad en las presas (Lessa y Almeida, 1998; Bush, 2003; Torres-Rojas, 2006; Avendaño-Alvares et al., 2013; Viana-Morayta, 2016; Dorantes-Hernández, 2016) como menciona Flores-Martínez (2017) ya que esta especie de cazón presenta más afinidad hacia cierta especie de peces (*Haemulon plumierii*, *Brevortia gunteri* y *Harengula clupeiola*). La alta abundancia de estas especies de peces en la región favorece al cazón, tal y como fue reportado por Bethea et al. (2006) quienes clasifican a *R. terraenovae* como una especie oportunista, ya que presenta variación en su dieta, dependiendo el estado ontogénico; también, pueden deberse a la disponibilidad de las presas en ciertas temporadas, como menciona Viana-Morayta (2016) la condición dietaria de los condriictios puede considerarse un reflejo de la variación geográfica regional en la abundancia de las distintas presas. En la región de CDC la influencia de la Laguna de Términos, puede ofrecer mayor variedad de presas a los tiburones de esta región (por eso la amplitud >1), a diferencia de los de SFC que su dieta para esas temporadas (lluvias) puede estar restringida a un par de especies (Manickhand-Heileman et al., 1998; Viana-Morayta, 2016; Flores-Martínez, 2017).

Con respecto al traslape trófico entre los estados ontogénicos y sexos, en la región de SFC con excepción de los machos adultos vs hembras juveniles/machos juveniles que valores de traslape altos; un bajo traslape puede explicarse por los comportamientos antes mencionados, los juveniles permaneces cerca de la costa, a diferencia de los adultos que pueden desplazarse hacia zonas más profundas para conseguir alimento, Flores-Martínez (2017) documenta que *R. terraenovae* puede estar haciendo uso diferentes hábitats (bentónico-demersales).

La posición trófica de este tiburón lo clasifica como un piscívoro (PT 3.8-3.9) según lo reportado por Cortés (1999) para esta especie una PT de 4.0, estudios previos, analizando los isótopos estables del músculo de esta misma especie, lo catalogan de la misma manera (Drymon et al., 2012; Dorantes-Hernández, 2016; Flores-Martínez, 2017). La información que brinda conocer la posición trófica de una especie se relaciona con el papel que ejerce en una comunidad (Torres-Rojas,

2011). *Rhizoprionodon terraenovae* parece presentar una afinidad hacia peces demersales según estudios previos (Cortés, 1999; Drymon et al., 2012; Dorantes-Hernández, 2016; Flores-Martínez, 2017).

### 8.2.3. Correlación entre la diversidad (H') y composición isotópica

Los análisis de correlación solo fueron aplicados para la región de San Francisco de Campeche, ya que aquí fue colectada la mayor biomasa de parásitos; referente a esto, no se encontraron diferencias significativas para el  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$  con respecto a la H' (diversidad parasitaria), por lo que no existe una alteración en las interacciones tróficas del cazón ocasionado por la diversidad parasitaria. Sin embargo, la tendencia apreciada al aumentar la diversidad y el decremento del  $\delta^{13}\text{C}$  (se vuelve menos negativo) puede explicarse de la siguiente manera: a medida que la diversidad de parásitos aumenta, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se vuelven menos negativos debido a que el tiburón se acerca hacia zonas con mayor productividad (mayor número de presas) como es la zona costera. Hoffmayer y Parsons (2003) describen a *R. terraenovae* como una especie generalista, ya que su dieta suele estar conformada por un número variado de presas, esto debido a que este cazón suele habitar en dos sitios, pero estudios como el de Viana-Morayta (2016) tiene una preferencia a las zonas costeras al alimentarse de fauna demersal de estas zonas. Éstos hábitos no han sido comparados contra la diversidad parasitaria, tanto de las presas como del depredador, así como incluir el flujo de energía (isótopos estables) para entender la relación parásito-hospedero en la región de Campeche, no tiene precedentes. Las muestras de parásitos (biomasa) fueron pocas por lo que no fue posible apreciar de mejor manera este patrón. Incluir otros grupos de parásitos (nematodos y/o acantocéfalos) ayudaría a tener un mejor panorama de cuál es el flujo de energía en estos organismos, que pueden ejercer gran influencia en las regulaciones de poblaciones de hospederos en una red trófica.

#### 8.2.4. Interacción parásito-hospedero

Existe el sistema hospedero-parásito. Sin embargo, estos no presentan enriquecimiento isotópico, éstos suelen encontrarse reducidos en  $\delta^{15}\text{N}$ , comparándolos con la señal isotópica del hospedero completo (Pinnegar et al., 2001), a diferencia del presente trabajo en que evaluamos distintos tejidos con diferentes tasas de recambio y podemos encontrar un ligero enriquecimiento isotópico comparando los valores del suero sanguíneo con la de los parásitos. Doucett et al. (1999) proponen tres criterios basados en datos isotópicos, para evaluar si un organismo es verdaderamente un parásito o no: el primero, menciona que el parásito debe ser isotópicamente enriquecido en  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  con respecto al hospedero; el segundo, las diferencias isotópicas entre los dos animales, deben estar dentro del rango de valores esperados del fraccionamiento dieta-consumidor, lo cual ya deberían estar establecidos en estudios previos; el tercero menciona que las relaciones isotópicas deben correlacionarse entre los huéspedes y los parásitos. Pinnegar et al. (2001) aseguran que los supuestos antes mencionado no siempre pueden cumplirse, ya que el patrón de enriquecimiento isotópico es diferente para cada grupo de parásitos, y muchos de ellos no se conocen aún. La magnitud de la diferencia isotópica entre el consumidor y su dieta puede estar reflejando un equilibrio dinámico entre la velocidad de alimentación, la tasa de excreción y la eficiencia de absorción, y cabe la posibilidad que los parásitos se encuentren reducidos en los isótopos si tienen una alimentación selectiva o solo asimilan los compuestos más lábiles de los que ingieren (Neilson y Brown, 1999).

Aplicando el modelo de mezcla con MixSIAR, fue posible apreciar que el suero sanguíneo es el que se encuentra contribuyendo con la señal isotópica de los parásitos, lo cual concuerda con lo reportado por Deudero et al. (2002), quienes mencionan que la sangre y los fluidos del cuerpo del hospedero son ricos en fuentes de aminoácidos libres, los cuales céstodos y tremátodos son capaces de transportar los aminoácidos a través de la superficie del cuerpo (Barret, 1981) estos aminoácidos que adquiere parásito del hospedero, se encuentran reducidos en  $\delta^{15}\text{N}$  (Hare et al., 1991) comparándolo con la señal isotópica del hospedero

completo, no con el suero, sangre o plasma sanguíneo. Por lo que resulta complicado utilizar los isótopos estables para elucidar el rol de los parásitos en las redes tróficas. Es necesario hacer estudios del fraccionamiento isotópico en géneros específicos de parásitos en sus diferentes hospederos intermediarios, para conocer si existe o no un factor de enriquecimiento isotópico, o los parásitos presentan mecanismos de absorción de nutrientes diferentes a lo que pueda ser evaluado con ayuda de un SIA.

En México existen registros nulos que evalúen este sistema utilizando los isótopos estables. Por lo que la presente investigación contribuye al conocimiento del sistema hospedero-parásito evaluado desde la perspectiva de los isótopos estables utilizando diferentes matrices para comparar distintas tasas de recambio de los tejidos en el hospedero, lo cual constituye una línea de investigación nueva en México, pero debido al desconocimiento del tema y al fraccionamiento isotópico de los parásitos (así como también la obtención de los parásitos), aún hace falta realizar más estudios que sigan contribuyendo a las bases de esta área, desarrollar técnicas nuevas que permitan conocer de manera más acertada y específica las señales isotópicas de los parásitos.

## IX. CONCLUSIONES

- La diversidad endoparasitaria del cazón para ambas regiones de muestreo resultó ser diferente ya que sólo comparten tres géneros de parásitos *Phoreiobothrium*, *Callitetrarhynchus* y *Anisakis* [en la región de SFC se encontraron más géneros de endoparásitos (6), que no fueron recolectados en la región de CDC (3 géneros)].
- En la región de SFC fue en donde se colectaron la mayor cantidad de parásitos (1087 céstodos, 44 nemátodos y 5 acantocéfalos); mientras que la región de CDC presentó menos biomasa y solo dos grupos de parásitos (30 céstodos y 23 nemátodos).
- La región de SFC tuvo los parámetros de infección mayores (prevalencia de 58%, abundancia de 9.46 e intensidad media de 16.31, para el caso de los céstodos) a los de CDC (prevalencia de 26.09, abundancia de 3.09 e intensidad media de 11.83).
- Con respecto a la composición isotópica de los tejidos, para ambas regiones se encontraron diferencias significativas para ambos isótopos estables, pero en diferentes matrices (Región de SFC músculo/plasma, músculo/sangre y entre plasma/suero; mientras que para CDC músculo/suero).
- Con respecto a los isótopos estables, no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras, en cada región de muestreo, por lo que no existe segregación a lo largo de las costas campechanas.
- Las correcciones matemáticas aplicadas a la relación C:N [para eliminar la influencia de lípidos en el C y urea en el N de las matrices analizadas (músculo, suero y sangre)] son muy útiles para ahorrar recursos y muestras.
- La amplitud trófica de los tiburones recolectados en la región de SFC presentaron valores menores a 1, lo que sugiere que tienen hábitos especialistas; mientras que para la región de CDC los machos adultos y los machos juveniles presentaron amplitudes tróficas mayores a 1 (1.26 y 1.33, respectivamente), lo que representa especies con hábitos generalistas.

- La interacción parásito-hospedero sólo fue evaluada en la región de SFC (debido a que aquí se colectó una mayor biomasa de céstodos) no presentó correlación entre la diversidad parasitaria evaluada contra las señales isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las diferentes matrices contempladas.
- Comparando la señal isotópica del suero sanguíneo (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  11.31 y  $\delta^{13}\text{C}$  -18.82) los parásitos (promedio  $\delta^{15}\text{N}$  10.43 y  $\delta^{13}\text{C}$  -18.54), en MixSIAR, contribuye un 54%.
- Basado en SIBER, no se registró una relación significativa entre isotopos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) y la diversidad parasitaria ( $H'$  0.73).
- Los parámetros de infección en relación al sistema hospedero-parásito actualmente no están alterando el comportamiento trófico de *R. terraenovae* presente en las costas de Campeche.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguíñiga, S. (2000). Aspectos de la geoquímica del Material orgánico en la BAC del Golfo de Ulloa, B.C.S. En D. Lluch-Belda, E. Elourduy-Garay, E. Lluch-Cota, & G. Ponce-Díaz (Edits.), *BAC, Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano* (págs. 111-123). CIBNOR, La Paz, B. C. S. México.
- Aguirre García, B., Medina Quej, A., & López García, Á. (2002). Análisis de la pesquería artesanal del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836) en Campeche, México. *Instituto Tecnológico de Chetumal*.
- Alarcos, A., Ivanov, V., & Sardella, N. (2006). Distribution patterns and interactions of cestodes in the spiral intestine of the narrownose smooth hound shark, *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Charchariniformes). *Acta Parasitologica*, 51, 100-106.
- Amin, O., & Ha, N. (2011). On four species of echinirhynchid acanthocephalans from marine fish in Halong Bay, Vietnam, including the description of three new species and key to the species of *Gorgorhynchus*. *Parasitology Research*, 109, 841-847.
- Amin, O. (1998). Marine Flora and Fauna of the Eastern United States. Acanthocephala. *NOAA Technical Reports of the Fishery Bulletin*, 1-28.
- Antoine, J., & Gilmore, J. (1970). Geology of the Gulf of Mexico. *Ocean industry*, 5, 34-38.
- Avedaño-Alvarez, J., Pérez-España, H., Salas-Monreal, D., & García-Rodríguez, E. (2013). Captures and diet of three sharks species in Veracruz Reef System. *Open Journal of Marine Science*, 3, 66-73.
- Barret, J. (1981). *Biochemistry of parasitic Helminths*. London: Macmillan.
- Bearhop, S., Adams, C., Waldron, S., Fuller, R., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotopes analysis. *Journal of Animal Ecology*, 7, 1007-1012.
- Benson, B., & Krause, D. (1984). The Concentration and Isotopic Fractionation of Oxygen Dissolved in Freshwater and Seawater in Equilibrium with the Atmosphere. *Limnology and Oceanography*, 29, 620-630.
- Bethea, D., Buckel, J., & Carlson, J. (2004). Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar. Ecol: Prog. Ser.*, 268, 245-264.
- Bethea, D., Carlson, J., Buckel, J., & Satterwhite, M. (2006). Ontogenetic and related trends in the diet of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* from the northeast Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 78(2), 287-307.

- Bigeleisen, J. (1965). Chemistry of Isotopes. *Science*, 147(3657), 1-9.
- Blaskeslee, A. M., Altman, I., Miller, A. W., Byers, J. E., Hamer, C. E., & Ruiz, G. M. (2012). Parasites and invasions: A biogeographic examination of parasites and hosts in native and introduced ranges. *Journal of Biogeography*, 39, 609-622.
- Boag, B., Neilson, R., Robinson, D., Scrimgeour, C., & Handley, L. (1998). Wild rabbit host and some parasites show trophic-level relationships for d13C and d15N: A first report. *Isotopes in Environmental Health Studies*, 34, 81-85.
- Bonfil, R. (1990). Contribution to the fisheries biology of the silky shark *Carcharinus falciformis* (Bibron, 1839) from Yucatan, Mexico. *Thesis. University of Wales, Bangor*.
- Bonfil, R. (1994). Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 341, 1-107.
- Bonfil, R. (1997). Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications of managements. *Fisheries Research*(29), 101-117.
- Borrell, A., Cardona, L., Kumarran, R. P., & Aguilar, A. (2011). Trophic Ecology of Elasmobranchs caught off Gujarat, India, as inferred from Stable Isotopes. *ICES Journal of Marine Science*, 68(3), 547-554.
- Boutton, T. (1991). Stable Carbon Isotope ratios of Natural Materials: II Atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments. En D. Coleman, & B. Fry (Edits.), *Carbon Isotopes Techniques* (págs. 173-185). San Diego, California, U.S.A.: Academic Press.
- Brusca, R., & Brusca, G. (2003). *Invertebrates* (2nd Edition ed.). Sunderland, Massachusset: Sinauer Associates.
- Bush, A., Lafferty, K., Lotz, J., & Shostak, A. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margoles et al revisited. *Journal of Parasitology*, 83, 575-583.
- Cabana, G., & Ramussen, J. B. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 93, 10844-10847.
- Caira, J., & Healy, C. (2004). Elasmobranchs as Hosts of Metazoan Parasites. En J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (Edits.), *Biology of Sharks and their relatives* (págs. 524-545). United States: CRC Press.
- Caira, J., & Jensen, K. (2014). A Digest of Elasmobranch Tapeworms. *Journal of Parasitology*, 100, 373-391.
- Caira, J., Healy, C., & Jensen, K. (2012). An update look at the elasmobranch as hosts of metazoan parasites. En J. Carrier, J. Musick, & M. Heithaus (Edits.),

*The biology of sharks and their relatives* (págs. 574-578). Boca Raton, Florida: CRC Press. Taylor and Francis Group.

- Caira, J., Jensen, K., Weaschenbach, A., Olson, P., & Littlewood, D. (2014). Orders out of chaos-molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworms relationships. *International Journal of Parasitology*, *44*, 55-73.
- Caira, J., Richmond, C., & Swanson, J. (2005). A revision of *Phoreiobothrium* (Tetraphyllidae: Onchobothridae) with descriptions of five new species. *Journal of Parasitology*, *91*(5), 1153-1174.
- Campbell, R., Headrick, R., & Munroe, T. (1980). Parasitisms and ecological relationships among deep sea benthic fishes. *Marine Biology*, *57*, 301-313.
- Capurro, A. (1972). La circulación oceánica en el Golfo de México. *Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía*, 3-11.
- Carabel, S., Godínez-Domínguez, E., Verísimo, P., Fernández, L., & Freire, J. (2006). An assessment of sample processing methods for stable isotopes analysis of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *336*, 254-261.
- Cárdenas-Callirgos, J., & Iannaccone, J. (2008). New approach about neotropical helminthology. *Neotropical Helminthology*, *2*(2), 42-47.
- Carpenter, K. (2002). The living marine resources of the Western Central Atlantic. Vol 1. Introduction, Mollusks, Crustaceans, Hagfishes, Sharks, Batoid Fishes and Chimeras. *Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome*.
- Carranza-Edwards, A., Rosales-Hoz, L., & Monreal-Gómez, A. (1993). Suspenden Sediments in the Southeastern Gulf of Mexico. *Marine Geology*, *112*, 257-269.
- Caspeta-Mandujano, J., Cabañas-Carranza, G., & Mendoza-Franco, E. (2009). Helminths parasites of sweetwater fish in Mexico (Case Morelos). México: AGT Editor.
- Castillo-Géniz, J., Márquez-Farías, J., Rodríguez de la Cruz, M., Cortés, E., & Cid del Prado, A. (1998). The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards and regulated fishery. *Marine Freshwater Research*, *49*, 611-622.
- Chabot, C., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I., & Rocha-Olivares, A. (2015). The effect of biogeographic and phylogenetic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*, *5*(8), 1585-1600.

- Cislo, P., & Caira, J. (1993). The parasite assemblage in the spiral intestine of the shark *Mustellus canis*. *Journal of Parasitology*, 79, 886-899.
- CONAPESCA-INP. (2004). Plan de acción Nacional para el manejo y conservación de Tiburones, Rayas y especies afines en México. *Comision Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación*, 85.
- Coop, R. L., & Holmes, P. H. (1996). Nutrition and parasite interaction. *International Journal for Parasitology*, 26(8/9), 951-962.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *Ices. Jou. Mar. Sci.*, 56, 707-717.
- Curran, S., & Caira, J. (1995). Attachment site specificity and the tapeworm assemblage in the spiral intestine of the blue shark (*Prionace glauca*). *Journal of Parasitology*, 81, 149-157.
- Curtis, L. (1985). The influence of sex and trematode parasites on Carrion response of the estuarine snail *Lymnaea obsoleta*. *Biological Bulletin*, 169(2), 377-390.
- Czitrom, S., Ruiz, R., Alatorre, M., & Padilla, A. (1986). Preliminary study of a front in the Campeche Bay, Mexico. En Nihoul JCJ, (ed2E). *Marine interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier, 301-311.
- Dawson, T., & Brooks, P. (2001). Fundamentals of Stable Isotopes Chemistry and Measurement. En M. Ukovich, J. Pate, A. McNeil, & D. Gibbs (Edits.), *Stable Isotopes Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystem* (págs. 1-18). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Deardorff, T., & Overstreet, R. (1980). Review of *Hysterothylacium* and *Iheringascaris* (both previously = *Thynascaris*) (Nematoda: Anisakidae) from the northern Gulf of Mexico. *Proceedings Biological Society of Washington*, 93(4), 1035-1079.
- Demopoulos, A. W., & Sikkel, P. C. (2015). Enhanced understanding of ectoparasite-host trophic linkages on coral reefs through stable isotope analysis. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 1-10.
- DeNiro, M., & Epstein, S. (1978). Influence of Diet on the distribution of Carbon Isotopes in Animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42, 495-506.
- Deudero, S., Pinnegar, J., & Polunin, N. (2002). Insights in to fish hosts-parasite trophic relationships revealed by stable isotopes analysis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 52, 77-86.
- Dialely, M., & Overstreet, R. (1973). *Cathetocephalus thatcheri* gen. et sp. n. (Tetraphyllidea: Cathetocephalidae) fam. n. from the Bull Shark. *Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology*, 474.

- Dorantes-Hernández, J. (2016). *Uso de hábitat de los cazones *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* en el litoral de Campeche: Aplicación de  $d^{15}N$  y  $d^{13}C$* . Tesis. México: Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.
- Doucett, R., Giberson, D., & Power, G. (1999). Parasitic association of *Nanocladius* (Diptera: Chironomidae) and *Pteronarcys biloba* (Plecoptera: Pteronarcyidae): Insights from stable-isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, 18, 514-523.
- Drymon, J., Powers, S., & Carmichael, R. (2012). Trophic pasticity in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish*, 95, 21-35.
- Dugdale, R. (1967). Nutrient Limitation in the Sea: Dynamics, identification, and significance. *Limnology and Oceanography*, 12, 685-695.
- Estrada, J., Rice, A., Lutcavage, M., & Skomal, G. B. (2003). Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotopes analysis. *J. Mar. Biol. Ass.*, 83, 1347-1350.
- Flores-Martínez, I. (2017). *Ecología trófica de los cazones *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836) y *Sphirna tiburo* (Linnaeus, 1758)*. Tesis de Maestría. La Paz B. C. S.: Instituto Politécnico Nacional. .
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology* (Tercera ed.). United States of America: Springer.
- Fyler, C. (2009). Systematics, biogeography and character evolution in the tapeworm genus *Acanthobothrium* van Beneden, 1850. *PhD Thesis. University of Connecticut, Storrs, Connecticut*, 200.
- García, E. (1973). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köpen. *Instituto de Geografía. UNAM. México*, 264.
- García-Cuellar, J., Arreguín-Sánchez, F., Hernández-Vazquez, S., & Lluch-Cota, D. (2004). Impacto Ecológico de la Industria petrolera en la sonda de Campeche, México, tras tres décadas de actividad: Una revisión. *Interciencia*, 29(6), 311-319.
- Gelsleichter, J., Musick, J., & Nichols, S. (1999). Food habits of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, dusky shark, *Carcharinus obscurus*, Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, and the sand tiger, *Carcharias taurus*, from the Northwest Atlantic ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 54, 205-217.
- Gómez-Díaz, E., & González-Solís, J. (2010). Trophic Structure in a Seabird Host-Parasite Food Web: Insights from Stable Isotopes Analyses. *PLoS ONE*, 5(5). Obtenido de <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010454>

- González-Macías, M. C. (1997). Análisis de la comunidad bentónica en una chapopotera del Golfo de México y sus relaciones con la presencia crónica de hidrocarburos del petróleo. *Tesis. UNAM, México.*
- Halas, D., Zamparo, D., & Brooks, D. (2005). A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography*, 32, 249-260.
- Hare, P., Fogel, M., Stafford, T., Mitchell, A., & Hoering, T. (1991). The isotopic composition of carbon and nitrogen in individual amino acids isolated from modern and fossil proteins. *Journal of Archeological Science*, 18, 277-292.
- Harvell, C., Kim, K., Burkholder, J., Colwell, R., Epstein, P., Grimes, D., . . . Lipp, E. (1999). Emerging marine diseases. Climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285, 1505-1510.
- Harvell, C., Mitchell, C., Ward, J., Altizer, S., Dobson, A., Ostfeld, R., & Samuel, M. (2002). Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296(5576), 2158-2162.
- Haseli, M., Malek, M., & Palm, H. (2010). Trypanorhynch cestodes of elasmobranchs from the Persian Gulf. *Zootaxa*, 2492, 28-48.
- Hoberg, E. (1996). Faunal diversity among avian parasite assemblages: The interaction of History, Ecology and Biodiversity in Marine Systems. *Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology*, 6(2), 65-89.
- Hoberg, E., & Brooks, D. (2008). A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite system. *Journal of Biogeography*, 35, 1533-1550.
- Hobson, K., & Welch, H. (1992). Determination of trophic relationships within a High Arctic marine food web using  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84, 9-18.
- Hoffmayer, E., & Parsons, G. (2003). Food habit of three shark species from the Mississippi sound in the Northern Gulf of Mexico. *Southeastern Naturalist*, 2(2), 271-280.
- Holmes, J. (1990). Hemlinth Communities in marine fishes. En G. Esch, A. Bush, & J. Aho, *Parasite Communities: Patterns and Processes* (págs. 101-130). USA: Chapman and Hall.
- Hussey, N., MacNeil, M., Olin, J., McMeans, M., Kinney, M., Chapman, D., & Fisk, A. (2012). Stable Isotopes and Elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology*, 1-36.

- Iken, K., Brey, T., Wand, U., Voigt, J., & Junghans, P. (2001). Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*, 50, 383-405.
- Jackson, A., Parnell, A., Inger, R., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595-602. Obtenido de <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>.
- Khalil, L. F., Jones, A., & Bray, R. A. (1994). *Key to Cestodes Parasites of Vertebrates*. Wallingford, UK: CAB International.
- Kim, S. L., Casper, D. R., Galván-Magaña, F., Ocho-Díaz, R., Hernández-Aguilar, S. B., & Koch, P. L. (Septiembre de 2012). Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 37-52.
- Kim, S., & Koch, P. (2012). Methods to collect, preserve and prepare elasmobranch tissues for stable isotopes. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 53-63.
- Kim, S., Casper, D., Galván-Magaña, F., Ochoa-Díaz, R., Hernández-Aguilar, S., & Koch, P. (2011). Carbon and Nitrogen discrimination factors for elasmobranchs soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 37-52.
- Knudsen, R., Siwertsson, A., Adams, C. E., Newton, J., & Amundsen, P.-A. (2013). Similar patterns of individual niche use are revealed by different time-integrated trophic tracers (stable isotopes and parasites). *Ecology of Freshwater Fish*, 1-10.
- Køie, M. (1993). Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can. J. Zool.*, 71, 1289-1296.
- Lafferty, K. (2008). Ecosystem consequences of fish parasites. *Journal of Fish Biology*, 73, 2083-2093.
- Lafferty, K., & Morris, A. (1996). Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final host. *Ecology*, 77(5), 1390-1397.
- Lessa, R., & Almeida, Z. (1998). Feeding habits of the bonnethead shark, *Sphirna tiburo*, from the northern Brazil. *Cybio*, 22, 383-394.
- Logan, J., & Lutcavage, M. (2010). Stable isotopes dynamics in Elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644, 231-244.
- Loria, R. (1999). Contribución al conocimiento de la biología y pesquería del cazón, *Rhizoprionodon terraenovae* en las aguas de Yucatán. *Tesis de Licenciatura en Biología*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. México, 1-76.

- Manickchand-Heileman, S., Arreguín-Sánchez, F., Lara-Domínguez, A., & Soto, L. (1998). Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 53, 179-197.
- Marcogliese, D. (1996). Larval parasitic nematodes infecting marine crustacean in eastern Canada. 3. *Hysterothylacium aduncum*. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 63, 12-18.
- Marcogliese, D. (2002). Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124, S83-S99.
- Marcogliese, D. (2004). Parasites: Small players with crucial roles in the ecological theater. *Ecohealth*, 1, 151-134.
- Marcogliese, D. (2005). Parasites of the Superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *International Journal of Parasitology*, 35, 705-716.
- Marcogliese, D., & Cone, D. (1997). Food Webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology Evolution*, 12, 320-325.
- Martínez-Cruz, L., Zea-de la Cruz, H., Oviedo-Pérez, J., Morales-Parra, L., & Balan-Che, L. (2016). Aspectos biológicos del cazón *Rhizoprionodon terraenovae*, en las costas de Campeche, México. *Ciencia Pesquera*(24), 23-35.
- Martínez-López, B., & Pares-Sierra, A. (1998). Circulation in the Gulf of Mexico induced by tides, wind and the Yucatan Current. *Ciencias Marinas*, 24, 65-93.
- McKinney, C., McCrea, J., Epstein, S., Allen, H., & Urey, H. (1950). Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundances ratios. *Rev. Sci. Instrum.*, 21, 724-730.
- Méndez, O., & González, M. (2013). Cestodes of the bullshark *Carcharhinus leucas* in Chachalacas Beach, Veracruz, Mexico. *Neotropical Helminthology*, 7(1), 167-171.
- Merlo-Serna, A., & García-Prieto, L. (2016). A checklist of helminth parasites of Elasmobranchii in Mexico. *ZooKeys*, 563, 73-128.
- Minagawa, M., & Wada E. (1986). Nitrogen isotope ratios of red tide organisms in the East China sea: A characterization of biological nitrogen fixation. *Marine Chemistry*, 19, 245-259.
- Miura, O., Kuris, M. A., Torchin, M. E., Hechinger, R. F., & Chiba, S. (2006). Parasite alter host phenotype and may create a new ecological niche for snail hosts. *Proceedings of the Royal Society B*, 1-6.

- Monreal-Gómez, M., & Salas de León, D. (1990). Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*, 29, 101-111.
- Montoya, J., & McCarthy, J. (1995). Isotopic Fractionation during nitrate uptake by phytoplankton grown in continuous culture. *Journal Plankton Research*, 17, 439-464.
- Mouritsen, K., & Poulin, R. (2002). Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystem. *Parasitology*, 124, 101-117.
- Myers, A. (1994). Biogeographic barriers and the development of marine biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, 241-248.
- Myers, A. (s.f.). Biogeographic patterns in shallow-water marine systems and the controlling process at different scales. En P. Giller, A. Hildrew, & D. Raffaelli (Eds.), *Aquatic Ecology, Scale, Pattern and Process* (págs. 547-574). Oxford: British Society Symposium, Blackwell Scientific .
- Nielson, R., & Brown, D. (1999). Feeding of different host plants alter the natural abundances of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in Longidoridae (nematoda). *Journal of Nematology*, 31, 20-26.
- Olson, K. (1999). Rectal gland and volume homeostasis. En W. Hanlett (Ed.), *Sharks, Skates, and Rays: The biology of Elasmobranch Fishes* (págs. 329-352). Baltimore, Maryland, USA: The John Hopkins University Press.
- Olson, C., Lewis, M., & Hauser, M. (1983). Proper identification of Anisakidae worms. *Amer. J. of Medical Technol*, 49(2), 111-114.
- Ortiz-Pérez, M., & De la Lanza-Espino, G. (2006). Diferenciación del espacio costero de México: Un inventario Regional. *Serie Textos Universitarios, Instituto de Geografía. UNAM*, 138.
- Owens, H. (2008). Multiple species of *Phoreiobothrium* from blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the Gulf of Mexico. *Master's Thesis. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas. Lawrence, Kansas.*
- Paine, R. (1988). Food Webs: Road maps interactions or grist for theoretical development? *Ecology*, 69(6), 1648-1654.
- Paine, R. T. (1988). Road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecological Society of America*, 69(6), 1648-1654. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1941141>
- Palm, H., Weaschenbach, A., Olson, P., & Littlewood, T. (2009). Molecular phylogeny and evolution of the Trypanorhyncha Diesing, 1863 (Platyhelminthes: Cestoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52, 351-367.

- Pannacciulli, F., Bishop, J., & Hawkins, S. (1996). Genetic structure of populations of two species of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripeda) in the N. E. Atlantic and Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology*.
- Pérez-Ponce de León, G., García, L., Osorio, D., & León, V. (1996). Listados Faunísticos de México. VI. Helmintos parásitos de peces de aguas continentales de México. *Instituto de Biología, UNAM, México*.
- Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L., & Mendoza-Garfias, B. (30 de Julio de 2007). Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. *Zootaxa*, 1534, 3-10.
- Persson, L. (1999). Trophic cascades: abiding heterogeneity and trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 85, 385-397.
- Peterson, B., & Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18, 293-320.
- Pinnegar, J., & Polunin, N. (1999). Differential fractionation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*, 13, 225-231.
- Pinnegar, J., Campbell, N., & Polunin, N. (2001). Unusual stable isotope fractionation patterns observed for fish host-parasite trophic relationships. *Journal of Fish Biology*, 59, 494-503.
- Pinnegar, J., Campbell, N., & Polunin, N. (2001). Unusual stable isotopes fractionation patterns observed for fish host-parasite trophic relationships. *Journal of Fish Biology*, 59, 494-503.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Post, D., Layman, C., Arrington, D., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montaña, C. (2008). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotopes analyses. *Oecologia*, 152, 179-189. Obtenido de DOI 10.1007/s00442-006-0630-x
- Poulin, R. (1999). The functional importance of parasites in animal communities: Many roles at many levels? *International Journal of Parasitology*, 29, 903-914.
- Poulin, R., & Morand, S. (2004). Parasite Biodiversity. *Smithsonian Institution Press, Washington, USA*.
- Reynolds, R., Smith, T., Liu, C., Chelton, D., Casey, K., & Schlax, M. (2007). Daily High-Resolution-Blended Analysis for Sea Surface Temperature. *J. Climate*, 20, 5473-5496.

- Rhode, K. (1984). Ecology of Marine Parasites. *Helgoland Marine Research*, 37, 5-33.
- Rhode, K. (1993). *Ecology of Marine Parasites, an Introduction to Marine Parasitology* (2nd Edition ed.). University of New England.: CAB International.
- Roberts, L., & Janovy, J. (2005). *Gerald D. Schmidt & Larry S. Roberts' Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill.
- Roberts, L., & Janovy, J. J. (1935). En G. D. Schmidt, & L. S. Roberts, *Foundations of Parasitology* (Seventh Edition ed., págs. 493-504). Mc Graw-Hill.
- Rodríguez-Santiago, M., & Rosales-Casián, J. (2011). Parasite Structure of the Ocean Whitefish *Caotulatilus princeps* from Baja California, Mexico (East Pacific). *Helgol. Mar. Res.*, 65, 197-202.
- Román-Reyes, J. (2003). *Información ecológica a partir del análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrogeno en las cadenas tróficas*. Tesis. La Paz, B. C. S. : CICIMAR.
- Rothschild, M. (1962). Changes in behavior in the intermediate hosts of trematodes. *Nature*(193), 1312-1313.
- Ruhnke, T., Healy, C., & Saphero, S. (2006). Two new species of Paraorygmatobothrium (Cestoda: Tetraphyllidea) from weasel sharks (Carchariformes: Hemigaleidae) of Australian and Borneo. *Journal of Parasitology*, 92(1), 145-150.
- Sakanari, J., & Moser, M. (1989). Complete life cycle of the elasmobranch cestode, *Lascystorhynchus dollfusi* Beveridge and Sakanari, 1987 (Trypanorhyncha). *Journal of Parasitology*, 75, 806-808.
- Sánchez-Gil, P., Yáñez-Arancibia, A., & Amezcua-Linares, F. (1981). Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones demersales de la Sonda de Campeche (Verano, 1978). *An. Inst. Cienc, Mar y Limnol. (UNAM)*, 8, 209-240.
- Skirrow, G. (1975). The dissolved gases-carbon dioxide. En J. Wiley, & G. Skirrow (Edits.), *Chemical Oceanography* (págs. 1-192). London: Academic Press.
- Sorensen, R., & Minchella, D. (1998). Parasite influence in life host history: *Echistoma revolutum* parasitism of *Lymnaea elodes* snails. *Oecologia*, 115, 188-195.
- Springer, V. (1982). Pacific plate biogeography with special reference to shore fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 367, 1-182.
- Stock, B., & Semmens, B. (2016). MixSIAR GUI user Manual, Version 3.1. Obtenido de <https://github.com/brianstock/MixSIAR>.<doi:10.5281/zenodo.1209993>

- Suárez-Moo, P. d., Sánchez-Teyer, L. F., Quiroz-Moreno, A., & Zapata-Pérez, O. (2009). Estructura de tallas del tiburón cazón del ley *Rhizoprionodon terraenovae* en el sureste del Golfo de México. *Memorias Primer Simposium para el conocimiento de los recursos costeros del sureste de México y Primera reunión Mesoamericana para el conocimiento de los recursos costeros*, 45-46.
- Sures, B., Tarashevski, H., & Rokciki, J. (1997). Lead and cadmium contents of two cestodes, *Monobothrium wegneri* and *Bothriocephalus scorpii*, and their fish hosts. *Parasitology Research*, 83, 618-623.
- Sweeting, C., Polunin, N., & Jennings, S. (2006). Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 20, 595-601.
- Tavares, R., & López, D. (2010). Tendencias de la producción pesquera de elasmobranchios en Venezuela: con énfasis en los tiburones. *Proceedings of the 62 Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 178-184.
- Thompson, R., Mouritsen, K., & Poulin, R. (2005). Importance of the parasites and life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *Journal of Animal Ecology*, 74, 77-85.
- Thompson, S. N. (1990). Physiological alteration during parasitism and their effects on host behaviour. *CAB Direct*, 64-94.
- Torchin, M. E., & Mitchell, C. E. (01 de Mayo de 2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 183-190.
- Torres-Rojas, Y. (2011). *Nicho trófico de pelágicos mayores capturados en la boca del Golfo de California*. Tesis de Doctorado. CICIMAR.
- Torres-Rojas, Y., Hernández-Herrera, A., & Galván-Magaña, F. (2006). *Feeding habits of the scalloped hammerhead *Sphyrna lewini*, in Mazatlán waters, southern Gulf of California, Mexico*. EEA-Mónaco.
- Vankara, P., Vijayalashmi, C., & Gangadharam, T. (2007). On a new species *Cathocephalus leucas* (Tetraphyllidea: Cathocephalidae) from the bullshark, *Carcharhinus leucas* (Valenciennes, 1839) from Bay of Bengal, Viskhapatnam coast, Andhra Pradesh, India. *Journal of Parasitic Diseases*, 31(2), 114-119.
- Viana-Morayta, J. (2016). *Dieta del cazón (*Rhizoprionodon terraenovae*: Richardson, 1836) y su relación con las variaciones de temperatura superficial del mar frente a la costa de San Francisco de Campeche*. Tesis. San Francisco de Campeche: Universidad autónoma de Campeche. Facultad de Ciencias Químico Biológicas.

- Vidal-Martínez, V., Aguirre-Macedo, M., Scholz, T., González-Solis, D., & Mendoza-Franco, É. (2002). *Atlas de los Helminthos parásitos de cíclidos de México*. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Vidal-Martínez, V., Pech, D., Sures, B., Purucker, S., & Poulin, R. (2010). Can parasites really reveal environmental impacts? *Trends Parasitology*, 26, 44-51.
- Wada, E., Terazaki, M., Babaya, Y., & Nemoto, T. (1987). 15N and 13C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Research*, 34, 829-841.
- Weaver, H., & Smales, L. (2014). Two species of Acanthocephala (Rhadinorhynchidae and Transvenidae) from Elasmobranchs from Australia. *Comparative Parasitology*, 81, 110-113.
- Williams, H., & Jones, A. (1994). *Parasitic worm of Fish*. United Kingdom: Taylor and Francis Ltd.
- Williams, H., & Jones, A. (1994). *Parasitic worms of fish*. United Kingdom: Taylor and Francis LTD.
- Wood, C., Lafferty, K., & Micheli, F. (2010). Fishing out Marine parasites? Impacts of fishing on rates of parasitism in the ocean. *Ecology Letters*, 13, 761-775.
- Yamaguti, S. (1961). *Systema Helminthum. Vol III. The Nematodes of Vertebrates*. New York: Interscience Publishers.
- Yamaguti, S. (1963). *Systema Helminthum. Vol. V. Acanthocephala*. New York: Interscience Publishers.