



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

Variación anual de la estructura de la comunidad de helmintos de *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) en Mazatlán, México.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BARCENAS DE LOS SANTOS NANCY YSEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

M en C. Luis García Prieto
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTORAL:

Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa
Instituto de Biología, UNAM

Dra. Lorena Garrido Olvera
Instituto de Ecología Aplicada
Universidad Autónoma de Tamaulipas
CD. MX. JULIO, 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

Variación anual de la estructura de la comunidad de helmintos de *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) en Mazatlán, México.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BARCENAS DE LOS SANTOS NANCY YSEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
M en C. Luis García Prieto
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTORAL:
Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa
Instituto de Biología, UNAM

Dra. Lorena Garrido Olvera
Instituto de Ecología Aplicada
Universidad Autónoma de Tamaulipas
MÉXICO, CD. MX. JULIO, 2019

OFICIO CPCB/962/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de mayo de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **BARCENAS DE LOS SANTOS NANCY YSEL** con número de cuenta **308170245** con la tesis titulada "**Variación anual de la estructura de la comunidad de helmintos de *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) en Mazatlán, México**", realizada bajo la dirección del **DR. LUIS GARCÍA PRIETO**:

Presidente: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN
Vocal: DR. ROGELIO AGUILAR AGUILAR
Secretario: DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
Suplente: DR. FRANCISCO NEPTALI MORALES SERNA
Suplente: DRA. ROSARIO MATA LÓPEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 10 de junio de 2019.

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO
Edificio D, 1º Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán, C. P. 04510 CDMX
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) durante la beca otorgada durante el semestre 2017-2- 2019-1

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por permitirme cursar mis estudios de posgrado.

Al proyecto de investigación biodiversidad y filogenia molecular de sanguijuelas del género *Helobdella* PAPIIT (210318) a cargo del Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa donde se obtuvo el financiamiento para la secuenciación de los ejemplares obtenidos en este estudio.

Al programa de Apoyo de Estudiantes (PAEP) por el apoyo económico brindado para la estancia de investigación en la Universidad Nacional de Comahue-Bariloche, Argentina así como a los investigadores de dicha institución por aportaciones que hicieron a este trabajo.

A mi tutor M. en C. Luis García Prieto, por la confianza que depositó en mí, por la enorme paciencia que tuvo durante mi formación académica. Agradezco el tiempo y esmero que dedico a mi aprendizaje y el apoyo brindado en todo momento, mismo que me permitió la asistencia a congresos, simposios y estancia de investigación.

A los miembros de mi comité Tutor Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa y Dra. Lorena Garrido Olvera por las sugerencias, revisión de escrito e ideas que me permitieron mejorar este trabajo.

Agradecimientos a título personal

A mis padres Aurelio Guadalupe Barcenás Reyes y Clara De Los Santos Hernández por apoyar mis decisiones, por su amor y su cuidado.

A mis hermanos Diana, Areli, Jesús y Misael, por que pese a las diferencias siempre han confiado en mí y siempre me brindan el cobijo que no voy a encontrar en ningún lado.

A mi familia adoptiva María Concepción Carrera y Gerardo Torres por abrirme las puertas de su casa y brindarme su apoyo.

A mis amigos Gerardo, Jossue, Gisela, Berenice, Yanet y Anita, por ser mi familia en el laboratorio, por sus consejos y por los buenos momentos compartidos dentro y fuera de la academia.

Al Dr. Francisco Neptalí Morales Serna y Biol. Rosa María Medina Guerrero por brindar el material analizado en este estudio, así como sus comentarios y aportaciones que hicieron enriquecer esta tesis.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfías por la ayuda en el procesamiento y toma de fotografías tomadas por Microscopía de barrido y microscopio óptico para este trabajo.

Al maestro M en C. David Osorio por su gran disposición a prestar su ayuda en el trabajo de laboratorio.

A Lety Barragán por tenderme la mano en los momentos difíciles siempre preocuparse por el bienestar de todos en el laboratorio.

A Juanjo y mis compañeros del museo Universum por sus consejos compañía así como los momentos compartidos.

A las “tías” Guadalupe (Pynk) y Libia por las charlas tan enriquecedoras y divertidas que hemos tenido.

A Víctor Caña por su amabilidad y hospedaje durante mi estancia en los muestreos.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	1
RESÚMEN	5
INTRODUCCIÓN	9
OBJETIVOS	10
Objetivo general	10
Objetivos particulares	10
ANTECEDENTES	11
<i>Comunidades de helmintos en peces marinos</i>	11
<i>Helmintos de peces marinos como indicadores ambientales</i>	12
<i>El estudio de las comunidades de helmintos de peces marinos analizados en escala temporal.</i>	14
<i>El estudio de las comunidades de helmintos de peces marinos en México</i>	16
Biología del hospedero	21
MATERIALES Y MÉTODOS	22
Área de estudio	22
Revisión de los peces	23
Procesamiento del material helmintológico	23
Identificación taxonómica	24
Estudio molecular	24
Estudio ecológico	25
<i>Poblaciones de parásitos</i>	25
<i>Comunidades de parásitos</i>	26
RESULTADOS	29
Registro helmintológico	29
I. Platyhelminthes	
I.1 TREMATODA	
Familia Didymozoidae	
Subfamilia Didymozoinae	
<i>Didymocystis scomberomori</i>	31
<i>Didymocystis</i> sp.	33
<i>Didymocylindrus</i> sp.	34
<i>Didymozoon</i> sp.	35
Subfamilia Nematobothriinae <i>incerta sedis</i>	
<i>Glomeritrema</i> sp.	37
Tipo larvario	
<i>Anacetabulum</i> sp.	39
Familia Bucephalidae	
<i>Prosorhynchoides</i> sp.	40
I.2 MONOGENEA	
Familia: Thoracocotylidae	
<i>Mexicotyle mexicana</i>	42
<i>Thoracocotyle crocea</i>	44
II. Nematoda	
Familia Anisakidae.	
Subfamilia Anisakinae	
<i>Anisakis</i> sp.	46

<i>Pseudoterranova</i> sp.	47
Subfamilia Raphidascaridinae.	
<i>Hysterothylacium</i> sp.	49
Familia Philometridae	
Philometrinae gen. sp.	49
Caracterización de las infecciones	52
Análisis de las comunidades	56
<i>Infracomunidades</i>	56
<i>Comunidad componente</i>	60
DISCUSIÓN	66
Registro helmintológico	66
Infecciones	67
Infracomunidades	73
Comunidad componente	74
CONCLUSIONES	76
LITERATURA CITADA	78
APÉNDICE	89

Índice de Cuadros.

Cuadro 1. Trabajos a nivel de infracomunidades de helmintos en peces marinos de México	17
Cuadro 2. Trabajos a nivel de comunidad componente de peces marinos en México	19
Cuadro 3. Oligonucleótidos utilizados en la familia Didymozoidae colectados en <i>Scomberomorus sierra</i> en Mazatlán, Sinaloa, México	25
Cuadro 4. Registro helmintológico de <i>Scomberomorus sierra</i> en en Mazatlán, Sinaloa, México	30
Cuadro 5. Comparación de medidas de las estructuras de <i>Mexicotyle mexicana</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> del presente estudio, con las de <i>M. mexicana</i> de Rhode & Hayward (1999)	42
Cuadro 6. Comparación entre las medidas de las estructuras de <i>Thoracocotyle crocea</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> del presente estudio, contra las de <i>T. crocea</i> de Hayward & Rohde (1999)	44
Cuadro 7. Atributos promedio de las infracomunidades de parásitos en <i>Scomberomorus sierra</i> de Mazatlán, Sinaloa, México.	57
Cuadro 8. Matriz de P-value del PERMANOVA por el índice de Bray-Curtis de las abundancias de los helmintos en <i>Scomberomorus sierra</i> de Mazatlán, Sinaloa, México.	58
Cuadro 9. Comparación de los estimadores de riqueza con la riqueza observada por temporada de muestreo de <i>Scomberomorus sierra</i> de Mazatlán, Sinaloa, México.	62
Cuadro 10. Atributos a nivel de comunidad componente de helmintos en <i>Scomberomorus sierra</i> . Colectados en Mazatlán, Sinaloa, México.	63
Cuadro 11. Matriz de similitud entre la comunidad componente por el índice de Jaccard de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, Mexico.	64
Cuadro 12. Matriz de similitud entre la comunidad componente por el índice de Morisita-Horn de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	65

Índice de Figuras

Figura 1. Distribución espacial de <i>Scomberomorus sierra</i>	21
Figura 2. Imagen de <i>Scomberomorus sierra</i>	22
Figura 3. Preparación total de <i>Didymocystis</i> sp.1 de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	32
Figura 4. Esquema de la parte anterior del cuerpo de <i>Didymocystis scomberomori</i> . de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	32
Figura 5. Preparación total de <i>Didymocystis</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	33
Figura 6. Preparación total de <i>Didymocilindrus</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> en Mazatlán, Sinaloa, México.....	34
Figura 7. Esquema de la parte anterior del cuerpo de <i>Didymocilindrus</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i>	35
Figura 8. Preparación total de <i>Didymozoon</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i>	36
Figura 9. Esquema de la parte anterior del cuerpo de <i>Didymozoon</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	36
Figura 10. Quistes de <i>Glomeritrema</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	38
Figura 11. Preparación total de <i>Glomeritrema</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	38
Figura 12. Esquema de la parte anterior del cuerpo de <i>Glomeritrema</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.....	39
Figura 13. Preparación total del tipo larvario Anacetabulum de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	40
Figura 14. Preparación total de <i>Prosorhynchoides</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa México.	41
Figura 15. Ventosa con escleritas de <i>Mexicotyle mexicana</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> , colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	43
Figura 16. Preparación total de <i>Mexicotyle mexicana</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> , colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	43
Figura 17. Ventosa de <i>Thoracocotyle crocea</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> , colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	45
Figura 18. Preparación total de <i>Thoracocotyle crocea</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	45
Figura 19. Fotografía tomada en microscopia de barrido de <i>Thoracocotyle crocea</i> de <i>Scomberomorus sierra</i> de Mazatlán, México.	46
Figura 20. Fotografía apical de la parte anterior de <i>Anisakis</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	47
Figura 21. Fotografía tomada en microscopia de barrido de la parte anterior de <i>Anisakis</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	47
Figura 22. Preparación de la parte anterior de <i>Pseudoterranova</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	48
Figura 23. Extremo anterior de <i>Pseudoterranova</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	48
Figura 24. Extremo posterior de <i>Pseudoterranova</i> sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	49

Figura 25. Vista apical (microscopia electrónica de barrido) del extremo anterior de <i>Philometrinae</i> gen.sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado Mazatlán, Sinaloa, México.	50
Figura 26. Extremo posterior de <i>Philometrinae</i> gen. sp. de <i>Scomberomorus sierra</i> colectado en Mazatlan, Sinaloa, México.	50
Figura 27. Prevalencias con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	53
Figura 28. Abundancia promedio con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.....	54
Figura 29. Intensidad promedio con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.	55
Figura 30. Comparación estadística entre la riqueza de helmintos por infracomunidad en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa.	58
Figura 31. Comparación estadística entre el número total de helmintos por infracomunidad en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa.	59
Figura 32. Comparación estadística entre la diversidad de helmintos por infracomunidad en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa.	59
Figura 33. Gráfico de Funciones discriminantes que explican mejor las abundancias por especie de helmintos en de las infracomunidades de <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de muestreo.	60
Figura 34. Curvas de acumulación de riqueza de helmintos en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas, Mazatlán, Sinaloa, México.	61
Figura 35. Curvas de rarefacción de riqueza de helmintos en <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.	62
Figura 36. Dendrograma de similitud de Jacard entre comunidad componente de helmintos de <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.	64
Figura 37. Dendrograma de similitud de Morisita- Horn entre comunidad componente de <i>Scomberomorus sierra</i> por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.	65
Figura 38. Esquema hipotético de la dinámica de infección en los helmintos de <i>Scomberomorus sierra</i>	72

Apendice

Apéndice 1. Fotografía tomadas de la página State Ocean.	89
Apéndice 2. Arbol de Neighbor-Joining (NJ) de la familia Didymozoidae.	90
Apéndice 3. Arbol Máxima Verosimilitud (MV) de la familia Didymozoidae.	91
Apéndice 4. Tipo de distribución de las especies de helmintos colectadas en <i>Scomberomorus sierra</i> de Mazatlán	92

RESUMEN

Estudiar las comunidades de helmintos en peces es útil para conocer aspectos de la biología de sus hospederos, así como diversos escenarios en el ambiente. Debido a que las condiciones bióticas y abióticas de los ecosistemas no son estáticas en el tiempo y están en constante cambio, repercutiendo en la dinámica de los hospederos y los procesos de reclutamiento de sus parásitos, consideramos que el ensamble de las comunidades de helmintos es variable en el tiempo. El objetivo del presente trabajo fue analizar los parámetros poblacionales y los atributos de los niveles jerárquicos infracomunitarios y comunidad componente de helmintos de *Scomberomorus sierra* para determinar los posibles factores que moldean su estructura a través de un muestreo anual durante 4 años consecutivos. Las muestras de *S. sierra* se obtuvieron de capturas comerciales por pescadores de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México, en cuatro temporadas de secas (2015- 2018). Los peces fueron sometidos a un examen parasitológico para la extracción de sus helmintos, los cuales fueron contados y procesados para su determinación taxonómica. La variación anual por cada temporada fue evaluada con el uso de estadística paramétrica y no paramétrica. Se registraron un total de 13 taxones de helmintos (9 en estado adulto y 4 en estado larvario) el hábitat más parasitado fueron las branquias. Sólo los helmintos *Thoracocotyle crocea* y *Mexicotyle mexicana* fueron previamente registrados en este pez; el resto de los parásitos, se consideran registros nuevos para esta localidad y hospedero. El grupo de helmintos más representado fue el de los digeneos, de los cuales seis taxa se incluyeron en la familia Didymozoidae, cuyas características morfológicas diagnósticas son consideradas controversiales. No obstante, algunas de las especies de esta familia pudieron distinguirse con ayuda de herramientas moleculares.

La mayoría de los parásitos encontrados en *S. sierra*, ingresan al hospedero por ingestión (11 de 13), particularidad que la adjudicamos a los hábitos alimenticios de la sierra, cuya dieta amplia la hace más susceptible a adquirir los parásitos y a su papel depredador en la cadena trófica. En la mayoría de las especies de helmintos, los parámetros de infección (prevalencia, intensidad y abundancia) variaron año con año, existiendo diferencias estadísticamente significativas. Esta variación la atribuimos a cambios ambientales más que a características intrínsecas del hospedero (peso, talla y sexo) debido a que no hubo relación en los descriptores poblacionales con dichas variables. En este trabajo sugerimos que la temperatura superficial de mar (TSM) y la productividad primaria (PP) pueden ser algunos de los factores que podrían regular las infecciones de las especies de helmintos en *S. sierra*, ya sea de manera directa (actuando sobre la tasa de reproducción de los parásitos) o indirecta (disponibilidad de

hospederos intermediarios). La alteración de estos factores, producto de “El Niño-Oscilación del Sur” (ENSO) durante los dos primeros muestreos, se ve reflejada en el reclutamiento diferencial de las especies de helmintos. Así mismo, la variación a nivel de infracomunidades por temporada de muestreo se atribuye a la forma particular en que los grupos de parásitos se transmiten (digeneos, monogeneos y nematodos) así como también a las condiciones ambientales que pudieran afectar su ensamble. Tanto los resultados en los índices de similitud, como los análisis estadísticos a este nivel, demostraron una alta heterogeneidad en la conformación de las infracomunidades, lo cual sugiere que el agrupamiento de los helmintos no es estable en el tiempo. No obstante, a nivel de comunidad componente la riqueza de especies que conforman las comunidades en este pez está bien representada en todos los muestreos y las especies que se comparten por temporada reflejan la existencia de homogeneidad en su composición taxonómica y estabilidad a este nivel. El carácter especialista de la mayoría de los taxa a nivel familia de hospedero, sugiere que afinidades filogenéticas, influyen de manera importante en la estructuración de sus comunidades de helmintos. En términos generales podemos asumir que la variación en las comunidades de helmintos en *S. sierra* de la Bahía de Mazatlán, en ambos niveles (infracomunidad y comunidad componente), refleja cambios en el hábitat, la cual se hace más evidente cuando se analizan los helmintos por grupo de helminto. Sugerimos que el análisis de las comunidades de parásitos podría ser un elemento que contribuya de manera indirecta a conocer los cambios ambientales de un determinado ecosistema, así como la dinámica en sus hospederos.

ABSTRACT

Studying communities of helminths in fish is useful to know aspects of the biology of their hosts, as well as various scenarios in the environment. Because to biotic and abiotic conditions at ecosystems are not static over time and affect the host dynamics and the processes of parasite recruitment, we could consider that the assemblage of helminth communities is variable in the time. The objective of the present work was to analyze population parameters and attributes of infracomunitarian hierarchical levels and component community of helminths of *Scomberomorus sierra* to determine possible factors that shape its structure through an annual sampling during consecutive four years. The samples of *S. sierra* were obtained from commercial catches by fishermen from the Bay of Mazatlan, Sinaloa, Mexico, in four dry seasons (2015-2018). The fish were subjected to a parasitological examination for the extraction of their helminths, which were counted and processed for taxonomic determination. The annual variation for each season was evaluated with the use of parametric and non-parametric statistics. A total of 13 helminth taxa were recorded (9 in adult and 4 in larval stage) the most parasitized habitat were the gills. Only the helminths *Thoracocotyle crocea* and *Mexicotyle mexicana* were previously recorded in this fish; the rest of the parasites are considered new records for this locality and host. The group of helminths most represented was Digenea, of which six taxa were included in the family Didymozoidae.

Most of parasites found in *S. sierra*, get into the host by ingestion (11 of 13), which we attribute to feeding habits of the sierra, because to broad diet makes it more susceptible to acquire parasites as well as their predatory role in the chain trophic. In the majority of the helminth species, infection parameters (prevalence, intensity and abundance) varied from year to year, with statistically significant differences. This variation is attributed to environmental changes rather than intrinsic host characteristics (weight, height and sex) because to there was no relationship in the population descriptors with these variables. In this work we suggest that the sea surface temperature (SST) and the primary productivity (PP) may be some of factors that could regulate infections of helminth species in *S. sierra*, either directly (acting on the rate of reproduction of parasites) or indirect (the availability of intermediate hosts). The alteration of these factors, product of "El Niño-Southern Oscillation" (ENSO) during firsts two samplings, is reflected in the differential recruitment of the helminth species. Likewise, the variation at the infracommunities level per sampling season is attributed to the particular way in

which groups of parasites are transmitted (digeneos, monogeneos and nematodes) as well as to environmental conditions that could affect their assembly. Results in the similarity indexes, as well as the statistical analyzes at this level, showed a high heterogeneity in the conformation of infracommunities, which suggests that the assemblage of helminths is not stable over time. However, at the component community level, the richness of species that constitute communities in this fish is well represented in all samplings and the species that are shared by season reflect the existence of homogeneity in their taxonomic composition and stability at this level. The specialized nature of most of the taxa at the host family level suggests that phylogenetic affinities have an important influence on the structuring of their helminth communities. In general terms we can assume that the variation in helminth communities in the sierra from La Bahía de Mazatlán, in both levels (infracomunidad and community component), reflects changes in the habitat, which becomes more evident when helminths are analyzed, separately by helminth group. We suggest that the analysis of parasite communities could be an element that contributes indirectly to knowing of environmental changes of a given ecosystem, as well as the dynamics in their hosts.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una relación biológica que se establece entre dos especies, en la cual el parásito vive a expensas de otro, al que se le denomina huésped y del cual obtienen recursos (Bush et al., 2001). Los helmintos en particular son organismos parásitos que no constituyen un grupo monofilético, ya que bajo este término se incluyen representantes de cuatro phyla que no están relacionados filogenéticamente: Platyhelminthes, Acanthocephala, Nematoda y Annelida (Hirudinea); se caracterizan por ser metazoarios, macroparásitos y por su aspecto vermiforme (Pérez-Ponce de León & García-Prieto, 2001). El estudio de estos parásitos se ha centrado en área de la sistemática, taxonomía y biomédica y pocos trabajos abordan su dinámica ecológica. No obstante, en la ecología del parasitismo se han tratado de determinar los procesos que estructuran las comunidades de helmintos y los elementos que intervienen, con la finalidad determinar patrones recurrentes (Holmes & Price, 1986). La mayoría de este tipo de estudios se realiza en peces como modelo de estudio, debido a la facilidad de su colecta y a su amplia disponibilidad, lo cual permite obtener un número grande de réplicas, considerándose los hospederos más adecuados para estudiar aspectos ecológicos sobre los helmintos (Holmes & Price, 1986). Entre los factores que influyen en la estructuración de las comunidades de helmintos en peces están: las características físico-químicas del agua (Kennedy et al., 1997), características del huésped como la talla, peso y sus hábitos alimenticios (Poulin & Tellervo, 2001), así como eventos de colonización (Holmes & Price, 1986) por mencionar algunos. Estos factores no son estáticos en el tiempo y están en constante cambio, repercutiendo en la dinámica de los huéspedes y los procesos de reclutamiento de sus parásitos (Violante-González et al., 2008). Sin embargo, los estudios que han analizado a las comunidades de helmintos en peces marinos son reducidos (Kennedy et al., 1997; Dzikowski et al., 2003; Zhokhov, 2003; Schabuss et al., 2005; Singh & Mishra, 2013; Young & Maccoll, 2016) y para México son aún más escasos especialmente cuando se intentan evaluar a largo plazo. Estos estudios no muestran un patrón claro en la dinámica de sus comunidades de parásitos, no obstante coinciden en que carecemos de conocimientos suficientes para explicar los ciclos de vida parásitos, el efecto de los diferentes factores causales específicos y el papel que juegan sus hospederos intermediarios. De hecho, de manera general los trabajos que han estudiado las comunidades de helmintos de peces en tiempo han mostrado una variación en la abundancia (Salgado-Maldonado, 1993) e infieren que es debida a un incremento en la actividad trófica y reproductiva del huésped causada por fluctuaciones en la temperatura, así como cambios en la disponibilidad de hospederos intermediarios

(Salgado-Maldonado et al., 2014; Violante-González et al., 2008). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se han realizado en peces dulceacuícolas y agua salobre que pertenecen a localidades situadas en la región Neotropical del país, por lo que se desconoce qué factores tienen un papel determinante en la estructuración de las comunidades de helmintos de peces marinos en las costas mexicanas. Por esta razón, en el presente trabajo se pretende describir y analizar las comunidades de helmintos en un periodo de 4 años, para determinar si existe una variación inter-anual en las comunidades de helmintos del pez marino *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) con el fin de inferir cuáles son los factores que las estructuran; asimismo, debido a que las condiciones abióticas y bióticas cambian en el tiempo, se esperaría encontrar una variación en los atributos poblacionales y de las comunidades de helmintos en dicho huésped durante cuatro períodos de sequía anuales en la bahía de Mazatlán, Sinaloa.

OBJETIVOS

Objetivo general

Establecer la existencia de variación interanual en la estructura de la comunidad de helmintos en *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) de la costa de Mazatlán, Sinaloa, México, en cuatro períodos de secas entre 2015 y 2018.

Objetivos particulares

- Determinar taxonómicamente a los helmintos de *S. sierra* con base en caracteres morfológicos y en algunos casos, con ayuda de marcadores moleculares
- Establecer y comparar los niveles de las infecciones helmintológicas en los períodos de muestreo.
- Definir y comparar la estructura de las comunidades de helmintos a nivel de infracomunidad y comunidad componente en los periodos muestreados.
- Determinar la relación entre la carga parasitaria y el tamaño corporal, peso y sexo del hospedero.
- Inferir las posibles causas que determinan la estructura de la comunidad de helmintos en ambos niveles, en el periodo establecido.

ANTECEDENTES

Comunidades de helmintos en peces marinos.

Los ecosistemas marinos son notoriamente complejos debido a que muchas entidades están interactuando en una dinámica no lineal con mecanismos difíciles de identificar (Poulin, 2007). Los parásitos son componentes invisibles pero omnipresentes de los ecosistemas marinos que tienen su importancia en la dinámica y flujo de energía de los ecosistemas (Thieltges et al., 2008). Sin embargo, la parasitología marina es un campo poco estudiado particularmente en lo referente a helmintos (Poulin, 2016). Se ha sugerido que los helmintos de peces marinos son comúnmente generalistas formando comunidades con una alta riqueza de especies y abundancia, sobre todo en helmintos gastrointestinales, generalmente dominadas por digeneos (Kennedy et al., 1986). Este patrón se debe a la complejidad ambiental e incluso se ha señalado que estas comunidades pueden ser tan ricas y diversas como las de aves y mamíferos y mayores comparadas con las de peces dulceacuícolas (Kennedy et al., 1986; Holmes, 1990; Poulin, 1995).

Holmes (1990) mencionó que los factores implicados en la estructuración de las infracomunidades de helmintos en peces marinos han sido las corrientes marinas, disturbios por partículas sólidas, modificaciones del hábitat y la competencia intraespecífica. A nivel de comunidad componente, el principal factor que las estructura es la heterogeneidad ambiental entre las zonas marinas (bentónica, pelágica y demersal). Marcogliese (2002) propuso que la riqueza y la intensidad de la infección de los parásitos, declina con la profundidad, pero también depende de las propiedades del agua y el sedimento así como los diferentes recursos y dietas de los peces, estableciendo que las zonas epipelágicas y bentónicas son más ricas y diversas, por lo que los peces mesopelágicos y batipelágicos poseen comunidades parásitas empobrecidas.

Los hábitats marinos ofrecen condiciones ideales para el mantenimiento de los ciclos de vida de los parásitos (Barber et al., 2000). De manera general las larvas libre nadadoras de digeneos (miracidios y cercarias), así como los huevos, están sometidos a un régimen hidrodinámico y tolerancias a condiciones ambientales diferentes. Los huevos permanecen infectivos durante un periodo largo, lo que aumenta la probabilidad de ingestión por parte de los huéspedes intermediarios (Lhomus & Björklund, 2015; Marcogliese, 2002). Por el contrario, los miracidios solo viven unas pocas horas después de ser liberados del huevo, mientras que las cercarias pueden sobrevivir en el ambiente durante

más tiempo que los miracidios lo que les permite encontrar e infectar el segundo hospedero intermediario (Thompson et al., 2005). En metacercarias la especificidad del hospedero es usualmente muy alta, es decir, una especie de parásito solo infecta una sola especie de hospedero o especies hermanas estrechamente relacionadas (Thieltges et al., 2013). Para el caso de nematodos, acantocéfalos y en pocos casos en los cestodos, los crustáceos son los hospederos intermediarios más comunes en sus ciclos de vida, mientras que los digeneos se encuentran más frecuentemente en moluscos; los poliquetos y equinodermos participan en un número limitado en los ciclos de vida de los helmintos (Lhomus & Björklund, 2015). Además, durante sus fases de vida libre, los endoparásitos pueden sobrevivir en un amplio intervalo de temperatura, a veces de hasta 40°C y de hecho las etapas protegidas por una cáscara de huevo, quiste o cutícula, como en nematodos, pueden mantener su infectividad en temperaturas extremas a diferencia de las etapas no protegidas (Pietroock & Marcogliese, 2003).

Los peces teleósteos desempeñan un papel central en los ecosistemas marinos, especialmente como consumidores en las cadenas alimentarias, pero también porque ofrecen una gran superficie para encuentro y colonización y por lo tanto son frecuentemente utilizados como hospedero de diversos grupos de parásitos (Barber et al., 2000).

Los estudios sobre comunidades de parásitos metazoarios marinos no han sido suficientes para permitir distinguir patrones en la estructuración de las comunidades. De igual forma, el conocimiento sobre los ciclos de vida de algunos grupos, así como los efectos por la alteración de las condiciones ambientales influenciadas por factores antropocéntricos no han sido suficientemente bien caracterizadas por lo que deben considerarse sus efectos a más largo plazo (Aguirre-Macedo et al., 2007). De hecho, a nivel global Poulin et al. (2016) sugirieron que debería establecerse una sinergia entre la parasitología y la ecología marina, pues el conocimiento en la parasitología marina es muy escaso para muchos taxones de parásitos marinos, como los helmintos, donde la curva acumulativa de especies sigue aumentando constantemente; por ello es necesario conocer una proporción sustancial del total de la diversidad para apreciar plenamente el impacto que los parásitos pueden tener en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas marinos.

Helmintos de peces marinos como indicadores ambientales

Los helmintos han sido los parásitos más utilizados para analizar variaciones ambientales debido a que los parámetros de infección (prevalencia, intensidad y abundancia), la riqueza y diversidad así como la presencia o ausencia de estos organismos, nos proporcionan información de los factores

bióticos y abióticos que influyen en el ensamble de sus comunidades y nos refleja diferentes escenarios en un ecosistema (MacLeod & Poulin, 2012). Por ejemplo, en los sistemas marinos se ha considerado que la transmisión de parásitos está ligada, entre otros factores, a una estructura en red trófica entre los hospederos, pues este factor puede determinar la abundancia y la composición de las comunidades de helmintos, lo que a su vez refleja las variaciones en la dieta de sus hospederos (Marcogliese, 2004). La dieta en los peces se puede modificar estacionalmente, geográficamente, con la profundidad o mediante sus migraciones (Marcogliese, 2004; Thompson et al., 2005). La abundancia así como la riqueza de helmintos también puede arrojar evidencia de la longitud de la cadena alimenticia y las proporciones de especies superiores, intermedias y basales (Lafferty, 1997; Thompson et al., 2005) Así mismo, la presencia y ausencia de parásitos puede indicar un cambio en la dieta de los hospederos como resultado de un colapso en las poblaciones de sus presas, pues los cestodos, los nematodos y los acantocéfalos dependen exclusivamente de la transmisión trófica a diferencia de los digeneos, en donde los estados de vida libre también pueden ingresar al hospedero por penetración (Marcogliese, 2002).

Los periodos estacionales pueden representar una ventana a la transmisión y ésta estar limitada a solo un periodo donde aumentan la viabilidad o se reducen los niveles de infección (Karvonen et al., 2010; Callaway et al., 2012). Estos cambios estacionales pueden ser por el aumento en el nivel del mar, cambios en la temperatura y cambios en los patrones de las precipitaciones así como contaminación asociada y la acidificación del océano (Lohmus & Björklund, 2015). Uno de los factores más influyentes sobre el ciclo de vida de los parásitos es la temperatura, debido a que las fases de vida libre requieren de una temperatura óptima específica, por lo que la tolerancia es diferente para cada especie (Möller, 1997; Pietrock & Marcogliese, 2003). Por ejemplo, se ha determinado el aumento de temperatura promueve la mayor producción y actividad en las cercarías (Berkhout et al., 2014). De la misma manera, la temperatura del mar también puede repercutir sobre los hospederos intermediarios de muchos estadios larvarios. Goedknecht et al. (2015) establecen que al aumentar la temperatura, la velocidad de alimentación de los hospederos y la infectividad de las larvas que se transmiten por ingestión aumentarán, pues las elevadas temperaturas promueven un aumento en el metabolismo y esto se traduce en elevar las velocidades de alimentación y con ello las tasas de infección de los parásitos. Contrariamente, las temperaturas bajas también pueden mantener latentes los estadios larvales o presentes sólo en pequeños números durante la estación fría, por lo que los niveles de infección más bajos se darían durante los meses de invierno (Lohmus & Björklund, 2015). De esta manera, las bajas temperaturas del entorno prolongan la viabilidad de los helmintos durante sus fases de vida libre, mientras

que las altas temperaturas aceleran el desarrollo individual y acortan la longevidad (Pietroock & Marcogliese, 2003).

Otro regulador clave de los procesos de transmisión es la tolerancia a la salinidad; en algunos ectoparásitos, dicha tolerancia aumenta con las bajas temperaturas, por lo que su transmisión se incrementa durante el invierno (Lei & Poulin, 2011). Los endoparásitos se encuentran comparativamente protegidos contra este factor, debido a la osmolaridad del pez; la salinidad del agua ingerida por el hospedero se ajusta en el estómago y el comienzo del intestino, delgado a un nivel que se mantendrá constante durante el resto del intestino (Mollër, 1987).

Por todo lo anterior, la variación estacional, la ocurrencia y transmisión de los parásitos acuáticos y por consiguiente su crecimiento y reproducción, puede estar restringida en estrechos límites temporales.

El estudio de las comunidades de helmintos de peces marinos analizados en escala temporal

El estudio de las comunidades de helmintos en peces marinos es un campo poco explorado a nivel mundial y su conocimiento es más pobre cuando se intenta encontrar patrones en escala temporal. En un estudio de Kennedy (1997), al examinar las comunidades de helmintos de anguilas recolectadas en un periodo de 12 años (1985-1996) durante la temporada de verano, se observó que tanto la riqueza como la diversidad no fueron regulares o uniformes año con año, la aparición de muchas especies fue accidental o poco predecible y la de otras muy concurrente; asimismo, la identidad de las especies dominantes varió entre los años. En este estudio, el autor mencionó que dicha variación puede reflejar cambios en el hábitat, aunque también sugirió que no es posible detectar algunos cambios específicos (como la contaminación), por lo que señaló la dificultad de usar los helmintos como indicadores de cambios ambientales a largo plazo. Además, a pesar de que el muestreo se realizó durante la temporada de verano y los parámetros de la comunidad no cambiaron significativamente, hay una tendencia a decrecer en ciertos meses, por lo que este autor señaló que es más razonable y aceptable que las muestras sean tomadas en los mismos meses en la temporada evaluada para comparar entre los años. En otro estudio realizado por Dzikowski et al. (2003), muestrearon las comunidades de helmintos del pez *Siganus rivulatus* durante los años 1995-1997 y 1998- 2000, en primavera y otoño, en tres sitios; un arrecife de coral (OBS), un área de playa arenosa (NB), y en una granja de jaulas de maricultura (FF) y sus resultados globales no revelaron diferencias notables. Los cambios se hicieron evidentes sólo cuando se analizaron las comunidades de parásitos divididas de acuerdo con su ciclo de vida; heteroxenos

(cumplen su ciclo de vida utilizando dos o más hospederos) y monoxenos (solo utilizan un hospedero), pues se detectó que la riqueza de especies de parásitos heteroxenos disminuyó significativamente para OBS pero se mantuvo estable en los otros dos sitios. Para el caso de los parásitos monoxenos, se observó un incremento significativo en la riqueza de especies en todos los sitios, lo que coincidió con un aumento significativo en la prevalencia de monogeneos en los sitios OBS y FF, así como una disminución significativa en la prevalencia de digeneos en los sitios FF y NB. Con estos resultados, los autores sugirieron que para detectar cambios ecológicos, es esencial analizar no sólo a nivel comunitario, sino también considerar componentes por separado de grupos parásitos particulares. Así mismo, las variaciones en el tiempo pueden ser detectadas considerando los distintos parámetros en los que son estudiadas; por ejemplo Young & Maccoll (2016) observaron una falta de constancia en la aparición de parásitos en las comunidades de helmintos del pez *Gasterosteus aculeatus*, pero una repetitividad en las especies de parásitos que aparecían en un periodo dado a lo largo de ocho años. Además, identificaron diferencias evidentes en abundancia relativa y prevalencia a través de los años. Young & Maccoll (2016) mencionaron que esta repetitividad era consistente con respecto a las diferencias entre las poblaciones en la prevalencia de algunos parásitos, explicando que la aparición del parásito no era completamente estocástica; además se observó que la variación en la temperatura y la estación tuvieron muy poco efecto en las distribuciones de los parásitos, siendo el pH y concentración de calcio los factores que afectaron significativamente su presencia.

Hasta la fecha, en México sólo un estudio en varios puntos de la costa del Pacífico ha tratado de analizar si existe variación en las comunidades de helmintos, estudiando al pez *Parapsettus panamensis* a lo largo de un periodo de 6 años no consecutivos (2012; 2013; 2016a, b y 2017). En este trabajo, realizado por Villalba-Vásquez et al. (2018), encontraron que la estructura de la comunidad de helmintos y la composición de las especies variaron entre las muestras, años y también en una escala espacial. Los principales factores a los que atribuyeron estas variaciones fueron: las características del huésped, como el comportamiento de alimentación y el tamaño corporal, así como características distintivas de las especies de parásitos y variaciones en las infecciones entre localidades.

Los estudios anteriores reflejan modificaciones en la estructura de las comunidades; sin embargo estos patrones son detectados de acuerdo con las escalas a la que son estudiadas y la determinación de los factores que las estructuran, sigue considerándose complejo de dilucidar.

El estudio de las comunidades de helmintos de peces marinos en México

Sólo una pequeña fracción de las comunidades de helmintos asociadas a peces marinos ha sido estudiada bajo esta perspectiva en México, la mayoría analizando peces de importancia comercial (*Epinephelus morio*, *Trachinotus carolinus*, *Scomberomorus maculatus*, *Eugerres plumieri*, *Oligoplites saurus*, *Symphurus plagiusa*, *Caranx caballus*, *Lutjanus guttatus*, *Parapsettus panamensis*, *Caranx crysos*, *Caranx hipos*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Oligoplites saurus* y *Trachinotus carolinus*) y abordando también aspectos relacionados con sus efectos sobre las poblaciones de peces, el potencial zoonótico de los parásitos, así como su utilización como indicadores biológicos (Cuadro 1 y 2). A nivel de infracomunidad, los peces marinos estudiados en México presentan un intervalo de riqueza que oscila entre 1.8 y 6; la diversidad varía de 0.13 a 1.6 y exhiben un número promedio de helmintos moderado con respecto a la comunidad componente (ver abajo), pues llegan a tener de 6.5 a 536 individuos por pez (Cuadro 1). A nivel de comunidad componente, éstas pueden estar conformadas por entre 6 y 18 especies de parásitos, con poca (1 individuo) o muy elevada cantidad de parásitos (33, 371 individuos). En cuanto a la diversidad (medida con los índices de Shannon y Brillouin), los niveles pueden oscilar desde 0.532 hasta 2.01; sin embargo, a este nivel no todos los trabajos la reportan (Cuadro 2). Es por ello que en términos generales, se considera que el conocimiento sobre este campo es escaso para el país, a pesar del gran número de peces distribuidos en ambas costas de la república. Por esta razón, se hace necesario el desarrollo de proyectos que incrementen el conocimiento de las mismas, tanto en la zona Neártica como en la Neotropical.

Cuadro 1. Trabajos a nivel de infracomunidades de helmintos en peces marinos de México.

Hospedero	Localidad/ Edo.	Riqueza	Diversidad Índice de Brillouin	Numero promedio de helmintos	Referencia
<i>Epinephelus morio</i>	Progreso/ Yuc.	4.25 ± 1.78	0.87 ± 0.34	68.79 ± 76.58	Vidal-Martínez et al. (1998)
	Lagartos/ Yuc.	4.11 ± 2.08	0.78 ± 0.41	36.41 ± 51.23	
	Campeche/ Camp.	4.50 ± 1.89	0.67 ± 0.34	140.67 ± 238.70	
	Sisal/ Yuc.	5.00 ± 1.78	0.13 ± 0.18	34.80 ± 24.41	
	Celestún/ Camp.	2.62 ± 1.26	0.50 ± 0.31	15.93 ± 18.64	
	Chiquilá/ Q. Roo	2.90 ± 1.57	0.40 ± 0.46	16 ± 14.74	
	Chuburná/ Yuc.	3.33 ± 1.24	0.71 ± 0.19	17.33 ± 14.47	
<i>Trachinotus carolinus</i>	Campeche/ Camp.	6 ± 2	0.93 ± 0.38	73 ± 77	Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez (2002)
	Celestún/ Yuc.	4 ± 1	0.60 ± 0.39	218 ± 297	
	Progreso/ Yuc.	4 ± 2	0.68 ± 0.24	86 ± 83	
	Chetumal/ Yuc.	4 ± 1	0.86 ± 0.12	81 ± 51	
<i>Scomberomorus maculatus</i>	Chetumal/ Q. Roo	4 ± 1	0.46 ± 0.27	176 ± 289	Aguirre-Macedo et al. (2007)
<i>Eugerres plumieri</i>		5 ± 1	0.97 ± 0.25	196 ± 85	
<i>Oligoplites saurus</i>		4 ± 1	1.76 ± 2.89	176 ± 289	
<i>Hexanematichthys assimilis</i>		7.1 ± 2.77	1.0 ± 0.45	205 ± 244	
<i>Symphurus plagiusa</i>	Campeche/ Camp.	1.8 ± 2.3	0.24 ± 0.11	34.48 ± 20.87	Santana-Piñeros et al. (2012)
<i>Caranx caballus</i>	Acapulco/ Gro.(Diciembre 2009)	2.7 ± 1.4	0.90 ± 0.34	12.2 ± 12.3	Violante-González et al. (2016)
	Acapulco/ Gro.(Octubre 2011)	2.8 ± 1.3	0.81 ± 0.42	14.1 ± 19.0	
	Acapulco/ Gro.(Febrero 2012)	2.6 ± 1.1	0.86 ± 0.40	14.2 ± 23.8	
	Lázaro Cárdenas/ Mich.(Diciembre 2009)	3.0 ± 1.2	1.00 ± 0.35	6.5 ± 3.6	
	Marquélia/ Gro. (Noviembre 2011)	4.1 ± 1.6	1.06 ± 0.45	26.1 ± 41.8	

<i>Lutjanus guttatus</i>	Mazatlán/ Sin. Banderas/ Jal.	Datos no especificados	Datos no especificados	Datos no especificados	Morales- Serna et al. (2017)
<i>Parapsettus panamensis</i>	Acapulco/ Gro. Julio 2012	6.0 ± 1.5	1.4 ± 0.5	96.8 ± 101.7	Villalba-Vásquez et al. (2018)
	Acapulco/ Gro. Mayo 2013	3.8 ± 1.7	0.90 ± 0.4	38.3 ± 40.2	
	Acapulco/ Gro. (Abril 2016a)	4.7 ± 1.4	1.35 ± 0.4	46.5 ± 52.2	
	Acapulco/ Gro. (Agosto 2016b)	5.2 ± 1.6	1.53 ± 0.4	47.4 ± 29.7	
	Acapulco/ Gro.(Agosto 2017)	3.6 ± 1.3	0.99 ± 0.4	38.5 ± 27.8	
	Lázaro Cárdenas/ Mich.(Marzo 2013)	4.1 ± 1.4	1.08 ± 0.4	64.7 ± 33.0	
	Marquelia/ Gro.(Diciembre 2016)	3.7 ± 1.4	0.97 ± 0.5	35.4 ± 25.8	
	Zihuatanejo/ Gro. (Mayo 2016)	5.0 ± 1.4	1.37 ± 0.4	126.5 ± 90.5	
<i>Caranx crysos</i>	Alvarado/ Ver.	3.8±2.7	0.75±0.2	23.5±35.5	Montoya-Mendoza et al. (2017)
<i>Caranx hipos</i>		4.1±2.8	0.67±0.25	77.1±158	
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>		3.6±1.5	0.83±0.1	17±13	
<i>Oligoplites saurus</i>		2.7±1.5	0.7±0.2	16.2±19.4	
<i>Trachinotus carolinus</i>		4.5±2.1	0.43±0.27	536±1106	

Cuadro 2. Trabajos a nivel de comunidad componente de peces marinos en México.

Hospedero	Localidad/ Edo.	Riqueza	Diversidad Índice Shanon	Número total de helmintos	Referencia
<i>Epinephelus morio</i>	Progreso/ Yuc.	13	---	1,650	Vidal Martínez et al. (1998)
	Lagartos/ Yuc.	15	---	977	
	Campeche/ Camp.	11	---	1,683	
	Sisal/ Yuc.	14	---	368	
	Celestún/ Camp.	11	---	259	
	Chiquilá/ Q. Roo	9	---	160	
	Chuburná/ Yuc.	6	---	1*	
<i>Scomberomorus maculatus</i>	Chetumal/ Q. Roo	10	---	250	Aguirre-Macedo et al. (2007)
<i>Eugerres plumieri</i>					
<i>Oligoplites saurus</i>	Celestún/ Yuc.	11	---	1959	
<i>Hexanematichthys assimilis</i>	Progreso/ Yuc.	11	---	2469	
	Chetumal/ Yuc.	17	---	3290	
<i>Symphurus plagiusa</i>	Campeche/ Camp.	9	---	33,371	Santana-Piñeros et al. (2012)
<i>Caranx caballus</i>	Acapulco/ Gro.(Diciembre 2009)	16	0.767	537	Violante-González et al. (2016)
	Acapulco/ Gro.(Octubre 2011)	18	0.583	1,983	
	Acapulco/ Gro.(Febrero 2012)	9	0.614	741	
	Lázaro Cárdenas/ Mich.(Diciembre 2009)	14	0.819	355	
	Marquelia/ Gro. (Noviembre 2011)	14	0.532	1567	
<i>Parapsettus panamensis</i>	Acapulco/ Gro. Julio 2012	17	1.23	10,169	Villalba-Vásquez et al. (2018)
	Acapulco/ Gro. Mayo 2013	16	1.20	2,681	
	Acapulco/ Gro. (Abril 2016a)	14	1.15	4,183	

	Acapulco/ Gro. (Agosto 2016b)	14	1.15	2,654	
	Acapulco/ Gro.(Agosto 2017)	13	1.11	2,309	
	Lázaro Cárdenas/ Mich.(Marzo 2013)	13	1.11	2,264	
	Marquelia/ Gro.(Diciembre 2016)	10	1.0	566	
	Zihuatanejo/ Gro. (Mayo 2016)	11	0.95	1,771	
<i>Caranx crysos</i>	Alvarado/ Ver.	21	2.19	1126	Montoya-Mendoza et al. (2017)
<i>Caranx hipos</i>		18	1.76	1620	
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>		12	2.01	455	
<i>Oligoplites saurus</i>		7	1.31	388	
<i>Trachinotus carolinus</i>		18	1.07	10184	

* El valor reportado es erróneo, ya que la riqueza reportada (6 especies) al menos debería arrojar una abundancia de 6 individuos

Biología del hospedero

Los miembros de la familia Scombridae son peces pelágicos, algunas especies pequeñas viven en aguas costeras, mientras que las grandes (como *S. sierra*) realizan migraciones transoceánicas (Lucano-Ramirez et al., 2011). La sierra se distribuye en las costas del Pacífico, desde el sur de California hasta Perú incluyendo las Islas Galápagos (Villaseñor-Aguirre et al., 2006) (Fig. 1). Cuando alcanzan su madurez sexual, las hembras llegan a medir en promedio 59.3 cm y los machos 56.4 cm (Lucano-Ramírez et al., 2011) (Fig. 2). Tiene una conducta migratoria que se debe a la alimentación (constituida por sardina y anchoveta), la reproducción y la temperatura, lo que la hace una especie que sustenta una pesquería, ya que se considera un pez de gran importancia comercial (Lucano-Ramírez et al., 2011). La captura de *S. sierra* en Mazatlán, Sinaloa, va de noviembre a Julio, aunque su periodo de mayor abundancia ocurre entre febrero y abril (Villaseñor-Aguirre et al., 2006).

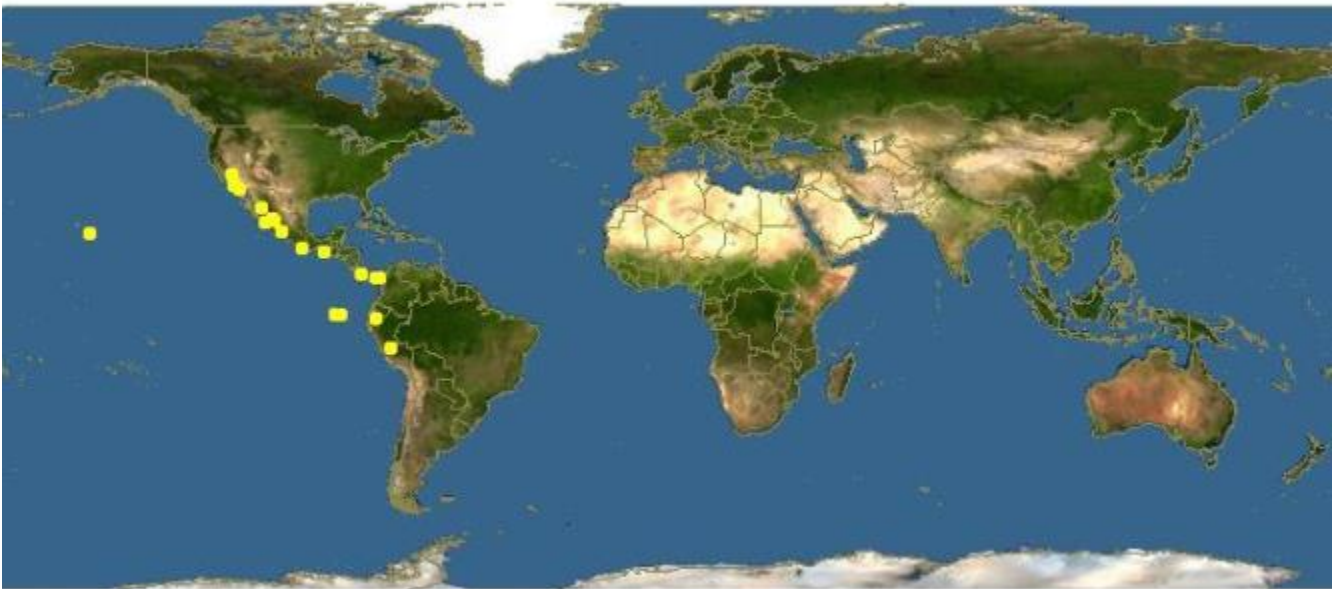


Figura 1. Distribución espacial de *Scomberomorus sierra*; Imagen tomada de <https://www.discoverlife.org>



Figura 2. *Scomberomorus sierra*, imagen tomada de <https://www.biodiversidad.gob.mx/>

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Bahía de Mazatlán está localizada al sureste del Golfo de California ($23^{\circ}14'29''N$ $106^{\circ}24'35''O$), donde en el verano, las aguas tropicales del sur tienen influencia sobre la bahía contrastando con vientos esporádicos que inducen surgencias en el invierno (Vega et al., 2008). El clima en el área de estudio es cálido y subhúmedo con veranos lluviosos. En el año del 2015 y principios del 2016 se reportó que la temperatura superficial marina (TSM) muy elevada influida por el fenómeno “El Niño-Oscilación del Sur” (ENSO) del 2014-2016 (Santoso et al. 2017). Los primeros signos de ENSO aparecieron en septiembre del 2014 cuando TSM superó la normalidad de $0.5^{\circ}C$ (Kogan & Guo, 2017). En los primeros meses del 2015, aunque la TSM fue cálida se consideró estable, en verano de ese año continuo aumentando superando el umbral de $+1.5^{\circ}C$ (NOAA 2015; SOTO versión. 4.2.1). Esta tendencia continuó durante el otoño y el enero de 2016, la anomalía de la TSM llegó a $+2.9^{\circ}C$ (NOAA 2016; SOTO versión 4.2.1). Posteriormente la TSM disminuye significativamente a finales del 2016 y principios del 2017 y se estabiliza para el 2018 (NOAA 2017, 2018; SOTO versión 4.2.1) (Ver apéndice 1). El ENSO 2014-2016, incluso se consideró más fuerte que los niños en los eventos 1982/1983 y 1997/1998 (Kogan & Guo, 2017). El fenómeno del niño trae consigo cambios importantes en la cantidad de nutrientes transportados a la superficie (Barber & Chávez, 1983). Los eventos de ENSO en Sudamérica (Ecuador, Perú, Islas Galápagos y Chile) y América del Norte (Baja California y la costa oeste de E.U.A.) se han reportado fuertes decrementos en las tasas de producción planctónica en las costas (Barber & Chávez, 1983) contrario a lo que sucede en el Golfo de California (Valdéz-Holguín & Lara-Lara, 1990) donde parecen incrementarse las tasas de productividad primaria (PP) con “el niño”. Esto se debe especialmente a que el Golfo de California se considera una zona de transición de la

confluencia de dos corrientes dominantes: California y la Norecuatorial (Bulgakov & Martinez-Zatarain, 2006). La cantidad de PP, tiene un impacto en las redes alimentarias costeras, generando cambios en la dinámica de las poblaciones de especies pelágicas (Vikas & Dwarakish, 2015) y con ello, causa reducciones o incrementos proporcionales en el crecimiento y el éxito reproductivo del zooplancton, peces, aves y mamíferos marinos (Barber & Chávez, 1983).

Revisión de los peces

Se obtuvieron muestras de *S. sierra* recién capturados por pescadores de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México, en cuatro temporadas de secas durante los años 2015 (enero- mayo) que corresponde al Muestreo 1(50 peces), 2015- 2016 (octubre – febrero) que corresponde al Muestreo 2 (37 peces), 2016-2017 (noviembre – abril) correspondiente al Muestreo 3(37 peces) y 2017-2018 (diciembre – enero) que cooresponde al Muestreo 4(27 peces). Los peces se trasladaron en una hielera al Laboratorio de Parasitología Acuática del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. Unidad Mazatlán (CIAD-Mazatlán) para su inmediata examinación. Para cada pez recolectado se anotaron los siguientes datos: a) especie hospedera; b) fecha de recolecta; c) sexo, d) peso, y e) longitud de cada pez, así como el número de parásitos recolectados, con su respectivo microhábitat. La revisión de cada pez inició con un frotis de la piel y aletas. El mucus removido se observó bajo un microscopio estereoscópico. Posteriormente, se efectuó su disección por medio de una incisión longitudinal y ventral, desde el ano hasta la región branquial, retirando todos los órganos y sistemas contenidos por las cavidades del cuerpo y opercular, las cuales también fueron revisadas bajo el microscopio estereoscópico. Las vísceras se colocaron en una caja de Petri con agua de mar, para posteriormente observarlas bajo el microscopio estereoscópico. La revisión de cada uno de los órganos se realizó de la siguiente manera: las branquias se colocaron en solución salina limpia y se revisaron cuidadosamente con la ayuda de agujas de disección y pinceles. El aparato digestivo (estómago, intestino, mesenterio, riñon, el páncreas y la vesícula biliar) y gónadas fueron desgarrados con agujas de disección, para revisarse cuidadosamente, observando cada órgano bajo el microscopio estereoscópico. El hígado se revisó por compresión entre dos vidrios (Lamothe-Argumedo, 1997).

Procesamiento del material helmintológico

Los parásitos fueron retirados de los órganos que los albergaban por medio de pinceles finos, agujas de disección y pipetas. Los platelmintos fueron fijados en formol al 4% caliente y después se almacenaron en alcohol al 70%. Los nematodos fueron fijados en alcohol al 70% caliente. Una vez fijados, los trematodos y monogeneos se tiñeron con paracarmín de Meyer y tricromica de Gomori,

después fueron montados en portaobjetos con bálsamo de Canadá. Los nematodos se aclararon con glicerina, la cual fue utilizada también como medio de montaje durante su estudio al microscopio (Lamothe-Argumedo, 1997).

Identificación taxonómica

El estudio taxonómico de cada una de las especies de parásitos se realizó a través mediciones (en micrómetros, μm) con ayuda de un ocular micrométrico, adaptado a un microscopio óptico, así con ayuda de microscopia de barrido para la observación de estructuras externas. Su determinación a nivel específico se llevó a cabo usando claves especializadas (para digeneos; Gibson et al., 2002, Bray et al., 2008; Yamaguti, 1971 y para nematodos; Anderson et al., 1974, Yamaguti, 1961 y Gibbons, 2010) así como literatura especializada para cada taxón (Hayward & Rohde, 1999; Rohde & Hayward, 1999). También se realizaron comparaciones con registros previos establecidos para el hospedero en otras zonas del país. El material fue depositado en la Colección Nacional de Helminthos (CNHE) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM).

Estudio molecular

Para corroborar la identificación y/o diferenciación de algunas de las especies de la familia Didymozoidae, se obtuvieron secuencias del gen 28S y del ITS-2 de ejemplares representativos, marcadores que han demostrado ser herramientas confiables para la caracterización de este grupo de parásitos (Anderson & Barker, 1993; Mladineo et al., 2010).

El ADN total se obtuvo siguiendo el protocolo de los kits DNeasy Blood y Tissue de Qiagen (QIAGEN Inc., Valencia, CA, USA). La amplificación de las regiones genéticas de interés de los didimozoideos se realizó utilizando los primers para la región 28S y un espaciador interno ITS-2 (Cuadro 3), con el siguiente perfil térmico: 94°C durante 5 minutos, 35 ciclos de 94°C por 30 segundos, 48°C durante 30 segundos y 72°C por 60 segundos con una extensión final de 72°C durante 10 minutos. Para la región ITS, el perfil térmico fue: 94°C durante 5 minutos, 35 ciclos de 94°C durante 30 segundos, 50°C por 90 segundos y 72 °C por 90 segundos con extensión final de 10 minutos a 72 °C.

Los productos de PCR se analizaron por electroforesis en un gel de agarosa al 1.5%, para posteriormente aplicar la secuenciación por el método de Sanger en el Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud del IBUNAM. La edición de las secuencias obtenidas se realizó con el programa Genius (Kearse et al., 2012). La correcta secuenciación de los helmintos procesados y su identidad taxonómica al nivel menos incluyente posible, se comprobó mediante un Blast

con las secuencias disponibles en GenBank. Las secuencias obtenidas de la región 28s se alinearon usando Mafft (Kato et al., 2017) en su versión online y se generó un árbol de distancias mediante el algoritmo de Neighbor-Joining (NJ). Adicionalmente, se una hipótesis filogenética a partir del criterio de Máxima Verosimilitud (MV) con la finalidad de constatar la presencia de uno o más linajes dentro de los ejemplares procesados.

Cuadro 3. Primers utilizados en la familia Didymozoidae obtenidos de *Scomberomorus sierra* en Mazatlán, Sinaloa, México.

Región (Gen)	Secuencia	Referencia
28s (673 bp)	forward 5´ GTC CGA TAG CGA ACA AGT ACC GT 3 ´y reverse 5´ AGCA TAG TTCA CCAT CTT TCG GGT CTCA A 3´	Mladineo et al., 2010
ITS-2 parcial (1, 5 kb)	forward 5´ GTC GTA ACA AGG TAG CTG TA 3´ y reverse 5´ TAT GCT TAA GTT CAG CGG GT 3´	Mladineo et al., 2010

Estudio ecológico

Poblaciones de parásitos

Con la información recabada durante los 4 muestreos, se caracterizó cada infección, empleando los parámetros ecológicos definidos por Bush et al. (1997):

Prevalencia. Es el número de hospederos infectados con uno o más individuos de una especie de parásito en particular (o grupo taxonómico), dividido por el número de hospederos examinados para esa especie de parásito. Se expresa generalmente como un porcentaje cuando se usa descriptivamente y en proporción cuando se incorpora en los modelos matemáticos.

Abundancia promedio: Es el número total de individuos de una especie particular de parásito en un hospedero, dividido entre el total de hospederos incluyendo tanto infectados como no infectados.

Intensidad promedio: Es el número total de individuos de una especie particular de parásito dividido entre el número de hospederos infectados por el parásito.

Para cada uno de estos parámetros se calcularon sus intervalos de confianza al 95%. Para comparar los parámetros de infección, el número de individuos de cada taxón de parásito por pez revisado, se sometió a una prueba de normalidad Shapiro–Wilk y a la prueba de Bartlett para determinar que las muestras provienen de poblaciones con la misma varianza. Una vez probados estos supuestos, se decidió utilizar pruebas que no requieren normalidad en los datos; la prevalencia fue comparada con la

prueba exacta de Fisher; la intensidad promedio y abundancia promedio con una prueba de Bootstrap-t test a 1000 réplicas entre las muestras. Estas pruebas se realizaron posteriormente entre pares de muestreos, para determinar si alguna temporada fue la responsable las posibles diferencias detectadas. Los parámetros de infección, sus respectivos intervalos de confianza, así como las pruebas no paramétricas, se calcularon con el software Quantitative Parasitology (QPweb) (Rozsa et al., 2000; Reiczigel, 2003; Reiczigel et al., 2019). Las diferencias significativas de las pruebas estadísticas se determinaron considerando el valor de p inferior a $\alpha = 0.05$.

Para analizar la distribución de cada uno de los parásitos en las poblaciones hospedadoras, se calculó el coeficiente de distribución (CD); donde si la varianza es mayor al promedio de parásitos por huésped, se trata de una distribución agregada ($CD > 1$); en las distribuciones uniformes será igual a cero (S^2 nula) e igual a 1 en distribuciones aleatorias ($S^2 = \bar{x}$) (Morales & Pino, 1987). Se calculó también el coeficiente de agregación (k) que permite evaluar el grado de contagio de una especie parásita en la población hospedadora. Este coeficiente es negativo en poblaciones con distribución normal, cercana a 8 en poblaciones con disposición al azar y muy inferior a 8 en poblaciones agregadas (Morales & Pino, 1987).

Comunidades de parásitos

Para determinar si la riqueza de helmintos fue completamente censada en nuestro muestreo, se construyó una curva de acumulación de especies por cada temporada y se calcularon estimadores de riqueza para comparar la observada con la estimada a través del programa EstimateS (Colwell, 2013). Además se obtuvo una curva de rarefacción mediante el modelo matemático Mao-Tau (Gotelli & Colwell, 2001) debido a que permite comparar la riqueza de especies entre los cuatro periodos de muestreos de modo estadístico, proporcionando intervalos de confianza al 95%, donde la superposición de estos intervalos indica que no hay diferencias estadísticas entre la riqueza de los muestreos (Colwell et al., 2004).

Se describió la estructura la comunidad a nivel de componente, que refiere a todos los parásitos que se encuentra en una muestra de una población de hospederos que comparten un lugar y un momento determinado (expresando cada atributo como un valor absoluto) e infracomunidad definida como todos los individuos de todas las especies en un hospedero individual en un momento particular (y presentada como el valor promedio de cada atributo). En ambos niveles se calcularon los parámetros definidos por Bush et al. (1997):

Riqueza. Representada por el número de especies presentes en la comunidad.

Diversidad. Es el concepto que describe la composición de una comunidad en términos de la cantidad de especies presentes considerando el peso de la uniformidad de la distribución de las abundancias relativas de cada especie.

Equidad. Describe la uniformidad de las abundancias de los individuos de las diferentes especies dentro del hospedero o en una muestra de hospederos. La uniformidad es máxima cuando todas las especies presentan el mismo número de individuos.

Dominancia. Una especie de parásito es dominante numéricamente cuando se presenta con mayor abundancia que otras.

Adicionalmente, se determinó el número total de individuos del conjunto de especies presentes en la comunidad.

Para calcular la diversidad se utilizó el índice de Shannon a nivel de comunidad componente y el índice de Brillouin a nivel de infracomunidad para comunidades completamente censadas (donde se conoce el número total de individuos de esa comunidad) y es sensible a la presencia de especies raras. Asimismo, se calculó la equidad para cada índice, así como el índice de dominancia de Berger-Parker en ambos niveles de acuerdo con Magurran (2004).

Para analizar la similitud en composición y abundancia de especies de las infracomunidades y comunidades componentes entre las muestras, se utilizó un índice cualitativo (Jaccard) y uno cuantitativo (Morisita-Horn). A nivel de comunidad componente se construyó un dendrograma mediante un análisis de clúster incorporando los valores obtenidos para los índices de Jaccard y Morisita-Horn; de esta forma, se determinó la similitud entre los muestreos. Así, entre más grande sea la distancia de las ramas o más pequeño sea el índice de similitud entre agrupaciones, más diferentes son las muestras comparadas (Núñez-Colín & Escobedo-López, 2011). A nivel de infracomunidades, se comparó la variación en abundancia infracomunitaria de las especies de helmintos con el análisis de varianza multivariable permutacional (PERMANOVA) a 9999 permutaciones basado en las diferencias de Bray-Curtis, considerando las temporadas de secas y al sexo del hospedador, utilizando una prueba no paramétrica. Adicionalmente se compararon las temporadas de secas también considerando los valores de riqueza, número total de helmintos y diversidad, cuyos datos se sometieron a pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) (Sokal & Rohlf, 1995) y pruebas de homocedasticidad (Prueba de Bartlett). De acuerdo con los resultados de estas pruebas se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis sobre los atributos de la riqueza y el número de parásitos y una de ANOVA de una vía para el índice de diversidad. Posteriormente, para determinar que temporada es la responsable de dichas diferencias, se realizaron

pruebas Post- Hoc. Todos los índices anteriores así como el análisis por permutaciones (PERMANOVA) se calcularon con el programa PAST PAleontological STatistics v3.14 (Hammer et al., 2013). La comprobación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad, así como la prueba de Kruskal-Wallis se realizaron utilizando paquetería de RStudio, versión 3. 5.3 (2015).

Por otro lado, se realizaron matrices de correlación de Spearman para determinar la relación de variables biológicas como talla y peso del hospedero sobre la abundancia de cada especie de parásito y sobre los atributos de las infracomunidades [diversidad (D) y riqueza (S)] así como sobre el número total de helmintos (#) para cada muestreo. El efecto del sexo no pudo ser evaluada debido a un sesgo en la proporción de hembras y machos en la muestra.

Finalmente, se aplicó un Análisis de Discriminantes Canónicas (ADC) para ordenar las infracomunidades en un espacio reducido de dos dimensiones (funciones canónicas). El ADC permite la identificación de diferencias entre grupos (temporada de secas) a partir de medidas de características (número de individuos de cada especie de helminto) de los miembros pertenecientes a esos grupos (infracomunidades), con el fin de comprender las relaciones entre las características evaluadas dentro de ellos (Afifi & Clark, 1996). El ADC estima funciones lineales (funciones o variables canónicas) a partir de las variables cuantificadas, realizando la separación intra-grupal de individuos, al maximizar su varianza y minimizarla dentro de los mismos (Cruz-Castillo et al., 1994). Para la aplicación de este análisis, se consideraron solo aquellas especies parásitas que tenían al menos 10% de prevalencia y los datos fueron transformados a logaritmo natural de $(x + 1)$ para minimizar el efecto de las especies más abundantes o poco abundantes en la muestra. Este análisis se realizó con el software SPSS, versión 25.0 (2017). Cabe mencionar que la significancia de las diferencias en todas las pruebas estadísticas consideró el valor p inferior a $\alpha = 0.05$.

RESULTADOS

Registro helmintológico

Se examinaron un total de 151 ejemplares de *S. sierra* y se encontraron 13 especies de helmintos (11 en estado adulto y 2 larvas), incluidas en 2 phyla (Platyhelminthes y Nematoda). De estas especies, dos pertenecen a la clase Monogenea: *Thoracocotyle crocea* y *Mexicotyle mexicana* (Thoracocotylidae); siete a la clase Trematoda: seis incluidas en la familia Didymozoidae (*Didymocilindrus* sp., *Didymozoon* sp., *Didymocystis scomberomori*., *Didymocystis* sp., *Glomeritrema* sp. y un tipo larvario (*Anacetabulum* sp.) y una en Bucephalidae (*Prosorhynchoides* sp.). El resto de las especies recolectadas (cuatro nematodos), pertenecen a las familias Philometridae y Anisakidae [*Anisakis* sp., *Psudoterranova* sp., así como *Hysterothylacium* sp.]. El hábitat más parasitado fueron las branquias, que alojaron 6 especies de helmintos. El resto de las especies infectaron gónadas, riñones, mesenterio, así como intestino (Cuadro 4). Al comparar los períodos de muestreo, se observó que el registro helmintológico es más reducido para el muestreo 2016-2017, estando presentes sólo 9 de las 13 especies encontradas, debido a la ausencia de las tres menos frecuentes (los anisakidos y *Prosorhynchoides* sp.). Las temporadas en las que el registro helmintológico de las sierras alcanzó su máximo nivel (11 especies) fueron 2015 y 2015-2016.

Cuadro 4. Registro helmintológico de *Scomberomorus sierra* en la costa del noroeste de México.

	<i>Especie</i> ^{Muestreo}	Sitio infectado	Estado	CNHE
	<i>Dydimocystis scomberomori</i> ^{1;2;3;4}	Mesenterio	Adulto	11144
Platyhelminthes		e Intestino		
TREMATODA	<i>Didymocystis</i> sp. ^{1;2;3;4}	Riñón	Adulto	11148
	<i>Didymocylindrus</i> sp. ^{1;2;3;4}	Branquias	Adulto	11139
	<i>Didymozoon</i> sp. ^{1;2;3;4}	Branquias	Adulto	11142
	<i>Glomeritrema</i> sp. ^{1;2;3;4}	Branquias	Adulto	11138
				11143
	<i>Anacetabulum</i> ^{1;2;3;4}	Branquias	Larva	11141
				11147
	<i>Proisorhynchoides</i> sp. ¹	Intestino	Adulto	11146
MONOGENEA	<i>Thoracocotyle crocea</i> ^{1;2;3;4}	Branquias	Adulto	11145
	<i>Mexicotyle mexicana</i> ^{1;2;3;4}	Branquias	Adulto	11149
Nematoda	<i>Hysterothylacium</i> sp. ^{1;2}	Intestino	Larva	
	<i>Anisakis</i> sp. ^{1;2}	Intestino	Larva	
	<i>Pseudoterranova</i> sp. ⁴	Páncreas	Larva	
	<i>Philometrinaegen</i> sp. ^{1;2;3;4}	Gónadas	Adulto	

Los números indican el muestreo en el que la especie de helminto se encuentra presente.

A continuación se presenta la caracterización morfológica de las especies de helmintos encontradas en el pez *Scomberomorus sierra*, así como una breve diagnosis diferencial.

I. Platyhelminthes

I.1. TREMATODA

Familia Didymozoidae

La mayoría de los trematodos recolectados como parásitos de las sierras pertenecen a la familia Didymozoidae, los cuales son parásitos comunes en peces pelágicos como los escómbridos; gran parte de las especies de la familia han sido registradas enquistadas e inusualmente pueden encontrarse libres en los órganos que infectan. Las especies de la familia Didymozoidae pueden ser monoicos o hermafroditas. La mayoría tienen el cuerpo dividido en dos partes. No obstante, las características morfológicas empleadas para separar los grupos son controvertidos, incluso apenas son reconocibles como digeneos (Pozdnyakov & Gibson, 2008). En este trabajo se describen 7 taxones que pertenecen a esta familia.

Subfamilia Didymozoinae

Cuatro taxones (*Didymocystis scomberomori*, *Didymocystis* sp. *Didymocilindrus* sp. y *Didymozoon* sp.) se distinguieron dentro de esta subfamilia, caracterizados por tener el cuerpo dividido en dos regiones, así como por estar enquistados en pares (Pozdnyakov & Gibson, 2008):

***Didymocystis scomberomori*.**

Nuestros ejemplares fueron colectados en el mesenterio y el intestino de la sierra y se les identificó como miembros de *Didymocystis*, por tener la región anterior unida cerca o en el borde anterior de la superficie plana de la región posterior (Pozdnyakov & Gibson, 2008) (Fig.3). Su caracterización se basa en seis ejemplares: El extremo anterior del cuerpo tiene forma alargada [428 -750 (616) de largo por 107-128 (117) de ancho], mientras que el posterior es discoidal y mide 1, 178 – 2, 228 (1, 496) por 664 – 1,285 (885), respectivamente. Presenta una ventosa oral de 26.7 -27.8 (27) de largo y 13.4 -22.3 (16.9) de ancho; prefaringe ausente y faringe, los huevos son operculados y pequeños (8-14.2 de largo por 8- 8.5 de ancho) (Fig. 4). Debido a la gran cantidad de huevos que ocupan casi la totalidad del cuerpo, no pudieron observarse con claridad los ciegos intestinales y la disposición de los aparatos reproductores, por lo que su determinación específica no fue posible.

Información molecular: Las secuencias obtenidas de la región 28s tuvieron un 100% de identidad con 99% de cobertura con *Didymocystis scomberomori* depositadas en Genbank (KU341979) de *Scomberomorus maculatus*, por lo que se identificó molecularmente como *D. scomberomori*. Además en los árboles obtenidos (NJ y MV) forman un grupo independiente de *Didymocystis* sp y se anida con *D. scomberomori* (Ver Apéndice 2 y 3).



Figura 3. Preparación total de *Didymocystis scomberomori* de *Scomberomorus sierra* Colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

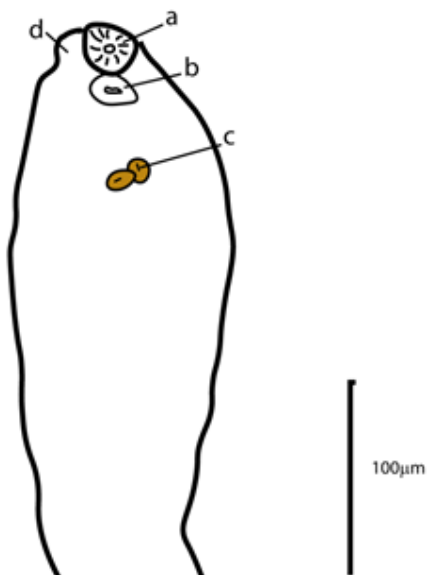


Figura 4. Esquema de la parte anterior del cuerpo de *Didymocystis scomberomori*. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Ventosa oral, **b.** Faringe, **c.** Huevos, **d.** Ducto Hermafrodítico.

***Didymocystis* sp.**

Fueron identificados como miembros de la subfamilia Didymozoinae por estar enquistados en pares y tener el cuerpo dividido en dos regiones. Se les determinó como *Didymocystis* sp. (n = 5) por encontrarse en el riñón de las sierras, por ser más pequeños [291 – 591 (414) de largo y 72 -109 (93) de ancho en la región anterior] que *D scomberomori*., por presentar la unión de la región anterior con la posterior casi a nivel medio del cuerpo y porque la región posterior es más globular que en *D scomberomori*. *Didymocystis* sp. mide (514 – 964 (723) de largo y 664 – 1050 (841) de ancho (Fig. 5). La ventosa oral es de 16 -23 (18.) de largo y 13.4 -22.3 (16.9) de ancho; la prefaringe está ausente y la faringe mide 205 – 303 (227) de largo y 17 -24 (19) de ancho; los huevos son muy pequeños.

Información molecular: La secuencia de la región 28s obtenida tuvo un 99% de cobertura y 97% de identidad con la de *Didymocystis* sp. en *Scomberomorus maculatus* depositada Genbank (KU341979). Y con la región ITS igualmente tuvo un 99% de cobertura y 90% de identidad con esta misma especie. En los árboles obtenidos con NJ y MV, *Didymocystis* sp. se ubica de manera independiente a *Didymocystis scomberomori* de este estudio (Ver apéndice 2 y 3).

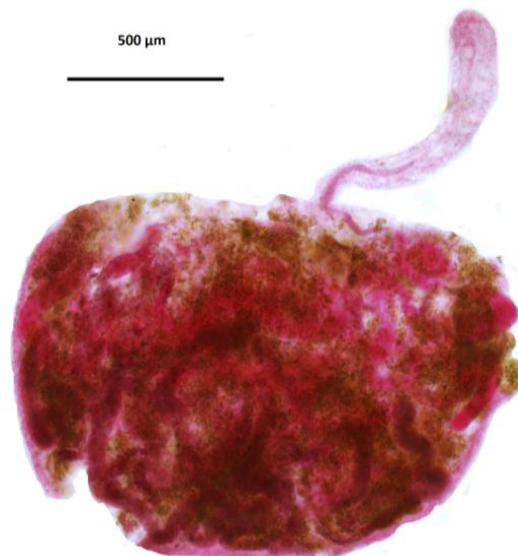


Figura 5. Preparación total de *Didymocystis* sp. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.

***Didymocilindrus* sp.**

Estos trematodos se encontraron parasitando branquias. Se distinguen por tener la región posterior alargada y cilíndrica (mide 24.5-36.4 (30) de largo por 45-91 (66) de ancho), dispuesta perpendicularmente a la región anterior, unidas en su centro (n= 8). La región posterior es alargada, redonda en sección transversal y llega a medir 942-1,457 (1, 170) de largo y de 91- 227 (125) de ancho (Fig. 6). Por estas características se le asignó al género *Didymocilindrus* (Pozdnyakov & Gibson, 2008). La ventosa oral es terminal y mide de 12 -17 (15) de largo y 17-22 (20) de ancho; la faringe circular, 17-22 (20) de largo y de 17-22 (185) de ancho. Carece de ventosa ventral (Fig. 7). Los huevos son muy pequeños [11- 13(12.7) de largo y de 7-9(8) de ancho]. No se observaron los ciegos intestinales ni el esófago, debido a la gran cantidad de huevos que ocupan casi la totalidad del cuerpo, por lo que su determinación específica no fue posible.

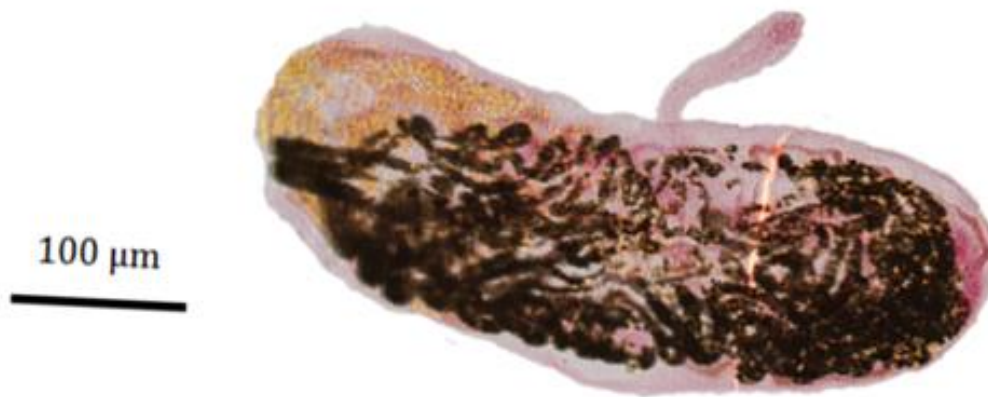


Figura 6. Preparación total de *Didymocilindrus* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

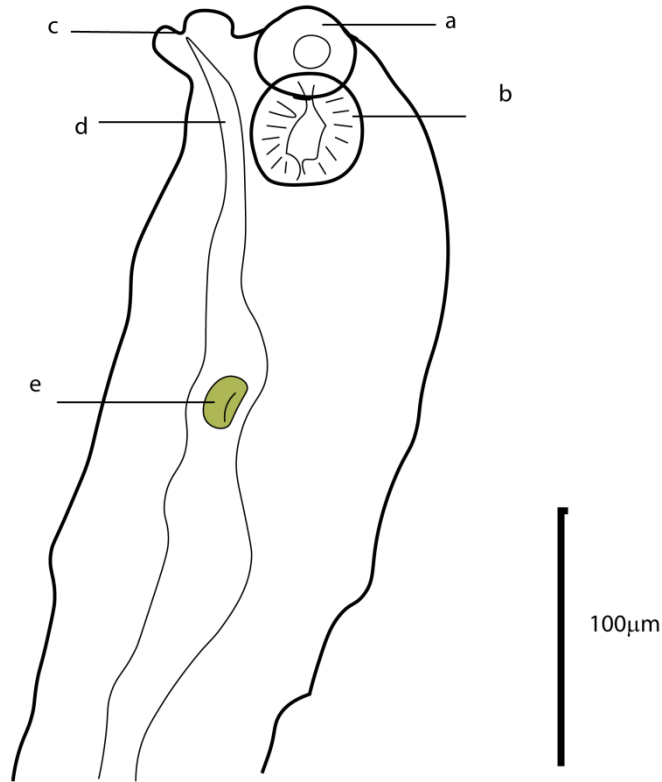


Figura 7. Esquema de la parte anterior del cuerpo de *Didymocylindrus* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Ventosa oral, **b.** Faringe, **c.** Ducto Hermafrodita, **d.** Útero, **e.** Huevos

***Didymozoon* sp.**

Nuestros ejemplares fueron encontrados enquistados en branquias, este quiste presenta forma de flor; se incluyeron en el género *Didymozoon* principalmente porque la región anterior se encuentra unida a la parte subterminal de la región posterior (Fig. 8). La diagnosis se realizó con 5 ejemplares; la región anterior es larga [60-75(68) de largo y 15-32(20) de ancho]. La región posterior es ensanchada, cilíndrica, con las extremidades anterior y posterior redondeadas; llega a medir 4.2-5(4.6) de largo y 26-43 (35) de ancho (esto es variado). La faringe mide 73-75 (75) de largo y 49-60 (57) de ancho (Fig. 9). No se observaron ciegos intestinales ni aparatos reproductores, los cuales estaban ocultos por la gran cantidad de huevos presentes en la región posterior; esto impidió conocer su identidad a nivel específico.

Información molecular: La secuencia de la región 28s tiene 97% de cobertura y 94% de identidad con *Didymocistis semiglobularis* depositada Genbank (FJ628610). En los árboles obtenidos (NJ y MV) se agrupa con *Glomeritrema* sp. del presente estudio (Ver apéndice 2 y 3).



Figura 8. Preparación total de *Didymozoon* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa , México.

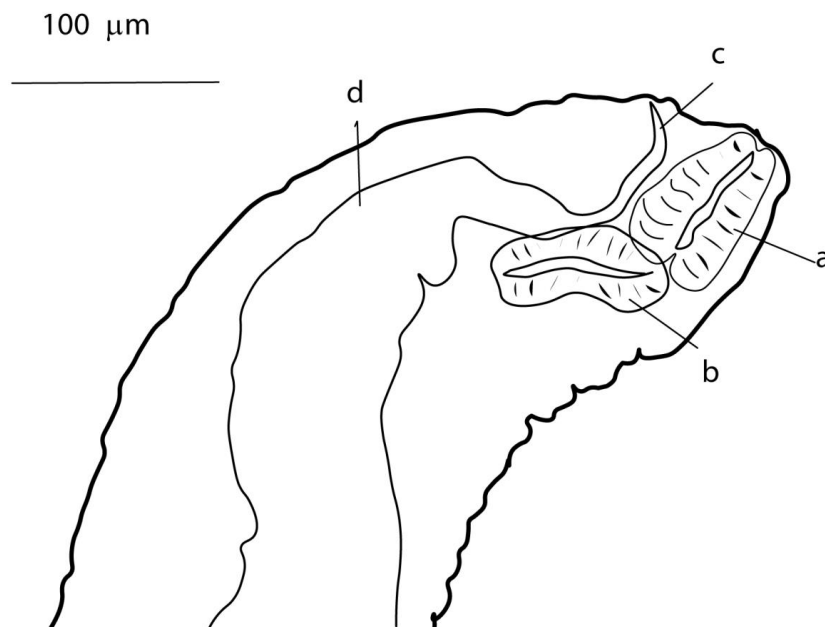


Figura 9. Esquema de la parte anterior del cuerpo de *Didymozoon* sp de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Ventosa oral, **b.** Faringe, **c.** Ducto Hermafroditico, **d.** Útero.

Subfamilia Nematobothriinae *incerta sedis*

***Glomeritrema* sp.**

Ejemplares de didimozoideos fueron asignados al género *Glomeritrema* porque el cuerpo es alargado y no se encuentra dividido en dos regiones (Pozdnyakov & Gibson, 2008) (Fig. 11). Siguiendo la clave de Yamaguti (et al., 1971) el género *Glomeritrema* pertenece a la subfamilia Glomeritrematinae y la principal característica que los define es que los organismos están fuertemente enredados y entrelazados en masa en un quiste globular enquistados en redcapilar, esta condición es presentada por nuestros ejemplares (Fig. 10). Sin embargo esta subfamilia (“Glomeritrematinae”) ya no es válida en descripciones más recientes y el género *Glomeritrema* se considera un género inquirenda, es decir que su identidad es dudosa y necesita ser estudiada más en profundidad, se asigna tentativamente como parte de la subfamilia Nematobothriinae sin embargo los miembros de esta subfamilia no se encuentran enquistados (Pozdnyakov & Gibson, 2008). La descripción se basa en 9 ejemplares. Son organismos que pueden variar en tamaño 3,385 – 4,928 (3,996) de largo y 21- 58 (38) de ancho. Presenta una ventosa oral de 52 – 78 (61) de largo y 26 – 52 (33) de ancho, así como faringe 32 – 56 (41) de largo y 32-39 (34) de ancho. Está ausente de una ventosa ventral, característica que ubica nuestros ejemplares dentro de este género. El poro genital abre a nivel del surco oral. (Fig. 12) El sistema excretor es desconocido ya que la cantidad abundante de huevos a partir de la bifurcación de los ciegos, no permite su identificación a nivel específico, además de que solo una especie ha sido descrita dentro de este género *Glomeritrema subcuticola*, la cual parasita tejido subcutáneo del peces y nuestros ejemplares parasitan opérculo y branquias.

Información molecular: La secuencia de la región 28s tiene 100% de cobertura y 94% de identidad con *Didymocistis semiglobularis* depositada Genbank (FJ628610). En los árboles obtenidos con NJ y MV se anida con *Didymozoon* sp. de este estudio (Ver apéndice 2 y 3). Sin embargo, en Genbank no se cuenta con secuencias de *Glomeritrema*.



Figura 10. Quistes de *Glomeritrema* sp. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.



Figura 11. Preparación total de *Glomeritrema* sp. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.

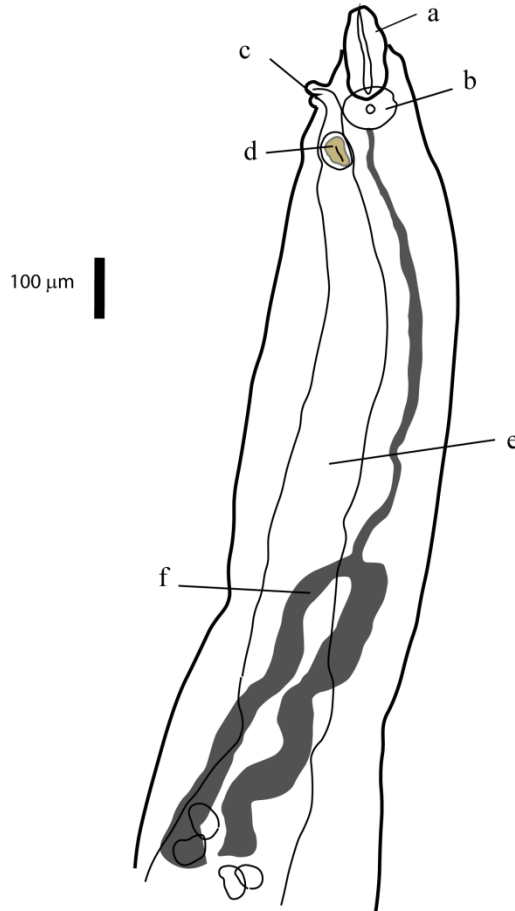


Figura 12. Esquema parte anterior del cuerpo de *Glomeritrema* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Ventosa oral, **b.** Faringe, **c.** Ducto hermafrodítico, **d.** Huevos, **e.** Útero, **f.** Ciegos intestinales.

Tipo larvario

Anacetabulum sp.

La identificación de las larvas de didimozoideos está basada en la presencia-ausencia de acetábulo, la faringe y el estómago. Con base en lo anterior, incorporamos tentativamente este material al tipo larvario Anacetabulum, ya que carece de acetábulo y de glándulas rodeando al esófago y posee una pequeña faringe anterior de los ciegos y posterior a la ventosa oral terminal (Fig. 13). Sin embargo, el resto de las características que diagnostican al tipo larvario (cuerpo alargado, acintado anteriormente y redondeado posteriormente; esófago largo y delgado, ciegos curvados con cámaras desarrolladas), no pudieron observarse por el mal estado de conservación de los ejemplares. No obstante, la carencia de acetábulo es un rasgo único de este tipo larvario, que lo distingue los 11 restantes, los cuales si lo poseen con distinto grado de desarrollo (Pozdnyukov & Gibson, 2008).

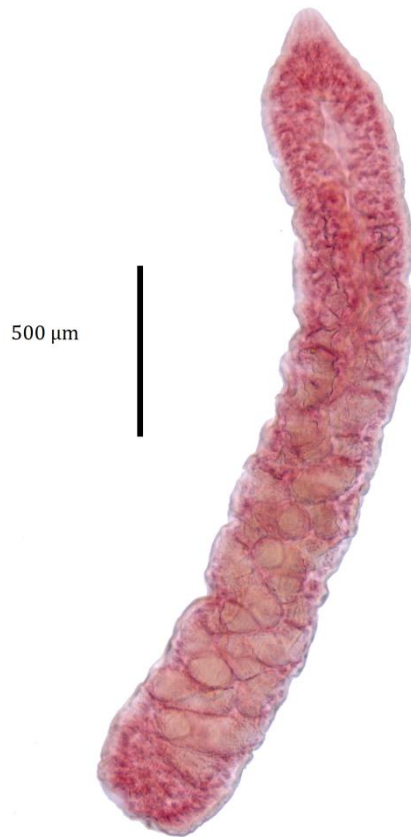


Figura 13. Preparación total del tipo larvario Anacetabulum de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.

Familia Bucephalidae

Los trematodos bucefálicos son parásitos que ya han sido registrados dentro del tubo digestivo de peces marinos. Nuestro material se incluyó en la familia Bucephalidae por tener un cuerpo elipsoidal más o menos cilíndrico cubierto por diminutas espinas, por carecer de acetábulo y presentar una ventosa oral que no se conecta con el sistema digestivo, presentan una faringe muscular que abre ventralmente (Overstreet & Curran, 2002).

Prosorhynchoides sp.

Nuestros ejemplares fueron encontrados en el intestino del pez, se asignaron al género *Prosorhynchoides*, por presentar un “rhychus” simple, un ovario pretesticular y las glándulas vitelógenas situadas en la parte anterior del cuerpo, hacia donde también se extiende el útero (Overstreet & Curran,

2002) (Fig. 14). Por la gran cantidad de huevos y su tamaño, no se observó con claridad la vesícula seminal, los testículos y la bolsa del cirro.



Figura 14. Preparación total de *Prosorhynchoides* sp. de *Scomberomus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa México.

I.2. MONOGENEA

Familia Thoracocotylidae

Las 2 especies de monogeneos colectados en las sierras pertenecen a Thoracocotylidae, cuyos miembros son parásitos comunes de peces de la familia Scombridae (Hayward & Rhode, 1999). Se les incluyó en esta familia por la presencia de un haptor amplio, con un número moderado de ventosas, dos pares de ganchos larvarios, uno mayor que el otro, situados en el extremo final del haptor; un órgano

copulatorio masculino armado con una corona de espinas simples y vagina con o sin una columna de espinas esclerotizadas (Rohde & Hayward, 1999). Las ventosas están bien diferenciadas de acuerdo con la descripción de Price, 1936 (en Rohde & Hayward, 1999); poseen costillas pequeñas, escleritas medias anchas y largas y un par de escleritas laterales accesorias, tipo alas) (Fig. 17, 19). La primera especie que caracterizamos es *Mexicotyle mexicana*.

Mexicotyle mexicana

Nuestro material se asignó al género monoespecífico *Mexicotyle* debido al arreglo de las ventosas (en una hilera) (Fig. 15), ganchos haptorales recurvados y carencia de espinas vaginales (Rhode & Hayward, 1999) (Fig. 16). Se identificó como *M. mexicana* por la correspondencia entre las medidas (en μm) de nuestro material (9 individuos) y las de la especie de acuerdo con Rhode y Hayward (1999) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Comparación de medidas de las estructuras de *Mexicotyle mexicana*¹ de *Scomberomorus sierra* del presente estudio, con las de *M. mexicana*² de Rhode & Hayward (1999).

Estructuras	<i>M. mexicana</i> ¹	<i>M. mexicana</i> ²
Longitud Total del cuerpo	1, 607- 4, 928 (2, 625)	1,140 - 4, 600
Longitud del Haptor	750- 1,242 (1,050)	630 – 1,670
No de ventosas	25 a 58 (47.3)	23 -57
Ancho máximo de las ventosas	58-88 (80)	66 -122
Costillas por ventosas	5-7 (6)	5 -7.
Numero de Espinas copulatorias	45 -55 (50)	43 -53
Longitud de ganchos grandes	44-55(47)	43 -56

Esta especie ha sido registrada en México como parásito de *S. sierra* en Colima, Guerrero, Jalisco, Nayarit y Oaxaca; también se ha registrado en *Scomberomorus maculatus* en Quintana Roo (Mendoza-Garfias et al., 2017).

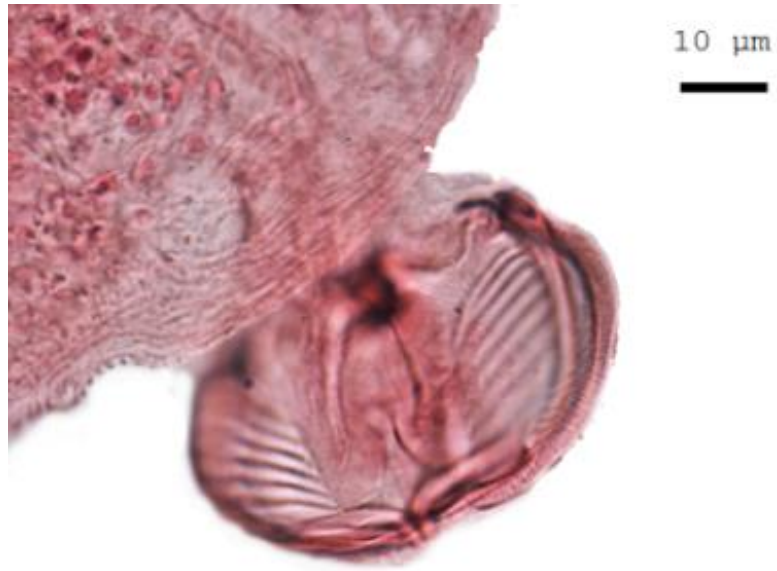


Figura 15. Ventosa con escleritas de *Mexicotyle mexicana* de *Scomberomorus sierra*, colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

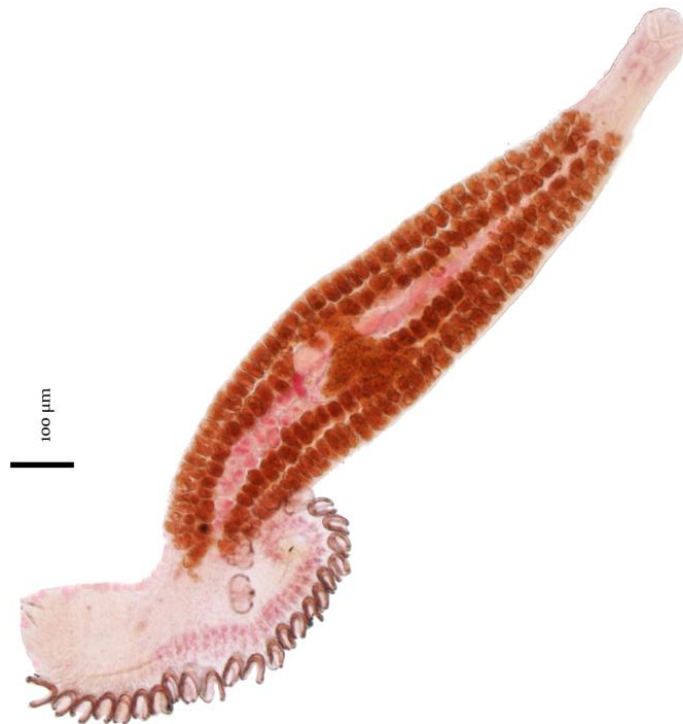


Figura 16. Preparación total de *Mexicotyle mexicana* de *Scomberomorus sierra*, colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

Thoracocotyle crocea

La inclusión de nuestros ejemplares al género *Thoracocotyle* se basó en las características que presenta el haptor, que es de forma globosa, al cual penetran las glándulas vitelógenas, los testículos y los ciegos intestinales, además de presentar espinas copulatorias, que en otros géneros de la subfamilia están ausentes (Fig. 17- 19). Se identificó como *T. crocea*, por la correspondencia entre las medidas (en μm) de nuestro material (10 individuos) y las de la especie de acuerdo con Hayward & Rohde (1999) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparación entre las medidas de las estructuras de *Thoracocotyle crocea*¹ de *Scomberomorus sierra* del presente estudio, contra las de *Thoracocotyle crocea*² de Hayward & Rohde (1999).

Estructuras	<i>T. crocea</i> ¹	<i>T. crocea</i> ²
Longitud total del cuerpo	1, 607- 4, 928 (2, 625)	980 - 4,280
Longitud del haptor	750- 1,242 (1,050)	770- 2,670
No. de ventosas	34 - 40 (35)	15 - 40
Ancho máximo de las ventosas	58 -88 (80)	54 - 224
Costillas por ventosas	7 - 11 (8)	6 - 13
Numero de espinas copulatorias	7 - 10 (8)	8 - 10
Longitud de ganchos grandes	35 - 45 (32)	39 - 59
Longitud de ganchos pequeños	12 - 17 (14)	12 - 20

De acuerdo con Mendoza-Garfias et al. (2017), la distribución de *T. crocea* comprende Campeche, Colima, Guerrero, Jalisco, Nayarit, Oaxaca y Veracruz, donde se le ha coléctado en *Scomberomorus maculatus*. Tambien se ha registrado en *Scomberomorus concolor* en Sonora.

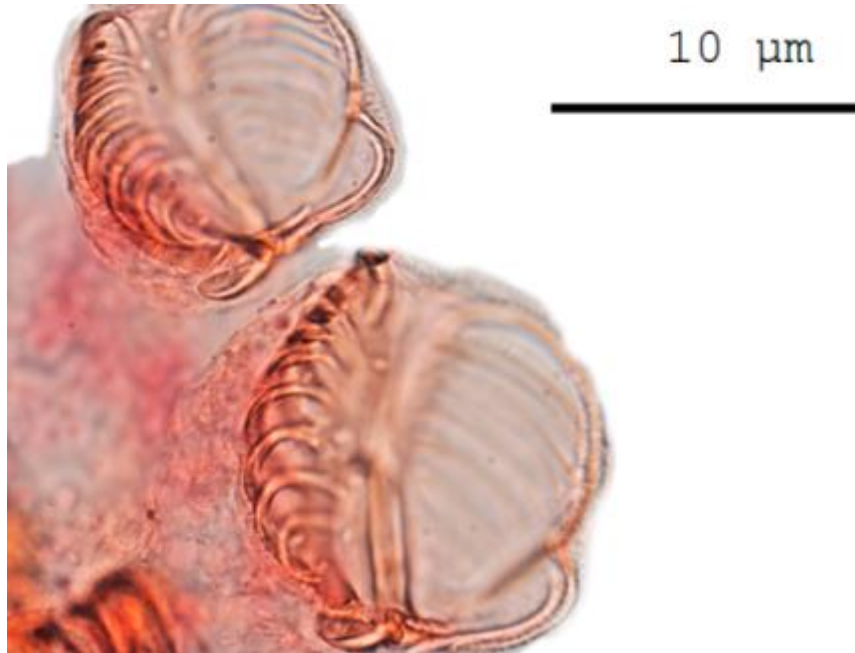


Figura 17. Ventosa de *Thoracocotyle crocea* de *Scomberomorus sierra*, coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.



Figura 18. Preparación total de *Thoracocotyle crocea* de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

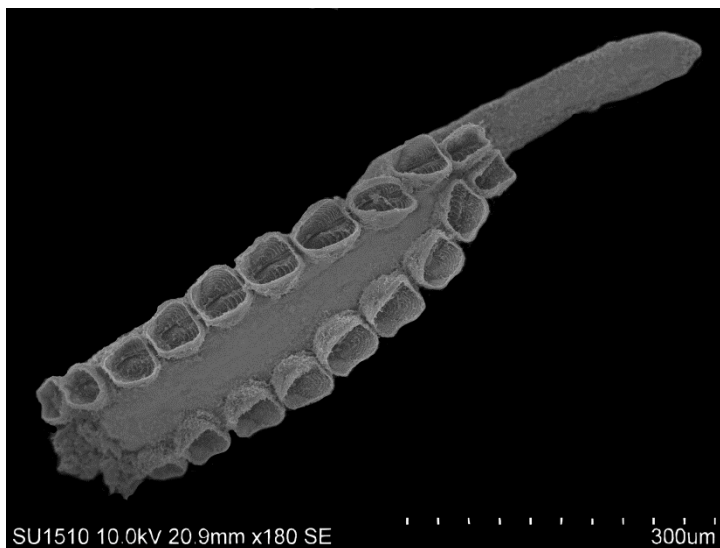


Figura 19. Fotografía tomada en microscopia electrónica de barrido de *Thoracocotyle crocea* de *Scomberomorus sierra* de Mazatlán, México.

II. Nematoda

Familia Anisakidae

La asignación a nivel familia y subfamilia de los nematodos presentados a continuación está basada en trabajo de Hartwich (1974):

La familia Anisakidae se caracteriza por presentar un ventrículo postesofágico amplio y globular. Tres de los nematodos encontrados en *S. sierra*, fueron asignados a esta familia (*Anisakis* sp., *Pseudoterranova* sp. e *Hysterothylacium* sp.).

Subfamilia Anisakinae

Dos de los anisáquidos (*Anisakis* sp. y *Pseudoterranova* sp.) se asignaron a la subfamilia Anisakinae porque presenta anillos cuticulares en la parte posterior del cuerpo desprovistos de espinas y el poro excretor situado entre la base de los labios subventrales.

Anisakis sp.

Los anisáquidos colectados en la temporada de secas del Muestreo 2, se asignaron al género *Anisakis* por presentar labios subventrales bilobulados, un diente entre los labios (Fig. 20) un ciego intestinal posterior al ventrículo y el mucron en la parte posterior del cuerpo (Fig. 21).

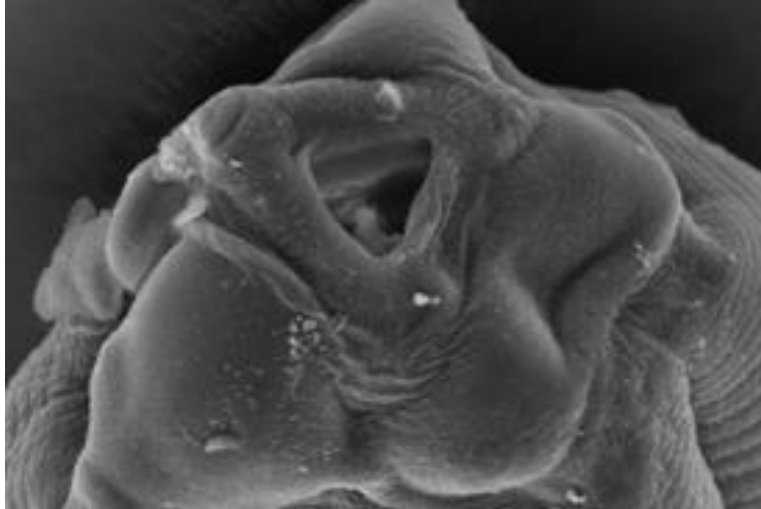


Figura 20. Fotografía apical de la parte anterior de *Anisakis* sp. de *Scomberiomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.



Figura 21. Fotografía de microscopía de barrido de la parte anterior de *Anisakis* sp. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México.

***Pseudoterranova* sp.**

Las larvas de nematodos colectadas entre 2017-2018 (Muestreo 4), comparten algunas características con *Anisakis* sp. (como el diente entre los labios) (Fig. 23 y 24); sin embargo, los rasgos que las diferencian del género anterior que éstas presentan un ciego intestinal que va dirigido hacia el extremo anterior del cuerpo (Fig. 22) y su mayor tamaño corporal (Rello et al., 2004).



Figura 22. Preparación de la parte anterior de *Pseudoterranova* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Intestino, **b.** Ventrículo, **c.** Esófago

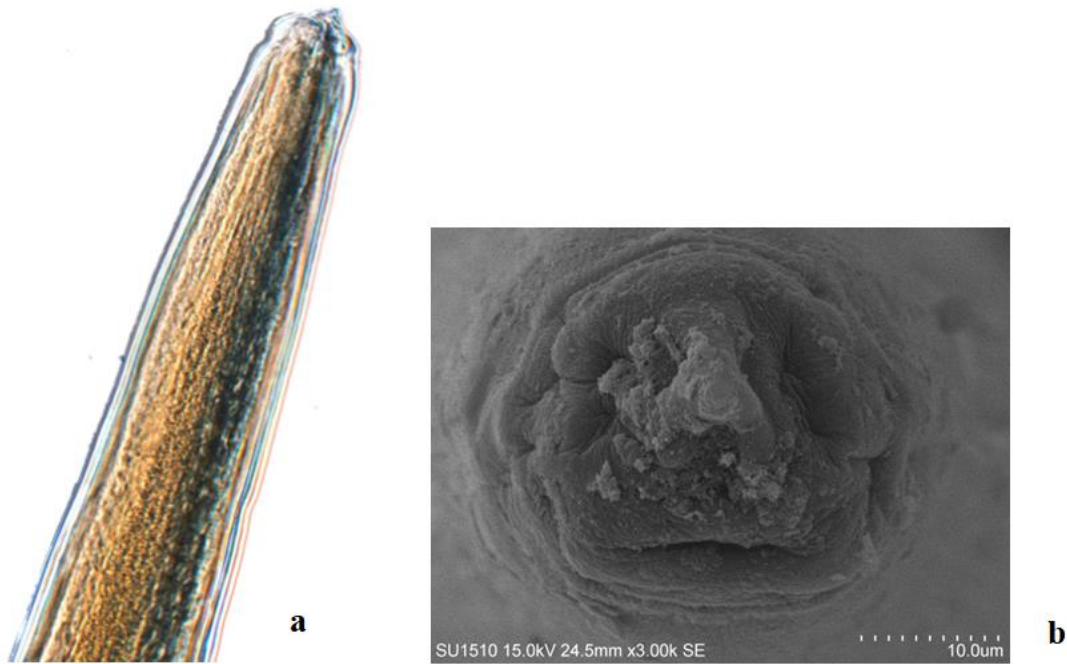


Figura 23. Extremo anterior de *Pseudoterranova* sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Vista lateral (microscopía óptica) **b.** Vista apical (microscopía electrónica de barrido).

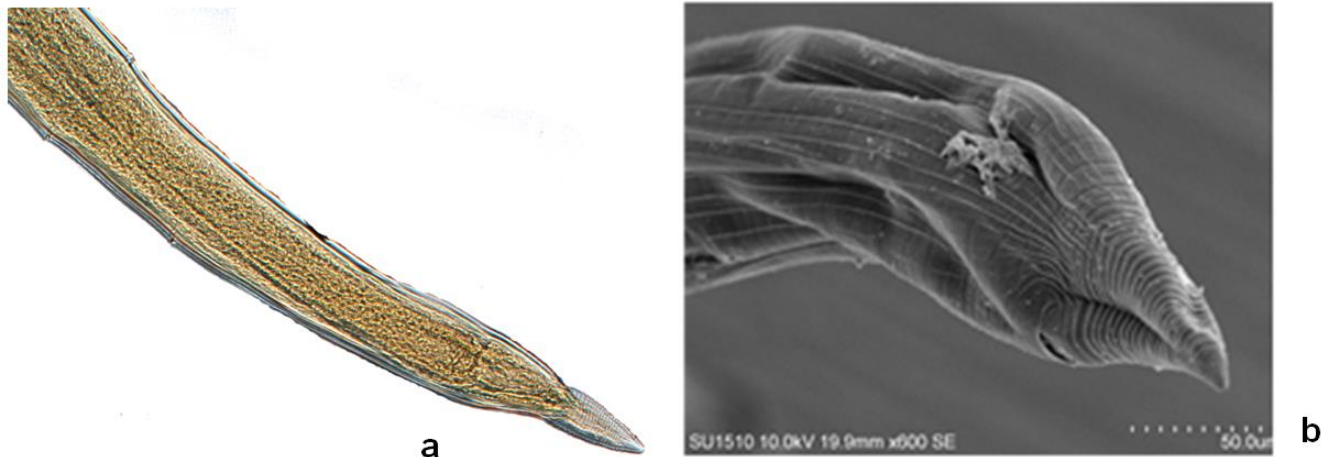


Figura 24. Extremo posterior de *Pseudoterranova* sp. de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. **a.** Vista lateral (microscopía óptica) **b.** Vista ventral (microscopía electrónica de barrido).

Subfamilia Raphidascaridinae

Otros anisáquidos que se encontraban parasitando el hígado de los peces se asignaron a la Subfamilia Raphidascaridinae de acuerdo con Hartwich (1974), por presentar el poro excretor cerca del anillo nervioso.

***Hysterothylacium* sp.**

Este nematodo se asignó al género *Hysterothylacium* por características del ventrículo que es pequeño, esférico y está localizado posteriormente al esófago que es casi cilíndrico. Asimismo, el anillo nervioso se encuentra situado en la parte media del esófago (Gibbons, 2010). Por disponer solo de un ejemplar en muy mal estado, no fue posible observar otras estructuras, ni obtener medidas.

Familia Philometridae.

Philometrinae gen. sp.

Nuestros ejemplares se encontraron parasitando las gónadas del hospedero; se distinguen como miembros de la familia Philometridae principalmente por características externas del cuerpo: Poseen el extremo anterior redondeado, donde se observa un borde de apertura oral simple y sin ornamentar en vista apical (Fig. 25) Llegan a medir 5,914 – 8, 464 (7, 376) de largo y 91- 127(108) de ancho. Se incluyó como miembro de la subfamilia Philometrinae basándonos en características posteriores de los machos, los cuales presentan un par de lóbulos, y espículas que llegan a medir de 1 857 – 1,456 (1,061) de largo, incluso llega a salir de la región posterior (Fig. 26), así como un gubernáculo de 91 – 190 (140) (Hartwich, 1974; Gibbons, 2010).

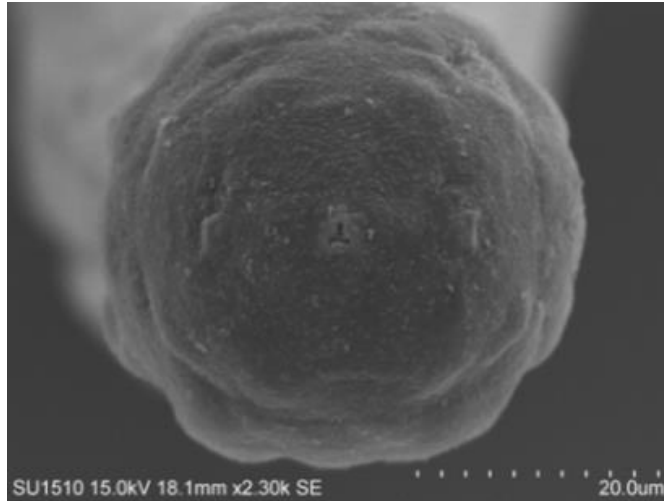


Figura 25. Vista apical (microscopia electrónica de barrido) del extremo anterior de *Philometrinae* gen. sp. Parásito de *Scomberomorus sierra* colectado Mazatlán, Sinaloa, México.

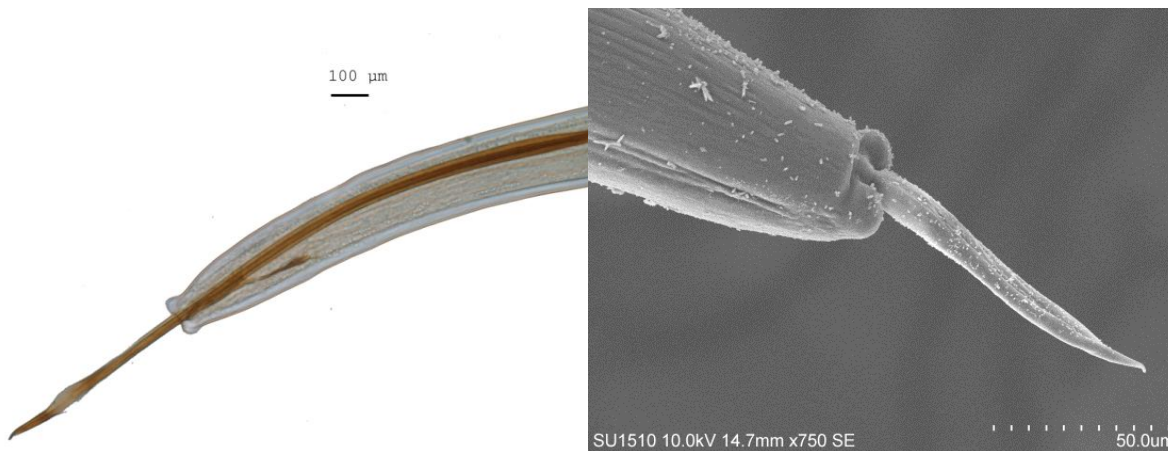


Figura 26. Extremo posterior de *Philometrinae* gen. sp. de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlan, Sinaloa, México. **a.** Vista lateral (preparación con microscopia óptica) **b.** Vista ventral (microscopia electrónica de barrido).

Caracterización de las infecciones

De manera general, los parámetros de infección se comportan diferente por grupo de helminto; en la mayoría de los digeneos, los niveles de prevalencia, abundancia promedio e intensidad promedio más elevadas se observan en el primer y tercer muestreos (alcanzando el máximo durante el primero). Dichos valores registran un descenso en el segundo muestreo (en el que la mayoría se reduce a su mínimo nivel) y en el cuarto, con excepción de *Anacetabulum* (cuyos valores son más elevados en las dos últimas temporadas) y *Glomeritrema* sp. (con valores más altos en los dos primeros muestreos). No obstante, las infecciones por estos dos últimos taxones no presentan diferencias estadísticas significativas entre las temporadas de muestreo, contrario a lo que sucede con el resto de los digeneos, siendo *Didymocystis* sp. y *Didymozon* sp., los parásitos con las mayores diferencias entre los 4 muestreos para todos los parámetros (Fig. 27-29).

Los monogeneos presentan un patrón distinto al de los digeneos; los valores de los parámetros de infección son más elevados en las dos primeras temporadas de secas (2015 y 2015-2016) se reducen en el tercer muestreo y tienen un ligero repunte en el último año. Las pruebas realizadas indican que la prevalencia, intensidad y abundancia promedio, tanto en *T. crocea* como *M. mexicana*, presentan diferencias estadísticas significativas durante distintas temporadas (1 y 2 para *M. mexicana*; 3 y 4 para *T. crocea*) (Fig 27-29).

En el caso de los nematodos, las infecciones son esporádicas y reducidas para los Anisakidos; en *Philometrinae* gen. sp. se observó una prevalencia relativamente constante aunque con tendencia a incrementarse el último año, sin que se registren diferencias estadísticamente significativas para este parámetro, pero si para la intensidad y abundancia promedio en los 4 muestreos.

La amplitud de los intervalos de confianza para todos los parámetros ecológicos calculados por especie de parásito nos indica que en la mayoría de los grupos helmintos y muestreos, el valor de los mismos pueden variar de manera importante (Fig. 27-29).

El digeneo *Proisorhynchoides* sp., así como los nematodos *Anisakis* sp. y *Pseudoterranova* sp., aparecieron en un sólo muestreo y presentaron niveles de infección muy reducidos, por lo que son considerados taxones accidentales. Esto se corrobora con los índices de agregación, donde estos helmintos se comportan de manera azarosa. No obstante, este grupo de helmintos contribuye al aumento de la riqueza de la helmintofauna en los muestreos donde se coléctaron.

Tanto los monogeneos como la mayoría de los didimozoideos y Philometrinae gen. sp., presentaron una distribución agregada, exceptuando el tipo larvario (*Anacetabulum* sp.) el cual se comportó de manera aleatoria para la temporada del 2015-2016 (Muestreo 2) (Ver Apéndice 4).

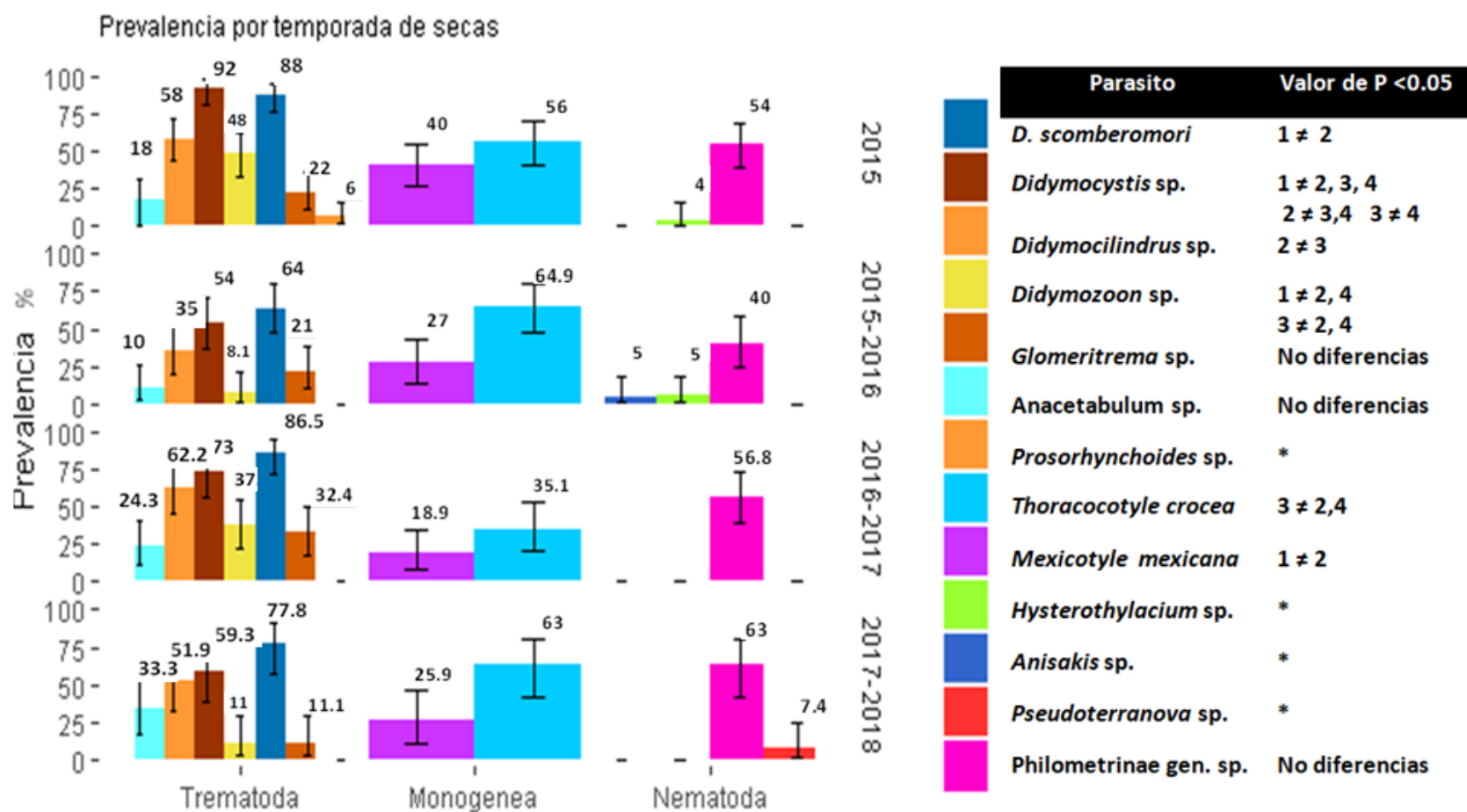


Figura 27. Prevalencias con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. * Parasito que no se encuentra en todos los muestreos.

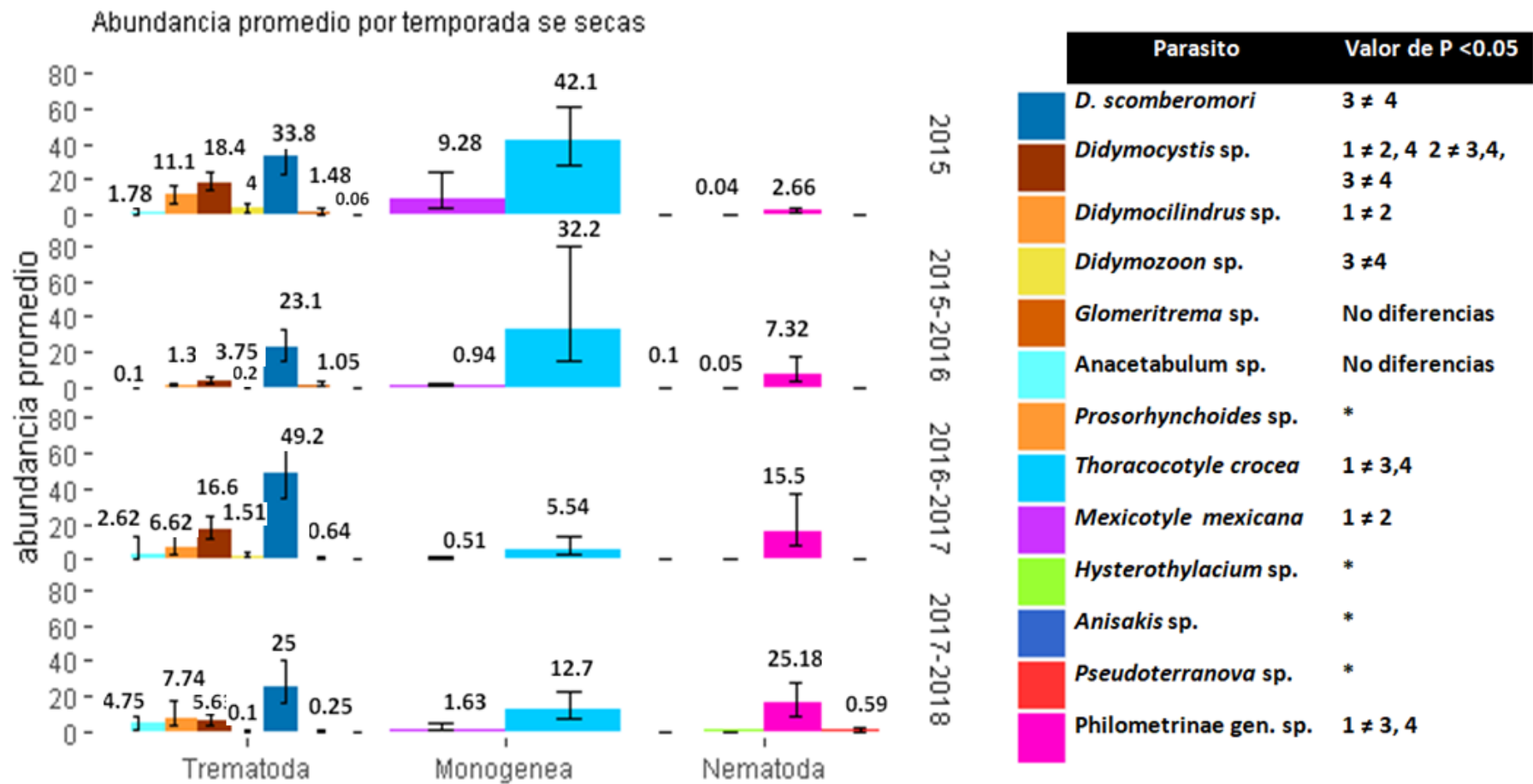


Figura 28. Abundancia promedio con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. * Parasito que no se encuentra en todos los muestreos.

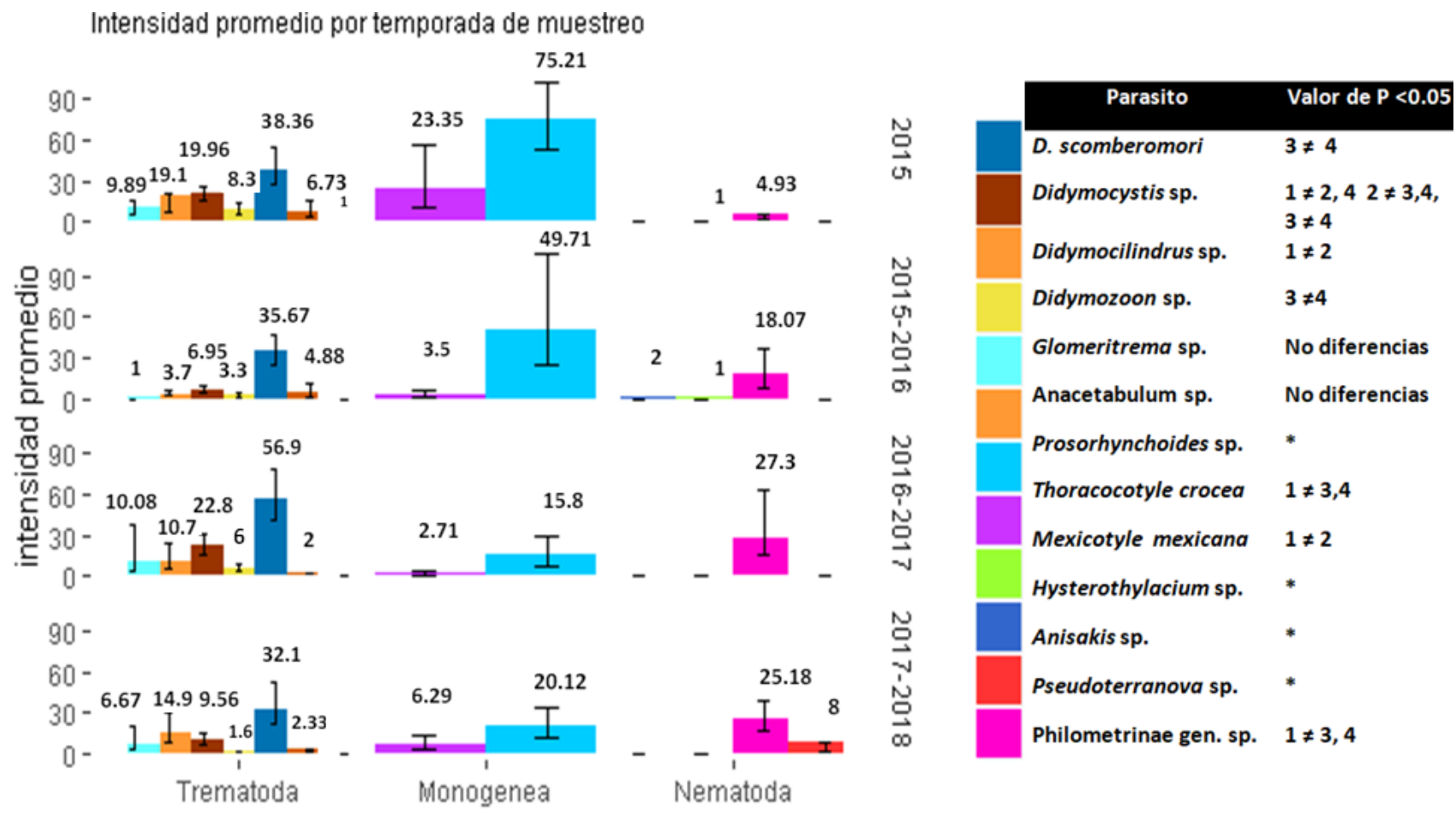


Figura 29. Intensidad promedio con sus intervalos de confianza de las infecciones encontradas en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas coléctado en Mazatlán, Sinaloa, México. * Parasito que no se encuentra en todos los muestreo

Analisis de las Comunidades

Infracomunidades

De manera general, los promedios de riqueza, número promedio de individuos y diversidad a nivel de infracomunidad son mayores durante el muestreo 1 (2015) y descienden en los dos siguientes años para mostrar una ligera recuperación en el muestreo 4 (2017- 2018) (ver Cuadro 7). Particularmente, la mayor diversidad promedio del primer y último muestreos probablemente puede atribuirse a una mayor homogeneidad en las abundancias proporcionales de las especies parásitas, la cual se ve reflejada en la equidad, que sigue este mismo patrón (Cuadro 7). Los valores de equidad se relacionan con los bajos niveles de dominancia en ambos muestreos, en comparación con los 2 muestreos intermedios (Cuadro 7). Por otro lado, el monogeneo *T. crocea* fue la especie dominante en más del 50% de las infracomunidades para el primer y segundo muestreos y para los dos últimos *Didymocystis scomberomori*, aunque en la última temporada está menos representada, dominando en 47% de las infracomunidades (Cuadro 7).

Por su parte, los índices de similitud en los niveles cualitativo y cuantitativo, revelan que tanto la composición taxonómica como el número de helmintos en las infracomunidades de este pez son altamente heterogéneos (Cuadro 7). La heterogeneidad se ratificó al evaluar estadísticamente el número de individuos para cada temporada con el índice de Bray-Curtis mediante PERMANOVA, excepto al comparar los muestreos 2 contra 4 (Cuadro 8).

Las pruebas de Kruskal-Wallis y ANOVA demostraron que el número total de parásitos, la riqueza y la diversidad de las infracomunidades por temporada de sequía variaron significativamente. Las diferencias significativas encontradas pueden atribuirse principalmente a los valores registrados en temporada de secas de 2015 (muestreo 1) con respecto a los 2 muestreos intermedios; no obstante, el muestreo 1 no presenta diferencias significativas en cuanto riqueza y diversidad con relación al último muestreo (4), pero si en el número total de helmintos (Fig. 30 - 32).

Cuadro 7. Atributos promedio de las infracomunidades de parásitos en *Scomberomorus sierra* de Mazatlán, Sinaloa, México.

	Muestreo 1 (2015)	Muestreo 2 (2015- 2016)	Muestreo 3 (2016-2017)	Muestreo 4 (2017- 2018)
Riqueza	4.95 ± 1.457	3.32 ± 1.49	4.27 ± 1.38	4.36 ± 1.38
# promedio de individuos	127.95 ± 81.63	70.24 ± 89.66	99.59 ± 88.75	77.52 ± 74.60
Diversidad (Brillouin)	0.94 ± 0.32	0.58 ± 0.34	0.83 ± 0.38	0.92 ± 0.38
Equidad (Brillouin)	0.66 ± 0.193	0.58 ± 0.27	0.64 ± 0.22	0.73 ± 0.23
Dominancia (Berger Parker)	0.59 ± 0.177	0.72 ± 0.19	0.62 ± 0.19	0.47 ± 0.20
Similitud cualitativa (Jaccard)	0.468 ± 0.178	0.426 ± 0.178	0.395± 0.191	0.421 ± 0.191
Similitud cuantitativa (Morisita- Horn)	0.315 ± 0.395	0.486 ± 0.298	0.495 ± 0.300	0.435 ± 0.306
Especie dominante	<i>T. crocea</i>	<i>T. crocea</i>	<i>D. scomberomori</i>	<i>D. scomberomori</i>

Cuadro 8. Matriz de P-value del PERMANOVA por el índice de Bray Curtis de las abundancias de los helmintos en *Scomberomorus sierra* de Mazatlán.

Similitud Cualitativa				
	Muestreo 1	Muestreo 2	Muestreo 3	Muestreo 4
Muestreo 1	---			
Muestreo 2	0.0001*	---		
Muestreo 3	0.0001*	0.0006*	---	
Muestreo 4	0.0005*	0.3079	0.0158	--

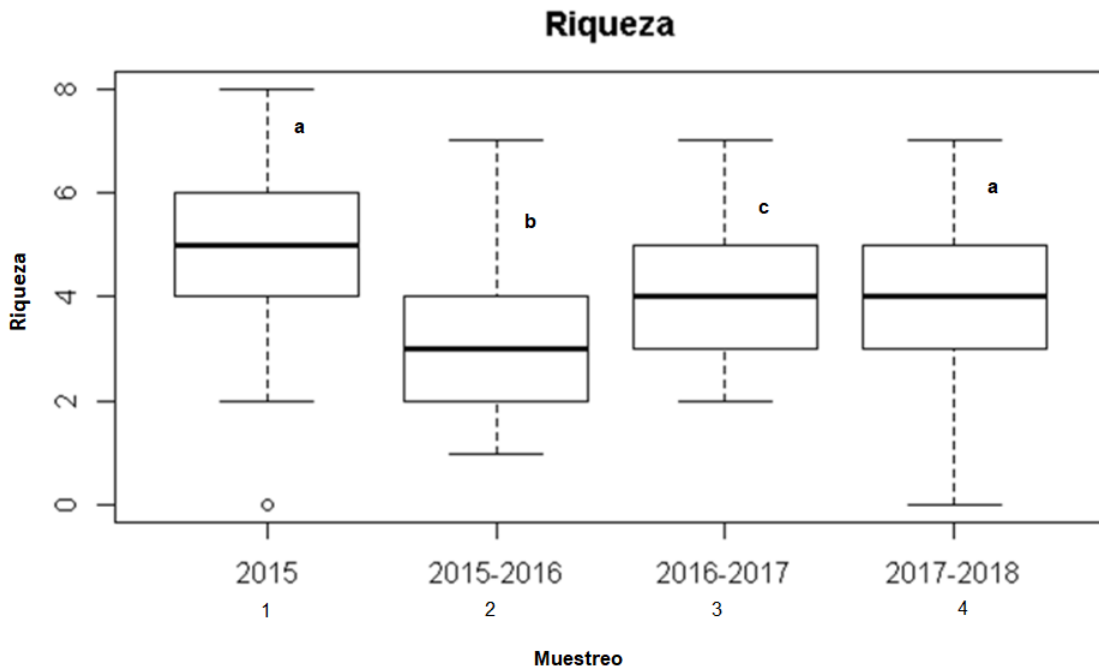


Figura 30. Comparación estadística entre la riqueza de helmintos por infracomunidad en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa. Las letras distintas indican diferencias estadísticas y las letras iguales indican que no existen diferencias estadísticas entre los muestreos.

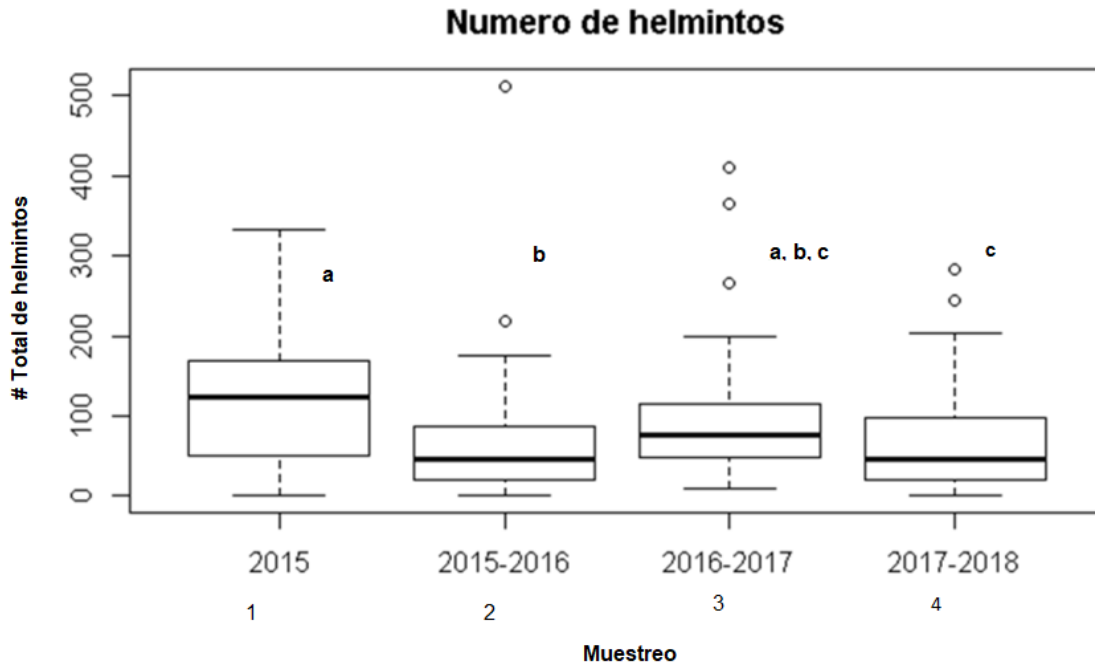


Figura 31. Comparación estadística entre el número total de helmintos por infracomunidad en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa. Las letras distintas indican diferencias estadísticas y las letras iguales que no existen diferencias estadísticas entre los muestreos.

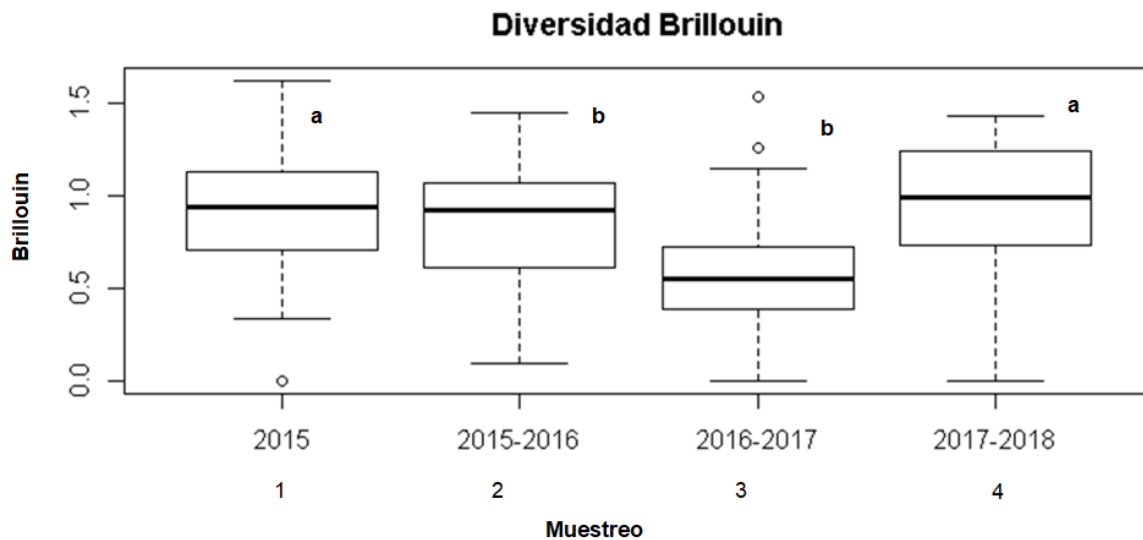


Figura 32. Comparación estadística entre la diversidad de helmintos por infracomunidad en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa. Las letras distintas indican diferencias estadísticas y las letras iguales que no existen diferencias estadísticas entre los muestreos.

Desde otro punto de vista, el número de helmintos por especie, la riqueza, la diversidad y el número total de parásitos, variaron independientemente de características del hospedero como peso y talla en cada temporada.

El análisis discriminante canónico señaló que el número de helmintos de las infracomunidades pueden separar significativamente las temporadas de muestreo, bajo dos funciones canónicas (1 y 2); la función 1 discrimina con un valor de Lambda de Wilks = 0.479, la cual discierne mejor con respecto a la función 2, con una Lambda de Wilks = 0.747 (entre más pequeño es este valor, mejor discrimina). Ambas funciones explican el 89.3 % de la variación total de las infracomunidades (la función 1= 63.8 % y la función 2= 25.5%). El parásito que influye mayoritariamente en la diferenciación de los muestreos es *Dydimocystis* sp. (Lambda de Wilks = 0.765), seguido por *Didymozon* sp. (Lambda de Wilks = 0.858) y en menor medida por *Didymocilindrus* sp. (Lambda de Wilks = 0.909). Los centroides se ubican en coordenadas con direcciones distintas por cada temporada de muestreo, lo cual refleja que las infracomunidades se distribuyen de manera diferente en ellos, siendo el muestreo1 el más separado del resto (Fig. 33).

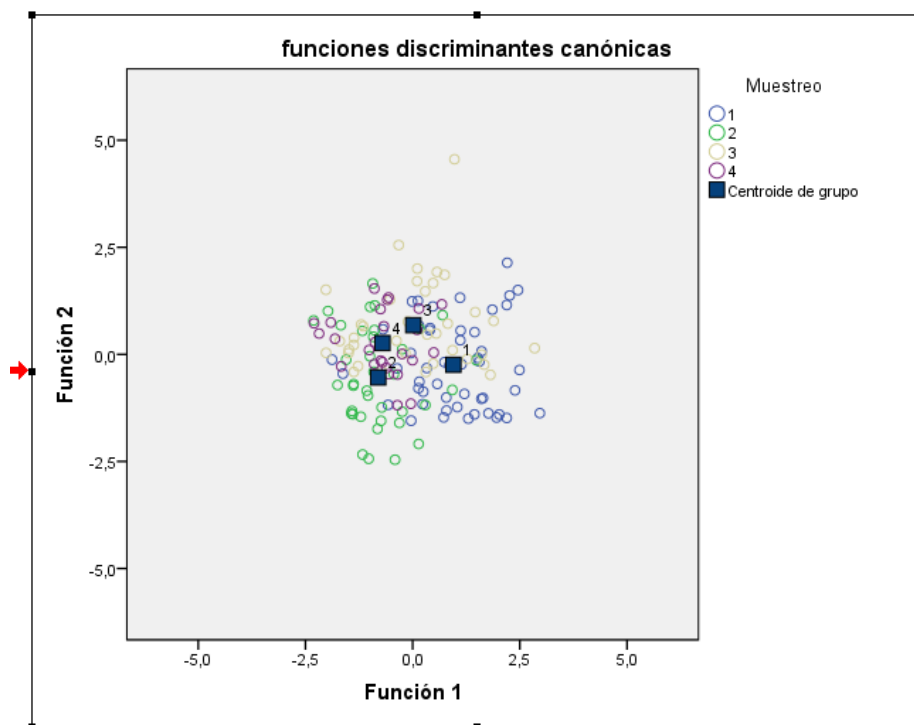


Figura 33. Funciones discriminantes que explican mejor las abundancias por especie de helmintos en de las infracomunidades de *Scomberomorus sierra* por temporada de muestreo.

Comunidad componente

Las variaciones en la riqueza a este nivel oscilaron entre 9 y 11 especies durante las 4 temporadas. Se observa que todas las curvas de acumulación llegan a una asíntota, lo que indica que en cada muestra la riqueza estuvo completamente representada (Fig. 34). Lo anterior se confirmó con los resultados de los estimadores de riqueza Jack 1, Jack2, Chao1, Chao2 y Bootstrap (Cuadro 9). El comportamiento de dichas curvas es influenciado por la presencia de especies accidentales. La superposición de los intervalos de confianza del 95% en las curvas de rarefacción, indica que el único muestreo que se comporta diferente en cuanto a la riqueza, fue el tercero (2016-2017) (Fig.34).

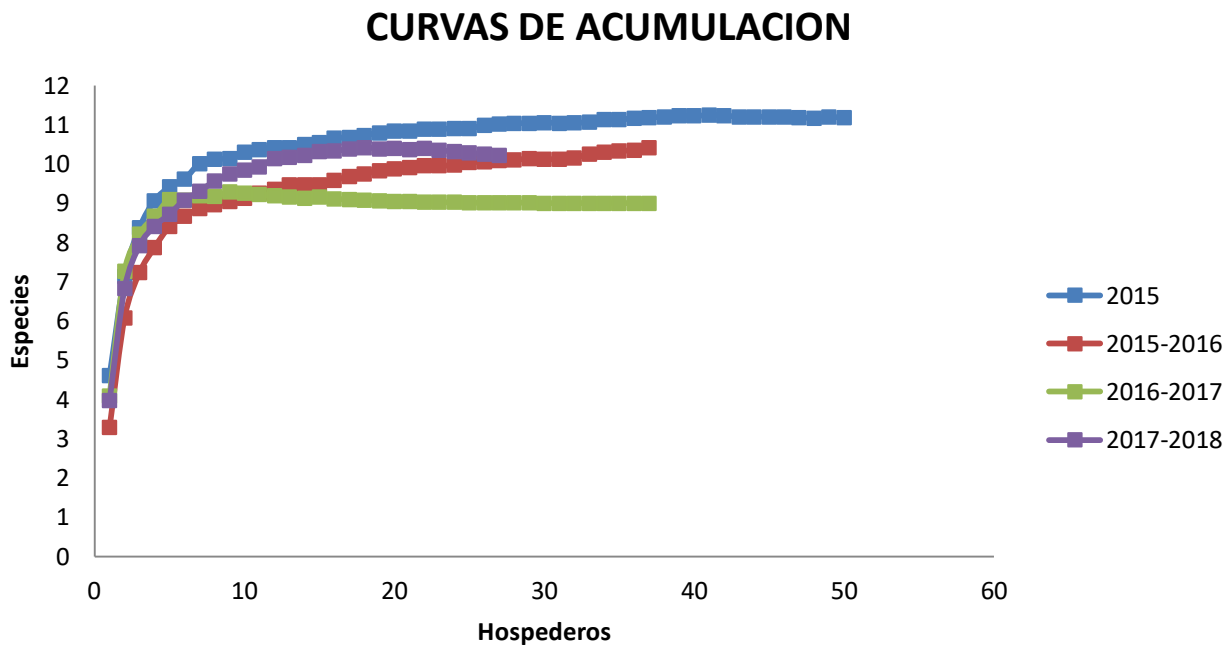


Figura 34. Curvas de acumulación de riqueza de helmintos en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas, Mazatlán, Sinaloa, México.

Cuadro 9. Comparación de los estimadores de Riqueza y la riqueza observada por temporada de muestreo de *Scomberomorus sierra* en Mazatlán.

	Jack 1	Jack 2	Bootstrap	Chao 1	Chao 2	Riqueza observada
Muestreo1 (2015)	11	11	11.18	11	11	11
Muestreo2 (2015-2016)	10.97	11.92	10.42	10	10	11
Muestreo3 (2016-2017)	9.88	9	9	9	9	9
Muestreo 4 (2017-2018)	10.85	11.15	10.39	10	10.15	10

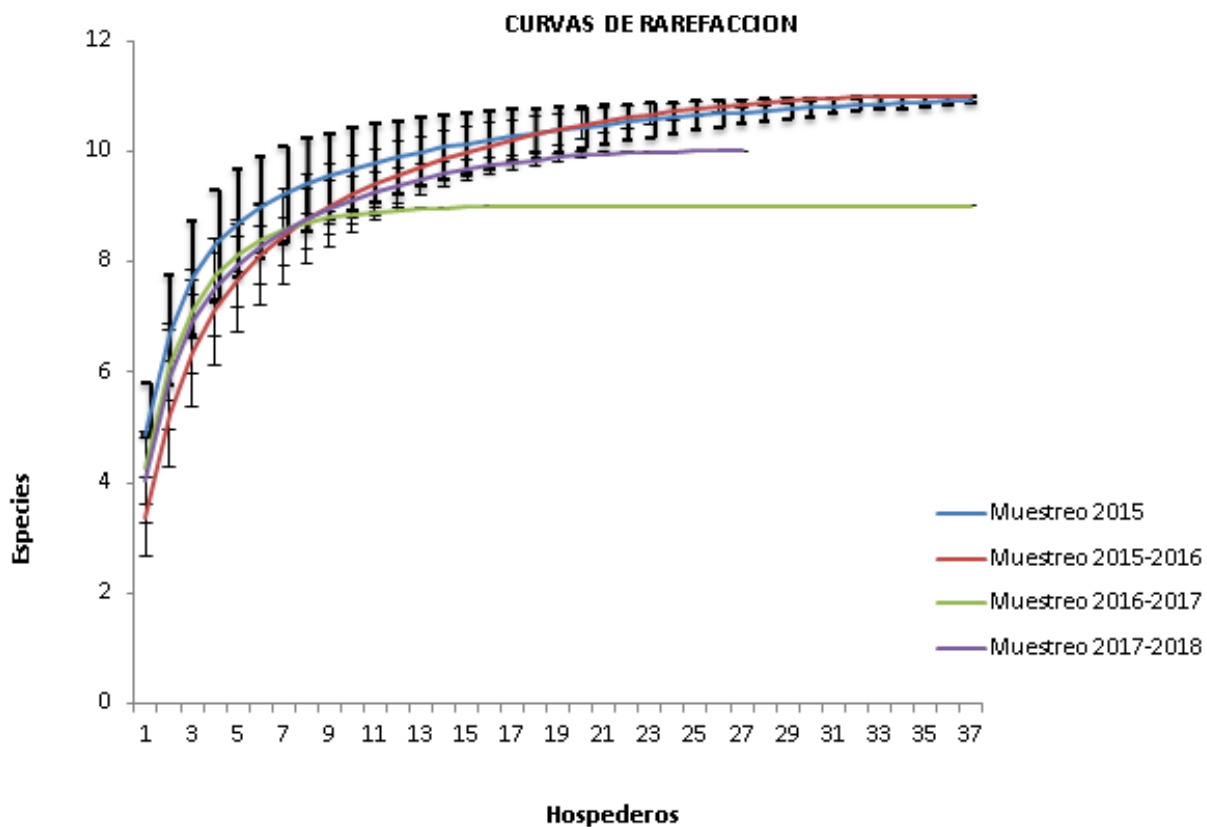


Figura 35. Curvas de rarefacción de riqueza de helmintos en *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.

A nivel de comunidad componente, los peces colectados durante los muestreos 1 y 2 registraron la mayor cantidad de parásitos, especialmente en la sequía del 2015, contrario a las temporadas de muestreo 3 y 4 en las que se colectó un menor número de individuos. El comportamiento de la diversidad, equidad y dominancia a nivel de comunidad componente, tuvo un comportamiento similar al descrito para las infracomunidades e incluso, la identidad de las especies dominantes coincidió en cada periodo (Cuadro 10).

Cuadro 10. Atributos a nivel de comunidad componente de helmintos en *Scomberomorus sierra*. colectados en Mazatlán, Sinaloa, México.

	Muestreo 1 (2015)	Muestreo 2 (2015-2016)	Muestreo 3 (2016-2017)	Muestreo 4 (2017-2018)
Riqueza	11	11	9	10
Abundancia	6255	2599	3685	1938
Diversidad (Shannon)	1.72	1.35	1.52	1.71
Equidad (Shannon)	0.72	0.56	0.69	0.69
Dominancia (Berger Parker)	0.33	0.459	0.494	0.347
Especie dominante	<i>T. crocea</i>	<i>T. crocea</i>	<i>D. scomberomori</i>	<i>D. scomberomori</i>

Por otro lado, al comparar la similitud de las temporadas muestreadas, el índice de Jaccard mostró claramente que la comunidad componente a lo largo de los 4 muestreos tuvo una composición muy estable, ya que sus valores superaron en todos los pares comparados el 0.85 (Cuadro 11). En el caso de la similitud cuantitativa (medida a través del índice Morisita- Horn), se observó que las cuatro temporadas son más heterogéneas entre sí en cuanto a número de individuos; particularmente el muestreo de 2015 difiere del resto, al alcanzar niveles de 0.4-0.6 de similitud para los pares comparados, mientras que entre los periodos restantes, dichos valores fueron superiores al 0.7 en todos los casos (Cuadro 12). Los dendrogramas reflejan que los pares de muestreos más parecidos para ambos índices agrupan a las dos primeras temporadas de secas y a las dos últimas (Fig. 36 y 37).

Cuadro 11. Matriz de similitud entre la comunidad componente por el índice de Jaccard de *Scomberomorus sierra* coléctado en Mazatlán, Sinaloa, Mexico

Similitud Cualitativa				
0	Muestreo 1	Muestreo 2	Muestreo 3	Muestreo 4
Muestreo 1	---			
Muestreo 2	0.9	---		
Muestreo 3	0.9	0.9	---	
Muestreo 4	0.8	0.8	0.9	--

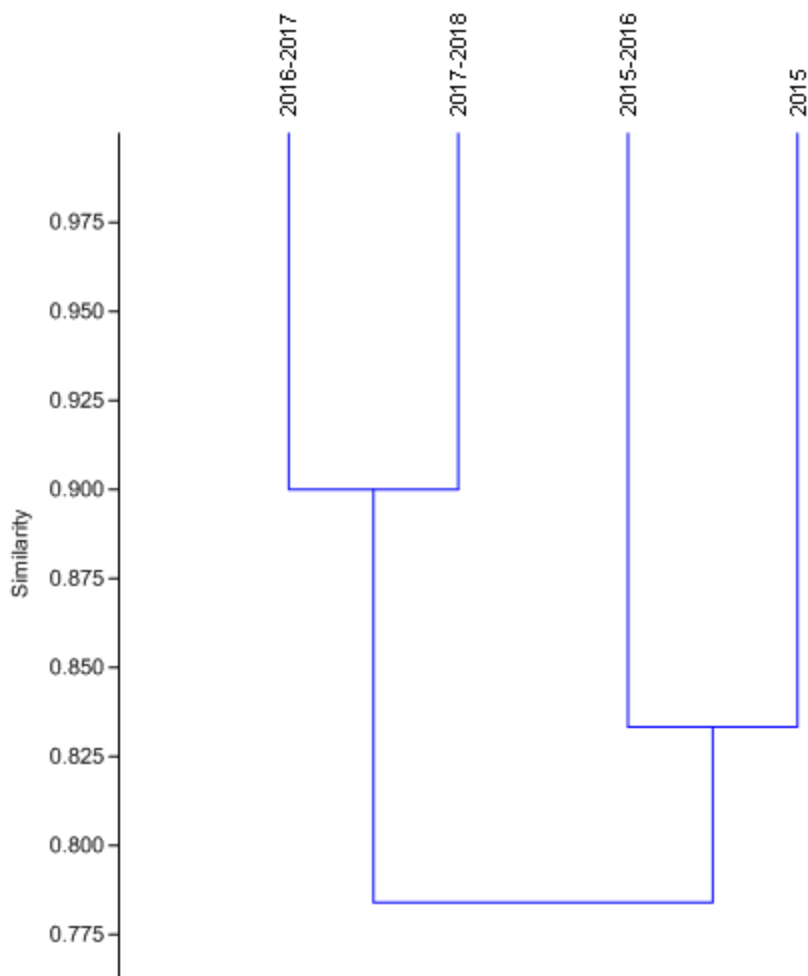


Figura 36. Dendrograma de similitud de Jacard entre comunidad componente de helmintos de *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.

Cuadro 12. Matriz de similitud entre la comunidad componente por el índice de Morisita-Horn de *Scomberomorus sierra* colectado en Mazatlán, Sinaloa, México.

Cuantitativa				
	Muestreo 1	Muestreo 2	Muestreo 3	Muestreo 4
Muestreo 1	--			
Muestreo 2	0.4	---		
Muestreo 3	0.4	0.7	---	
Muestreo 4	0.6	0.8	0.9	--

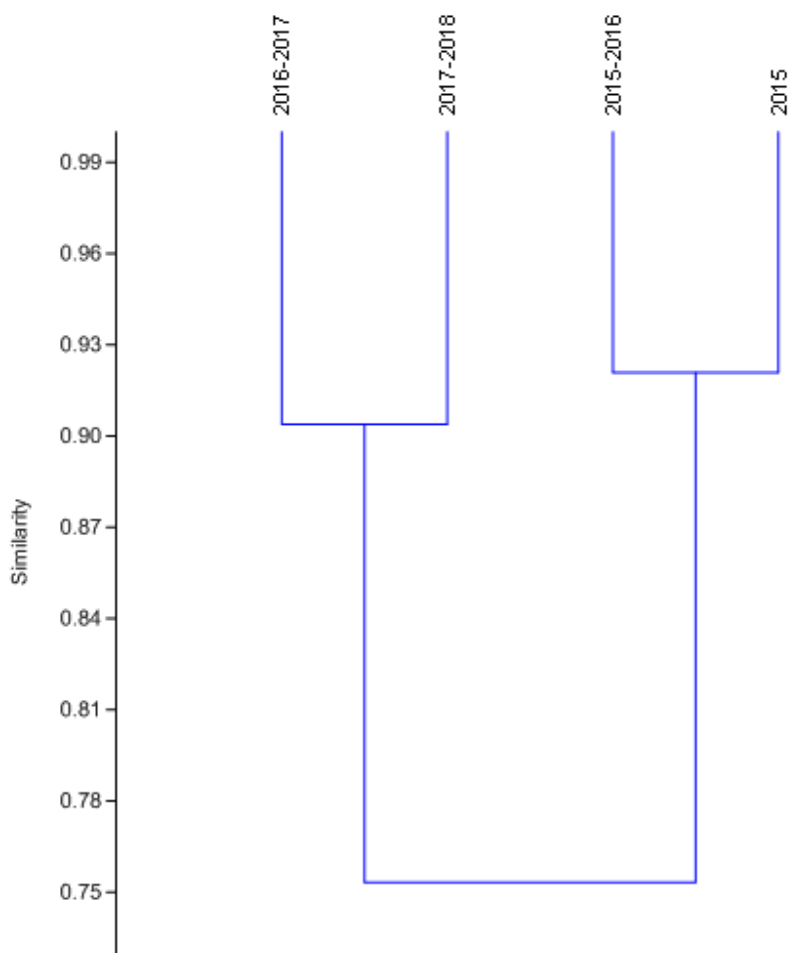


Figura 37. Dendrograma de similitud de Morisita- Horn entre comunidad componente de *Scomberomorus sierra* por temporada de secas en Mazatlán, Sinaloa, México.

DISCUSIÓN

Registro helmintológico.

Conocer el registro helmintológico de un hospedero nos permite inferir numerosos aspectos sobre su biología, así mismo en algunos casos proporciona evidencia de las condiciones en un ecosistema y su dinámica (Vidal-Martínez et al., 2010). En el presente estudio, se registraron 13 taxones de helmintos, 2 de los cuales fueron previamente reportados en este pez (*T. crocea* y *M. mexicana*); el resto de los parásitos que conforman la helmintofauna de *S. sierra* en la Bahía de Mazatlán, se consideran registros nuevos para esta localidad y hospedero. Seis de las 13 especies recolectadas se incluyeron en Didymozoidae. Esta familia tiene características morfológicas diagnósticas que son consideradas controversiales (Pozdnyukov & Gibson, 2008); adicionalmente, en algunas ocasiones ciertas estructuras no pudieron apreciarse con precisión, particularmente los órganos reproductivos, los cuales son caracteres clave para su identificación a nivel específico (Abe et al., 2014). Los 6 taxones encontrados en las sierras fueron identificados a nivel genérico; sin embargo, logramos diferenciar 2 miembros del género *Didymocystis* por su tamaño corporal y el órgano que parasitaban. Se ha propuesto que este último rasgo puede estar conduciendo a la especiación en didimozoideos (Mladineo et al., 2010), ya que existe una marcada correspondencia entre el hábitat que parasitan y el clado al que pertenecen (Mladineo et al., 2010; Meagan et al., 2016). Dentro del género *Didymocystis* también se ha hablado de especies crípticas, razón por la cual se sugiere que no sólo deben ser utilizados caracteres morfológicos para definir las especies, sino incorporar análisis moleculares (Mladineo et al., 2010). Por este motivo, en nuestro estudio fue necesario el empleo de herramientas moleculares para confirmar las identificaciones realizadas en este grupo de trematodos.

Por otro lado, la comparación de las secuencias de ADN obtenidas de nuestros ejemplares mediante un blast, junto con los árboles (NJ y MV) realizados en este estudio, indican que los didimozoideos recolectados en *S. sierra* no están del todo representados en GenBank; además, la información molecular disponible sobre la familia es escasa, particularmente para el Pacífico mexicano, por lo que su identificación a nivel específico depende de nuevas coléctas de material para su análisis morfológico detallado. A pesar de su poco estudio, se ha considerado que estos parásitos pueden producir daño histológico sobre el hospedero (Justo et al., 2019), lo cual es de interés, ya que *S. sierra* es un pez de importancia comercial.

En el Pacífico mexicano se han registrado 2 especies de digeneos de la familia Bucephalidae parasitando a *S. sierra*: *Bucephalus heterotentaculatus* en el estado de Guerrero (Bravo-Hollis &

Sogandares-Bernal, 1956) y *Prosorhynchoides cybii* en Colima (Lamothe-Argumedo, 1963). Sin embargo, nuestro material fue determinado únicamente a nivel genérico (*Prosorhynchoides* sp.), ya que en los 3 ejemplares disponibles no se logró observar la disposición de la vesícula seminal, testículos y la bolsa del cirro, características indispensables para su diferenciación a este nivel (Overstreet & Curran, 2002).

Las 2 especies de monogenos que caracterizamos previamente, ya han sido reportadas en S. sierra en los estados de Colima (Lamothe-Argumedo et al., 1997), Guerrero (Gómez del Prado-Rosas, 1977), Jalisco (Pérez-Ponce de León et al., 1999), Nayarit (Lamothe-Argumedo et al., 1997) y Sonora (Lamothe-Argumedo et al., 1997). El hallazgo de ambas especies en Mazatlán incrementa su rango de distribución el país y ratifica su especificidad hacia Scombridae (Mendoza-Garfias et al., 2017).

Por otro lado, dentro de los nematodos registrados en presente trabajo, los anisáquidos (*Anisakis* sp., *Pseudoterranova* sp., e *Hysterothylacium* sp.) representan nuevos registros para el país en el hospedero en estudio. Los miembros de los 3 géneros son parásitos comunes de peces marinos de amplia distribución; *Scomberomorus sierra* puede estar jugando el papel de hospedero intermediario, debido a que se encontraron solo estadios larvarios en los 3 casos. A pesar de que la presencia de *Anisakis* sp., y *Pseudoterranova* sp., en nuestros muestreos fue accidental, es importante resaltar que se consideran parásitos zoonóticos y al ser *S. sierra* un pez de importancia comercial, representan un problema potencial de salud pública para la población que consume pescado crudo o insuficientemente cocido (Buchmann & Mehrdana, 2016). El nematodo Philometrinae gen. sp., no pudo ser identificado a nivel genérico porque no se observaron con claridad características como el patrón de las papilas cefálicas y la forma del esófago, características indispensables para diferenciarlo a este nivel de acuerdo con Hartwich (1974) y Gibbons (2010). Por su localización en las gónadas, los miembros de esta familia son potencialmente patógenos, ya que pueden repercutir sobre la reproducción de los peces, al reducir su fecundidad (Moravec et al. 2013). Su presencia en *S. sierra* de Mazatlán constituye un nuevo registro de hospedero y localidad para el taxon

Infecciones

El grupo más representativo que constituye la helmintofauna de *S. sierra* son los digeneos de la familia Didymozoidae, los cuales se consideran especialistas de escombridos y se transmiten por ingestión (Pozdnyukov & Gibson, 2008). De acuerdo con Nicolaeva y Pearson (1972) el ciclo de vida de estos parásitos comprende 4 hospederos, tres de ellos intermediarios: gasterópodos, crustáceos y peces pequeños. Éstos últimos generalmente pertenecen a familias como Clupeidae y Engraulidae (“sardinas”

y “anchovetas”), cuyos miembros constituyen la dieta principal de *S. sierra* (Vega et al., 2013), el cual actúa como hospedero definitivo al tener el máximo nivel de la cadena trófica (Villaseñor-Aguirre et al., 2006). En la mayoría de las especies de esta familia de parásitos, los parámetros de infección variaron año con año, existiendo diferencias estadísticamente significativas (ver Fig. 27-29). Tal variación podría atribuirse principalmente a cambios ambientales.

En el año 2015 principios del 2016 se presentó el fenómeno del “Niño”, el cual modifica la temperatura superficial del mar (TSM). Este fenómeno abarca dos de las temporadas muestreadas en este estudio (muestreros 1 y 2); sin embargo, ambos años se comportaron diferentes en cuanto a sus infecciones. En el primer muestreo, la mayoría de los didimozoideos presentaron los valores de infección más elevados, mientras que en el segundo muestreo, estos valores fueron los más reducidos con respecto a todas las muestras. Estas modificaciones podrían deberse a cambios en la disponibilidad de sardinas y anchovetas (Villaseñor-Aguirre et al., 2006), cuyas poblaciones se ven afectados por ENSO, principalmente por dos factores: 1) Temperatura superficial del mar; 2) Productividad primaria.

Temperatura superficial del mar. Durante el fenómeno del niño, ésta se eleva considerablemente, afectando la disponibilidad de dichos peces; por ejemplo, durante el ENSO de 1982-1983 en Perú y Ecuador, se observó que la TSM llegó a ser mayor a 30° C, causando que las poblaciones de anchovetas nadaran hacia aguas más profundas y frías, por lo que su abundancia disminuyó (Barber & Chávez, 1983). En el caso de las sardinas, se ha estudiado que una temperatura elevada (mayor a 24°C) promueve que sus poblaciones se reduzcan considerablemente (Páez-Osuna et al., 2006; Lum Kong, 2002; Bakun & Broad 2002). Asimismo, en el Golfo de California se ha determinado que a pesar de que habitan grupos de sardinas tolerantes a distintos grados de temperatura, cuando ésta llega a superar los 23° C, la reproducción de los peces se ve comprometida, lo que determina que se desplacen hacia el norte en verano y hacia el sur en invierno (Martínez-Porchas, 2012).

Productividad primaria. La supervivencia de anchovetas y sardinas está regulada especialmente por la disponibilidad de fitoplancton, medida a través de la concentración de clorofila, lo cual define la productividad primaria (PP). Un decremento de la PP propicia la reducción de la abundancia de estos peces, de tal que forma su distribución se asocia a aguas ricas en nutrientes (Barber & Chávez, 1983; Bakun, 1990). El aumento en la circulación marina se modifica con el ENSO, lo que genera cambios en las surgencias, alterando la productividad primaria y secundaria (Bakun, 1990).

De acuerdo con datos satelitales de State Ocean (SOTO versión 4.2.1) y los reportes climáticos de la NOAA (Administración Nacional Oceánica y Atmosférica) a principios del año 2015 (Muestreo

1) la TSM en el área de estudio registró el primer incremento ($<23^{\circ}\text{C}$), para después aumentar abruptamente ($<30^{\circ}\text{C}$) a finales del 2015-principios del 2016 (Muestreo 2). Los niveles de clorofila también difieren en las dos primeras temporadas; durante el muestreo 1, su nivel es elevado, pero disminuye notablemente cuando realizamos el muestreo 2 (Ver Apéndice 1). Con base en esta información, podríamos inferir que los hospederos intermediarios (anchovetas y sardinas), a pesar de las temperaturas relativamente elevadas durante el primer muestreo, aun se encontraban en la costa de Mazatlán atraídas por la gran cantidad de alimento en la zona (PP) y durante el muestreo 2, estarían migrando hacia el norte del Golfo de California en búsqueda de aguas frías y presas.

Con lo que respecta a los dos últimos muestreos (3 y 4), aunque no son considerados parte del ENSO, al parecer la sinergia de los mismos factores (TSM y PP) podría estar influyendo las infecciones de los didimozoideos: durante el muestreo 3, la TSM comienza a descender ($> 23^{\circ}\text{C}$) y los niveles de clorofila incrementan (aunque no igualan a los del primer muestreo) por lo que los peces (sardinas, anchovetas) se desplazarían al sur, potenciando nuevamente la infección por estos parásitos y para la última temporada, el ligero incremento en la TSM y la disminución en los niveles de clorofila propician que las infecciones comiencen a descender ligeramente. Lo anterior sugiere que el desplazamiento de los peces a causa de estos factores ambientales (TSM y PP) probablemente explique la mayor parte de la variación significativa en las infecciones de los parásitos que pertenecen a esta familia (Fig. 27-29).

Particularmente los digeneos *Glomeritrema* sp. y *Anacetabulum* mantienen sus niveles de infección bajos y no presentan diferencias significativas por temporada muestreada (Fig. 27-29). Esta observación no puede ser explicada con precisión para *Glomeritrema* sp., debido a que se desconocen aspectos específicos de su ciclo de vida que justifiquen tal comportamiento. Por su parte, los reducidos niveles de infección de *Anacetabulum* pueden atribuirse al hecho de que los estados juveniles de los didimozoideos son transportados por crustáceos, moluscos y planctón (Galaktionov & Dobrovolskij, 2003), organismos que no constituyen la dieta principal de *S. sierra* (Villaseñor-Aguirre et al., 2006) lo que limita su reclutamiento, incluso, su distribución en el muestreo 2 fue establecida como azarosa (Apendice 4), lo que a su vez podría reflejar la carencia de alimento durante esta temporada, a causa de la disminución de la PP y los niveles altos de la temperatura del mar. Así mismo, la presencia del trematodo *Prosorhynchoides* sp., aunque se considera accidental, podría evidenciar la disponibilidad de alimento durante el primer muestreo, pues este parásito se transmite por la ingestión de peces de talla pequeña (Yamaguti, 1997; Muñoz et al., 2015) y solo fue registrado en esta temporada.

Desde otra perspectiva, la infección por monogeneos presenta niveles más elevados en las dos primeras temporadas de secas, se reducen en el tercer muestreo y se incrementaron ligeramente en la última temporada. Este comportamiento puede deberse principalmente a los cambios en la temperatura del agua, pues a pesar de que se desconoce los tiempos de generación y la longevidad de la mayoría de estos ectoparásitos, se sabe que su tasa de desarrollo y reproducción, está relacionada con este factor en aquellas especies investigadas hasta ahora, de tal manera que son más abundantes durante épocas de calor prolongado (Rhode,2005). Por esta razón, posiblemente las infecciones por *T. crocea* y *M. mexicana* son más altas durante las temporadas 1 y 2 (que corresponden al año niño). En el tercer muestreo, cuando la temperatura del mar disminuyo abruptamente, las infecciones llegaron a su nivel mínimo. Este hecho se confirma cuando se determina que el muestreo 1 (máxima infección) y 3 (mínima infección) son los responsables de las diferencias significativas (Fig. 27-29).

Dentro del grupo de los nematodos, los filométridos (Philometrinae gen. sp.) fueron los únicos que presentaron infecciones constantes, a tal grado que no hubo diferencias estadísticas en la prevalencia, sin embargo esto no ocurre para la abundancia e intensidad promedio (Fig 27- 29). Estos parásitos son adquiridos por los peces mediante la ingestión de copépodos (Anderson, 2000). Las poblaciones de este grupo de artrópodos en el Golfo de California no son tolerantes a temperaturas elevadas (Lavaniego & González-Navarro, 1999); de hecho, se ha determinado que algunas poblaciones disminuyeron con el fenómeno del niño ocurrido en el periodo de 1989 a 1996 en esta zona, especialmente en los periodos de invierno y primavera (Lavaniego & González-Navarro, 1999). Además, se sabe que el desarrollo de las etapas infectivas de los filométridos se relaciona a cambios en la temperatura del mar (Moravec, 2004) y la mayoría de las especies estudiadas son estrictamente estacionales, ya que generalmente se adquieren en verano y principios de otoño, coincidiendo con los tiempos en que abundan los copépodos (Anderson, 2000). Con base en lo anterior, podemos inferir que los cambios en la temperatura del mar, así como la estacionalidad, promueven la baja disponibilidad de copépodos, lo podría explicar porque durante la temporada niño las infecciones de estos parásitos disminuyeron y aumentan cuando la temperatura del mar se enfrió.

Por otro lado, los anisakidos se consideraron infecciones accidentales debido a que su distribución es azarosa (Apendice 4) y a que las fases adultas de *Anisakis* sp y *Pseudoterranova* sp parasitan mamíferos marinos, mientras que *Hysterothylacium* sp completa su desarrollo en el intestino de peces (Anderson, 2000). Está documentado que la ocurrencia y disponibilidad de las larvas puede modificarse con los cambios ambientales, aumentando o disminuyendo su presencia en los hospederos

(Mattiucci et al., 2018). La temperatura, la salinidad principalmente influye en la incubación de los huevos, la supervivencia y dispersión de los primeros estadios larvales de los anisáquidos (Marcogliese, 2001). Por ejemplo, se ha sugerido que el ENSO y el cambio climático de dos formas; que las larvas infecten hospederos paraténicos al no disponer de los peces que infectan comúnmente o promoviendo el afloramiento de las larvas (Mattiucci et al., 2018). Consideramos que esto último podría ocurrir en este estudio, ya que la presencia de estos nemátodos solo se registró cuando la temperatura del mar aumentó.

En términos generales, la mayoría de los parásitos encontrados en *S. sierra* (11 de 13), ingresan por ingestión, por lo que es la vía de reclutamiento que predomina, siendo sólo aquellos parásitos con ciclo de vida directo (monogeneos) los que no infectan a su hospedero por este medio. Esta singularidad se debe a los hábitos alimentos de la sierra, cuya dieta es muy amplia (Moreno-Sánchez et al., 2011) lo que la hace más susceptible a adquirir los parásitos (Poulin & Tellervo, 2001); además, el hecho de que la mayoría de los grupos se encontraron en estado adulto, refleja su papel predador en la cadena trófica (Poulin, 1999).

Por otro lado, a pesar de que se sugiere que una mayor abundancia de los endoparásitos se relaciona típicamente con peces de talla grande (Poulin & Tellervo, 2001), en este estudio, no se detectó dicha relación. Consideramos que los factores ambientales tienen una mayor influencia en las infecciones parasitarias en *S. sierra*. De hecho, Poulin (1999) y Hsuan-Wien et al. (2008) sugirieron que la relación entre la prevalencia, intensidad y abundancia de parásitos con la talla del pez, depende de los recursos que están disponibles en el hábitat, características particulares de sus parásitos, su ciclo de vida, así como otros aspectos como la heterogeneidad de exposición y susceptibilidad de los hospederos. La dinámica de infección se resume en la Fig. 38.

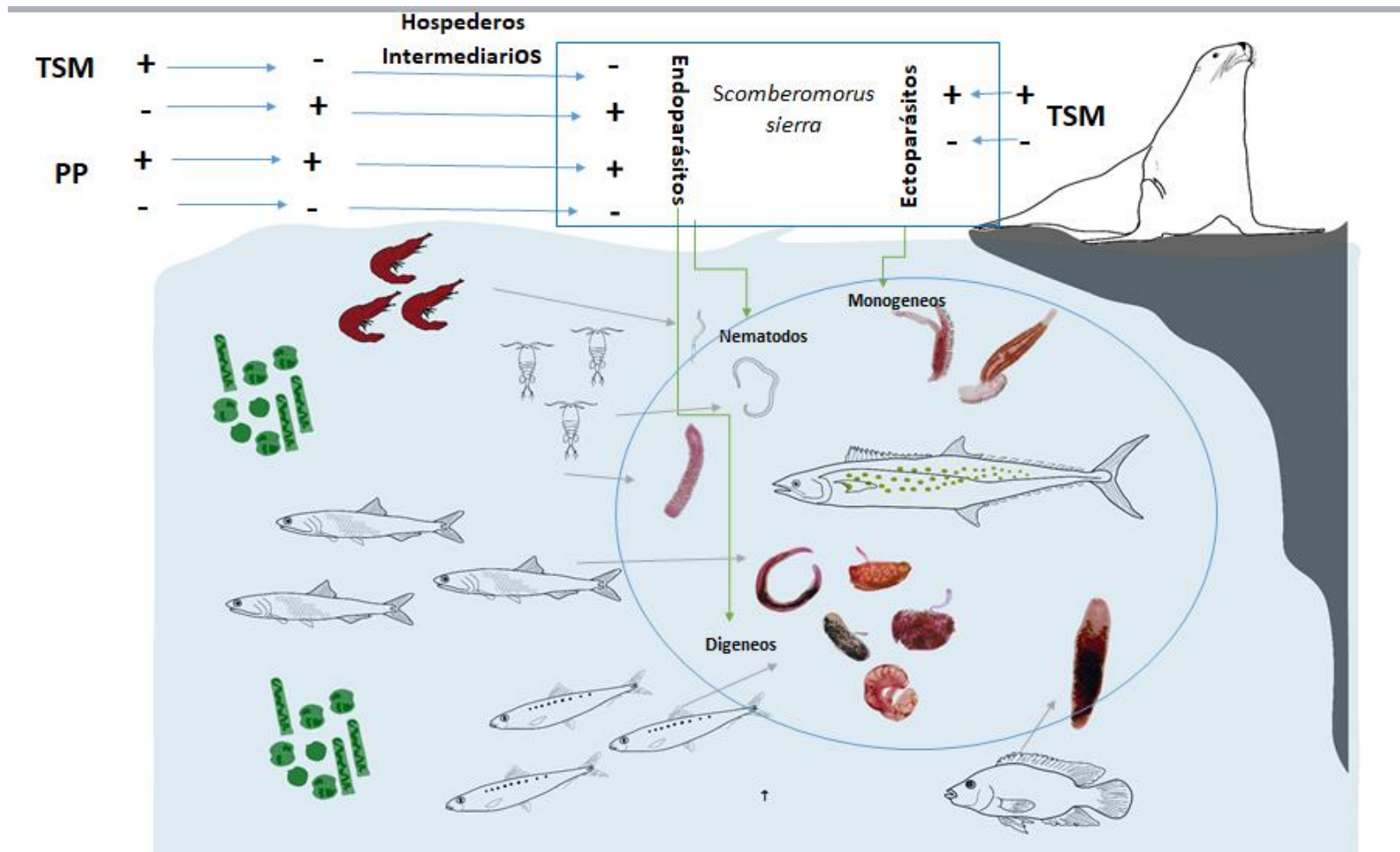


Figura 38. Esquema hipotético de la dinámica de infección en los helmintos de *S. sierra*. Las flechas grises indican la asociación de los helmintos con sus hospederos intermediarios. Las flechas azules indican el efecto de las variables: Temperatura superficial del mar (TSM) y la productividad primaria (P.P) sobre el aumento (+) o disminución (-) de hospederos intermediarios y de la misma forma en los helmintos. Los círculos indican el ensamble de una infracomunidad en *S. sierra*.

Infracomunidades

En este estudio se determinó que los valores de riqueza, cantidad de parásitos y diversidad, varían temporada con temporada, lo que se ajusta con lo descrito en estudios previos para peces marinos (Kennedy, 1997; Young & Maccoll, 2016). Este patrón podría ser explicado por la forma diferencial en que los grupos de parásitos se transmiten. Durante el primer muestreo, dos de los tres grupos de parásitos incrementaron sus niveles de infección: monogéneos y digéneos, mientras que en el último lo hicieron los de digéneos y nematodos. En el caso del segundo y tercer muestreos, aumentó la presencia de solo un grupo de los tres estudiados, [monogéneos y nematodos (filometridos), respectivamente], lo que determinó que el ensamblaje de las comunidades resultara empobrecido en los muestreos intermedios (Cuadro 7). En los dos primeros muestreos, la dominancia ejercida por el monogéneo *T. crocea* sugiere que su transmisión pudo ser favorecida por las elevadas temperaturas durante el ENSO (ver Rhode, 2005), sobre todo en el segundo muestreo, donde hay una menor equidad en la composición de las infracomunidades, producto de la alta dominancia por parte del monogéneo. *D. scomberomori* dominó en los dos últimos muestreos (Cuadro 7), lo cual puede deberse a que durante estas temporadas, la disponibilidad de hospederos intermedios (anchovetas y sardinias), determinada por la disminución de la TSM y la PP, pudo promover la infección de este parásito en particular, especialmente en el muestreo 3. Al igual que en nuestro trabajo, estudios previos han asociado el incremento o disminución de la riqueza y diversidad a este nivel, con la presencia o ausencia de hospederos intermediarios en una época en particular. Carney & Dick (2000) determinaron que los sistemas mesotróficos ricos en hospedadores intermedios invertebrados, tenían las infracomunidades de helmintos de peces más ricas y por el contrario, en ambientes oligotróficos, con ausencia de invertebrados, los peces alojaban infracomunidades pobres en helmintos; no obstante consideraron que este patrón puede cambiar con las condiciones estacionales del sistema. Por su parte, Marcogliese (2002) propuso que la presencia de hospederos intermediarios tiene mayor importancia como estructuradores de las infracomunidades en peces marinos, cuando están conformadas por parásitos que se transmiten por ingestión.

El conjunto de factores referido previamente, sugiere que las diferencias en los atributos de las infracomunidades (Fig. 30-32) podrían reflejar a grandes rasgos, la oscilación de las condiciones ambientales que se presentaron en el área de estudio durante los 4 periodos de muestreo.

Los bajos niveles de similitud cualitativa y cuantitativa (<0.5) registrados, así como los resultados del PERMANOVA (Cuadro 7 y 8), demuestran una alta heterogeneidad en la conformación de las infracomunidades, sugiere que el agrupamiento de los helmintos no es estable en el tiempo, por lo que inferimos que el proceso que determina la asociación de especies de helmintos en las infracomunidades de *S. sierra* es la oscilación diferencial en su reclutamiento.

Por otro lado, a pesar de que observamos cambios en el número de helmintos y co-ocurrencia de parásitos por infracomunidad, el análisis discriminante mostró una diferencia en la distribución de las mismas por muestreo, indicando que los digeneos *Dydimocystis* sp., *Didymozon* sp., y *Didymocilindrus* sp., son los responsables de estas diferencias (Fig. 33). Sin embargo, inferir sobre los factores que intervienen en la diferenciación de las infracomunidades por temporada, a través de estos helmintos, no es posible, debido a que no se conocen aspectos específicos que influyen en su ciclo de vida, así como los factores precisos que pudieran afectar su reclutamiento.

De manera general, las infracomunidades de *S. sierra* tienen valores de riqueza, diversidad y número de parásitos elevados, comparadas con las de otros peces marinos estudiados en México previamente (Cuadro 1). Esta característica se atribuye principalmente a la dieta amplia de este escómbrido y a que son predadores dentro de su ecosistema (Mattiucci et al, 2008), pues se ha establecido que la diversidad y riqueza de los parásitos está relacionada con la posición en la red alimenticia de una especie hospedadora (Hsuan-Wien et al; 2008; Poulin & Leung, 2011).

Dzikowski et al. (2003) sugirieron que la variación en las infracomunidades se hace evidente solo cuando se analizan divididas de acuerdo con el ciclo de vida de los parásitos. Consideramos que la división en grupos en la que analizamos los resultados de este estudio parece confirmar dicha hipótesis.

Comunidad Componente

A nivel de comunidad componente, nuestro hospedero muestra niveles de riqueza, número de helmintos y diversidad moderados (Cuadro 9), comparados con los registrados en estudios previos sobre peces marinos de México (Cuadro 2). Lo anterior es contrario a lo que se esperaría para las comunidades de helmintos de este pez, ya que al ser una especie con amplia distribución, esto le permitiría superponerse con los rangos geográficos de varias otras especies de huéspedes, teniendo mayores posibilidades de adquirir nuevas especies de parásitos (Reverter et al., 2017; Sasal et al., 1997). Además, podemos detectar que la mayoría de los parásitos

encontrados en este escómbrido son especialistas a nivel familia de hospedero, lo cual sugiere que afinidades filogenéticas producto de su historia evolutiva, influyen de manera importante en estructuración de sus comunidades de helmintos a este nivel. Poulin (2009) señaló que la especificidad es un rasgo que optimiza la capacidad de infección, mayormente para los trematodos en estado adulto, lo que en este caso, es notorio principalmente en fases adultas de didimozoideos.

Por otro lado, las curvas de acumulación indican que la riqueza de especies que conforman las comunidades en este pez está bien representada en todos los muestreos; asimismo, las especies que se comparten por temporada reflejan la existencia de homogeneidad en su composición taxonómica (Cuadro 9 y Fig. 35). La presencia repetida de especies de parásitos por temporada, concuerda con lo observado en estudios previos en peces marinos (Kennedy, 1997; Young & Maccoll, 2016). Tales estudios explicaron que este patrón expone que la aparición de los parásitos no es completamente estocástica la cual resulta en la estabilidad de la helmintofauna de *S. sierra* a este nivel. De la misma forma, la diferencia entre los muestreos la atribuimos, principalmente a la aparición de especies accidentales, como se observó en el muestreo 1, el cual difiere del resto por la presencia exclusiva de *Anisakis* sp. y *Proisorhynchoides* sp. (Cuadro 10 y Fig. 36).

Los índices de similitud cualitativa y cuantitativa indican que los muestreos 1 y 2 y 3 y 4, son más parecidos entre sí en cuanto a composición y cantidad de parásitos (Fig. 36 y 37). Esto puede deberse a que los monogéneos y digéneos predominaron las comunidades a este nivel en los dos primeros muestreos, mientras que en los dos últimos los digéneos y nematodos son los grupos más representados. Los elevados valores de similitud de ambos índices al comparar las 4 muestras (Cuadro 11 y 12) es un elemento adicional para apoyar la homogeneidad en número de individuos y composición taxonómica de la comunidad componente asociada a esta especie de pez.

De manera general, la riqueza y diversidad a nivel de comunidad componente (Cuadro 10) no se ajusta a lo descrito para las comunidades de peces marinos (Kennedy et al., 1986), debido a que contradice la generalidad de que estas asociaciones en este grupo de hospederos son comúnmente formadas por especies generalistas, con una alta riqueza y diversidad y en este caso la mayoría de las especies de helmintos encontradas en *S. sierra* son consideradas especialistas y la riqueza es moderada (Cuadro 2 y 9). Adicionalmente, nuestro trabajo tampoco coincide con el

patrón referido previamente (ver Kennedy et al., 1986) en cuanto a la predominancia de helmintos gastrointestinales (solo se recolectaron 2 de 13 especies en el aparato digestivo de las sierras). No obstante, la dominancia ejercida por digeneos señalada por Kennedy et al. (1986) es un rasgo que comparte esta especie de escómbrido con las estudiadas anteriormente tanto en México (Cuadro 2), como en otras latitudes (Kennedy et al., 1986).

Finalmente, en términos generales podemos asumir que la variación en las comunidades de helmintos en *S. sierra* de la Bahía de Mazatlán, en ambos niveles (infracomunidad y comunidad componente), refleja cambios en el hábitat. Sin embargo, a pesar de que se ha establecido que las condiciones más cálidas del mar pueden promover la transmisión de parásitos y aumentar la aparición de etapas infecciosas en hospederos intermediarios (Poulin, 2006; Shim et al., 2013; Molnar et al., 2012; Berkhout et al., 2014), en este estudio observamos que este patrón puede cambiar en función de los hospederos definitivos. Así mismo, consideramos que los factores que estructuran las comunidades de helmintos podrían estar actuando de manera diferente, dependiendo de características particulares del grupo de parásito analizado. Con base en lo anterior, sugerimos que el análisis de las comunidades de parásitos podría ser un elemento que contribuya de manera indirecta a conocer los cambios ambientales de un determinado ecosistema.

CONCLUSIONES

- Este trabajo representa el primer registro helmintológico para *S. sierra* en Mazatlán Sinaloa, México, de tal manera que todos los helmintos reportados representan nuevos registros para la localidad, destacando especialmente grupos que han sido escasamente estudiados en el país como los didimozoideos.
- La existencia de variación de los atributos de las comunidades de helmintos estudiadas en ambos niveles (infracomunidad y comunidad componente), se atribuyó a la forma diferencial en que los grupos de parásitos se transmiten, lo que podría ser reflejo de condiciones en su ecosistema y su dinámica, más que a características intrínsecas del hospedero (peso, talla y sexo).
- La TSM y la PP son considerados como algunos de los factores que podrían regular las infecciones de las especies de helmintos en *S. sierra*, ya sea de manera directa (actuando sobre la tasa de reproducción de los parásitos) o indirecta (disponibilidad de hospederos intermediarios). Así mismo, la alteración de estos factores, producto del ENSO que afectó la zona

durante los 2 primeros muestreos, se ve reflejada en el reclutamiento diferencial de las especies de helmintos.

- La posición de *S. sierra* en la cadena alimenticia, así como la dieta amplia de este escómbrido, determinaron el reclutamiento de sus parásitos, debido a que la vía por la que mayoría de los helmintos ingresaron (11 especies) fue la ingestión. Su posición en dicha cadena es ratificada por el hecho de que 9 de las 13 especies que lo infectaron, se encontraron en estado adulto.
- La estructuración de las infracomunidades de helmintos en *S. sierra* tienen valores de riqueza, diversidad y cantidad de parásitos elevados, comparadas con las de otros peces marinos estudiados en México previamente. Esto se atribuyó principalmente a la dieta amplia de este escómbrido y a que son predadores dentro de su ecosistema.
- La variación de las infracomunidades entre los muestreos se hizo evidente solo cuando se analizaron divididas de acuerdo con su tipo de ciclo de vida.
- La heterogeneidad en la conformación de las infracomunidades, supone que el agrupamiento de los helmintos no es estable en el tiempo.
- A nivel de comunidad componente, la repetición de las especies a lo largo de los muestreos, los valores de los índices de similitud cualitativo y cuantitativo, así como las curvas de acumulación, reflejan la estabilidad en la composición de la helmintofauna de *S. sierra*.
- A nivel de comunidad componente, nuestros resultados no se ajustaron a lo descrito para las comunidades de peces marinos previamente, ya que estas se describieron como formadas por especies de helmintos generalistas, con una alta riqueza, principalmente de especies gastrointestinales. No obstante, las comunidades analizadas por nosotros se encuentran dominadas por digeneos, al igual que las estudiadas con anterioridad.

LITERATURA CITADA

- Abe, N., Maehara, T., Kashino, M., Ohyama, M. (2011) Identification of parasites found in fresh fish by morphological and sequencing analyses. Annual Report of Osaka City Institution Public Health and Environmental Science, 73(6): 29–37.
- Afifi, A.A. & Clark, V. (1996) Computer-Aided Multivariate Analysis. 3ed. Chapman & Hall. London, England, 455 pp.
- Aguirre-Macedo, M.L., Vidal-Martinez, V.M., Gonzales-Solis, D. & Caballero, P.I. (2007) Helminth communities of four commercially important fish species from Chetumal Bay, Mexico. Journal of Helminthology, 81(1): 19-31.
- Anderson, C.R., Chaubaud, G.A., Willmott, S. (1974) CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Commonwealth Agricultural Bureaux. London, England, 1274 pp.
- Anderson, G. R. & Barker, S. C. (1993) Species differentiation in the Didymozoidae (Digenea): restriction fragment length differences in internal transcribed spacer and 5.8S ribosomal DNA. International Journal for Parasitology, 23(1):133–136.
- Bakun, A. & Broad, K. (2002) Climate and Fisheries: Interacting Paradigms, Scales, and Policy Approaches. The IRI-IPRC, Pacific Climate-Fisheries Workshop, Honolulu. International Research Institute for Climate and Society, 14-17.
- Barber, I., Hoare, D. & Krause, J. (2000) Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 10: 131–165.
- Barber, R.T. & Chavez, F.P. (1983) Biological Consequences of El Niño. Science, New Series, 222 (4629): 1203-1210.
- Berkhout, B.W., Lloyd, M., Poulin, R. & Studer, A. (2014) Variation among genotypes in responses to increasing temperature in a marine parasite: evolutionary potential in the face of global warming?. International Journal for Parasitology, 44: 1019–1027.
- Bravo-Hollis, M. & Sogandares-Bernal, F.(1956) Trematodes of marine fishes of Mexican waters IX. Four gasterostomes from the Pacific coast. Journal of Parasitology, 42(5): 536-539.
- Bray, A., Gibson, D. I & Jones, A. (2008) Keys to the Trematoda Vol 3. CAB International and Natural History Museum. United Kingdom, 848 pp.
- Buchmann, K. & Mehrdana, F. (2016) Effects of anisakid nematodes *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) and *Contracaecum osculatatum* (s.l.) on fish and consumer health. Food and Waterborne Parasitology, 41(4):13-22.

- Bulgakov, S. N. & Martínez, A.Z. (2006) Surgencia y vientos favorables en la costa oriental del Pacífico mexicano. In: Jiménez-Quiroz, M.C. & Espino-Barr, E. (Edit). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. INP, SAGARPA, 40 pp.
- Bush, O.A., Fernandez, J.C., Esch, G.W. & Seed J.R. (2001) Parasitism The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. London, United Kingdom, 531 pp.
- Bush, O.A., Lafferty, D. K., Lotz, M. J. & Shostak, W. A. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al., revisited. *Journal of Parasitology*, 83(4): 575-583.
- Callaway, R., Shinn, A.P., Grenfell, S.E., Bron, J.E., Burnell, G., Cook, E.J., Crumlish, M., Culloty, S., Davidson, K., Ellis, R.P. (2012) Review of climate change impacts on marine aquaculture in the UK and Ireland. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 22: 389–421.
- Carney, J. P. & Dick. T.A. (2000) Helminth communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)): Determinants of pattern. *Canadian Journal of Zoology*, 78(4): 538–555.
- Colwell, R. K., Mao C.X. & Chang, J. (2004) Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85 (10): 2717-2727.
- Cruz-Castillo, J.G., Ganeshanandam, S., Mackay, B.R., Lawes, G.S., Lawok, C.R.O & Woolley, D.J. (1994) Applications of canonical discriminant analysis. *Hortscience*, 29(10):1115-1119.
- Dzikowski, R., Paperna I. & Diamant, A. (2003) Multi-annual changes in the parasite communities of rabbitfish *Siganus rivulatus* (Siganidae) in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgol Mar Res*, 57:228–235.
- Galaktionov, K.V. & Dobrovolskij, A. (2003) Capítulo 2. The Trematode Life Cycle as a System of Adaptations) In: The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Galaktionov, K.V. & Dobrovolskij, A (Edit) Kluwer Academic Publisher, London. England, 592 pp.
- Gibbons, L.M. (2010) Key to the nematode parasites of vertebrates. CABI publishing Wallingford, United Kingdom, 416 pp.
- Gibson, D.I., Jones, A. & Bray, R.A. (2002) Keys to the Trematoda Vol. I. CABI publishing Wallingford, United Kingdom, 521 pp.
- Goedknecht, M. A., Welsh, J.E., Drent, J. & Thielges, D.W. (2015) Climate change and parasite transmission: how temperature affects parasite infectivity via predation on infective stages. *Ecosphere*, 6(6):96.

- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying Biodiversity: Procedures and Pitfalls in the Measurement and Comparison of Species Richness. *Ecology Letters*, 4: 379-39.
- Hammer, O., Harper, D. A. & Ryan P.D. (2013) PAST (PAleontological STatistics). Version 3.14.
- Hartwich, G . (1974) Keys to the genera of the Ascaridoidea. In: CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates 2. Anderson, Chabaud & Willmott (Edit) Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal Bucks, England, 1274 pp.
- Hayward, C. J. & Rohde, K. (1999) Revision of the monogenean subfamily Thoracocotylineae Price, 1936 (Polyopisthocotylea: Thoracocotylidae), with the description of a new species of the genus *Pseudothoracocotyla* Yamaguti, 1963. *Systematic Parasitology*, 44 (3): 157–169.
- Holmes, J. C. & Price, P.W. (1986). Communities of parasites. In: Community ecology: patterns and processes. Anderson, D. J. & Kikkawa, J. (Edit). Blackwell Scientific Publications, Oxford. Inglaterra. United Kingdom, 444 pp.
- Holmes, J.C.(1990) Helminth communities in marine fishes. In: Parasite Communities: Patterns and Processes. Esch, G., Bush, A. & Aho, J. (Edit). Chapman and Hall. New York. 102-127 pp.
- Hsuan-Wien, C., Wei-Chung, L., Andrew J. D., Ferenc, J., Ming-Jing, H. & Kwan-Tsao, S. (2008) Network position of hosts in food webs and their parasite diversity. *Oikos*, 117(12): 1847-1855.
- Justo, M.C.N., Leão, M.S.L., Kohn, A. & Flores-Lopes, F. (2015) Pathological Alterations Induced by *Pozdnyakovia gibsoni* (Digenea, Didymozoidae), a Parasite of the Skipjack Tuna, *Katsuwonus pelamis* (Scombridae). *Comparative Parasitology*, 82(2): 301-303.
- Katoh, K., Rozewicki, J., Yamada, K.D. (2017) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief Bioinform*, bbx108.
- Karvonen, A., Rintamäki, P., Jokela, J. & Tellervo, E.V. (2010) Increasing water temperature and disease risks in aquatic systems: Climate change increases the risk of some, but not all, diseases. *International Journal for Parasitology*, 40:1483–1488
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649

- Kennedy, C. R., Bush, A. O. & Aho, J. M. (1986) Patterns in helminth communities: why are birds and fish so different?. *Parasitology*, 93:205–215.
- Kennedy, C. R., Di-Cave D., Berrille F. & Orecchi P. (1997) Composition and structure of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* from Italian coastal lagoons. *Journal of Helminthology*, 71: 35-40.
- Kogan, F. & Gao, W. (2017) Strong 2015–2016 El Niño and implication to global ecosystems from space data. *International Journal of Remote Sensing*, 38(1): 161-178.
- Lafferty, KD. (1997). Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment?. *Parasitol Today*, 13(7):251-5.
- Lamothe-Argumedo, R. (1963) Estudio de algunos monogéneos y digéneos parásitos de peces del Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México, 111 pp.
- Lamothe-Argumedo, R. (1997) Manual de Técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. A.G.T. Ciudad de México. México, 43 pp.
- Lamothe-Argumedo, R., García-Priero, L. Osorio-Sarabia, D. & Pérez-Ponce de León, G. (1997) Catálogo de la Colección Nacional de Helminthos. Publicaciones Especiales. Instituto de Biología, UNAM-CONABIO. México, D.F. 211 pp.
- Lavaniegos, B.E., González-Navarro, E. (1999) Changes in the copepod community during the 1992–93 ENSO at San Lorenzo Channel, Gulf of California, *Ciencias Marinas* (1999), 25(2): 239–265.
- Lei, F. & Poulin, R. (2011) Effects of salinity on multiplication and transmission of an intertidal trematode parasite. *Marine Biology*, 158:995-1003.
- Lohmus, M. & Björklund, M. (2015) Climate change: what will it do to fish–parasite interactions?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16 (2): 397–411.
- Lucano-Ramírez, G., Ruiz-Ramírez, S., Palomera-Sánchez, F.I. & González-Sansón, G. (2011) Reproductive biology of the Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Pisces, Scombridae) in the central Mexican Pacific. *Ciencias marinas*, 37 (3): 249–260.
- Lum Kong, A. (2002) Impacts of Global Climate Changes on Caribbean Fisheries Resources: Research Needs. *Global Environmental Change And Food Systems. Caribbean Food Systems. Developing a Research Agenda*. St Augustine, Trinidad.

- MacLeod, C.D & Poulin, R. (2012) Host–parasite interactions: a litmus test for ocean acidification?. *Trends in Parasitology*, 28(9): 365-369.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Oxford, Inglaterra, United Kingdom. 256 pp.
- Marcogliese, D.J. (2002) Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124 Suppl: S83-99.
- Marcogliese, D.J. (2004) Parasites: small players with crucial roles in the ecological theatre. *EcoHealth*, 1(2): 151–164.
- Martínez-Porchas, M. (2012) Estudios de la distribución de la sardina del pacífico *sardinops sagax caeruleus* (clupeiformes: clupeidae): historia, estado actual y perspectivas. *Universidad y ciencia*, 28(3): 285-300.
- Mattiucci, S., Cipriani, P., Levsen, A., Paoletti, M., Nascetti, G. (2018) Chapter Four - Molecular Epidemiology of Anisakis and Anisakiasis. An Ecological and Evolutionary Road Map. In: *Advances in parasitology*. Rollison D.& Stothard, J.R. (Edit) Academic Press USA, 379 pp.
- Meagan N. S., Andres, M.J. Powers, S.P & Overstreet, R.M. (2016) Novel Infection Site and Ecology of Cryptic *Didymocystis* sp. (Trematoda) in the Fish *Scomberomorus maculatus*. *Journal of Parasitology*, 102(3):297-305
- Mendoza-Garfias, B., Garcia-Prieto, L. & Perez-Ponce de Leon, G. (2017) Checklist of the Monogenea (Platyhelminthes) parasitic in Mexican aquatic vertebrates. *Zoosystema*, 39 (4): 501-598
- Mladineo, I., Bott, N.J., Nowak, B.F, Block, B.A. (2010) Multilocus phylogenetic analyses reveal that habitat selection drives the speciation of Didymozoidae (Digenea) parasitizing Pacific and Atlantic bluefin tunas. *Parasitology*, 137(6):1013-25.
- Möller H. (1987) Pollution and parasitism in the aquatic environment. *International Journal for Parasitology*, 17(2): 353–362.
- Molnar, P.K., Kutz, S.J. Bryanne, M. & Dobson, A.P. (2013) Metabolic approaches to understanding climate change impacts on seasonal host-macroparasite dynamics. *Ecology Letters*, 16 (1): 9–21.
- Morales, G. & Pino, L. A. (1987) *Parasitología Cuantitativa*. Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela, 132 pp.

- Morales-Serna, F. N., García-Vargas, F., Medina-Guerrero, R.M., Fajer-Ávila, E.J. (2017) Helminth parasite communities of spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* from the Mexican Pacific, *Helminthologia*, 54(3): 240 – 249.
- Moravec, F.(2004) Some aspects of the taxonomy and biology of dracunculoid nematodes parasitic in fishes: a review. *Folia Parasitologica*, 51(1): 1–13
- Moravec, F., Bakenhaster, M, Buron, I. (2013) A new gonad-infecting species of philometra (nematoda: philometridae) from the atlantic spanish mackerel *Scomberomorus maculatus* (scombridae) off the Atlantic coast of florida and south Carolina. *The Journal of Parasitology*, 99(2): 290-296.
- Moreno-Sánchez, X.G., Quiñonez-Velázquez, C., Abitia-Cárdenas, L.A. & Rodríguez-Romero, J. (2011) Diet of the Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) in two areas of north-west Mexico coast. *Aqua, International Journal of Ichthyology* , 17(4): 185-192.
- Muñoz, G., Valdivia, I. & López, Z.(2015) The life cycle of *Prosorhynchoides carvajali* (Trematoda: Bucephalidae) involving species of bivalve and fish hosts in the intertidal zone of central Chile. *Journal Helminthol*,89(5):584-592
- Nikolaeva, V. M. (1965) On the development cycle of trematodes belonging to the family Didymozoidae (Monticelli, 1888) Poche, 1907. *Zoologicheskii Zhurnal* 44(9): 1317–1327.
- NOAA.2015 “El Niño Advisory.” <https://www.climate.gov/enso>
- NOAA.2016 “El Niño Advisory.” <https://www.climate.gov/enso>
- NOAA.2017 “El Niño Advisory.” <https://www.climate.gov/enso>
- NOAA.2018 “El Niño Advisory.” <https://www.climate.gov/enso>
- Núñez-Colín, C.A. & Escobedo-Lopez, D. (2011) Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía Mesoamericana*, 22(2):415-427.
- Overstreet, R. M., Curran, S. S. (2002) Superfamily Bucephaloidea Poche, 1907. In: Gibson, D. I., Jones, A., & Bray, R. A. (Edit). *Keys to the Trematoda*. Volume 1. Wallingford: CABI Publishing and the Natural History Museum, 67-110 pp.
- Pascual, S., Abollo, E., Azevedo, C. (2006) Host-parasite interaction of a muscle-infecting didymozoid in the Atlantic mackerel *Scomber scombrus* LICES . *Journal of Marine Science*, 63(1): 169–175.
- Pérez-Ponce de León, G. & García-Prieto, L. (2001) Diversidad de Helminthos parásitos de Vertebrados Silvestres de México. *Biodiversitas*, 37: 7-11.

- Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L., Mendoza-Garfias, B., León-Regagnon, V., Pulido-Flores, G., Aranda-Cruz, C & García-Vargas, F. (1999) Listados Faunísticos de México IX. Biodiversidad de Helmintos parásitos de peces marinos y estuarinos de la Bahía de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. Ciudad de México, 51 pp.
- Pietrock, M. & Marcogliese, DJ. (2003) Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends Parasitol*, 19(7):293-9.
- Piña-Ortiz, A., Castillo-Guerrero, J.A., Rocha-Armenta, J.A. & Guevara-Medina, M.A. (2017) Presencia y abundancia de aves que se reproducen en islas de la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Huitzil. Revista Mexicana de Ornitología*, 18 (1): 87-101.
- Poulin, R. & Leung, L. F. (2011) Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. *Oecologia*, 166(3): 731–738
- Poulin, R. & Tellervo V .E. (2001) Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology*, 31: 1194 ± 1204.
- Poulin, R. & Tellervo Valtonen, E. (2001) Nested assemblages resulting from host size variation: The case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology*, 31(11): 1194–1204.
- Poulin, R. & Tellervo, V .E. (2001) Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology*, 31(11): 1194±1204.
- Poulin, R. (1995) Phylogeny, Ecology and the Richness of Parasite Communities in Vertebrates. *Ecological Monographs*, 65(3):283-302.
- Poulin, R. (1999) Body size vs abundance among parasite species. *Ecography* 22 (3): 246- 250.
- Poulin, R. (2006) Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology*. 132(1): 143–151.
- Poulin, R. (2009) Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas. *Parasitology*, 137(4): 733–741.
- Poulin, R. (2016) Greater diversification of freshwater than marine parasites of fish. *International Journal for Parasitology*, 46: 275-279.

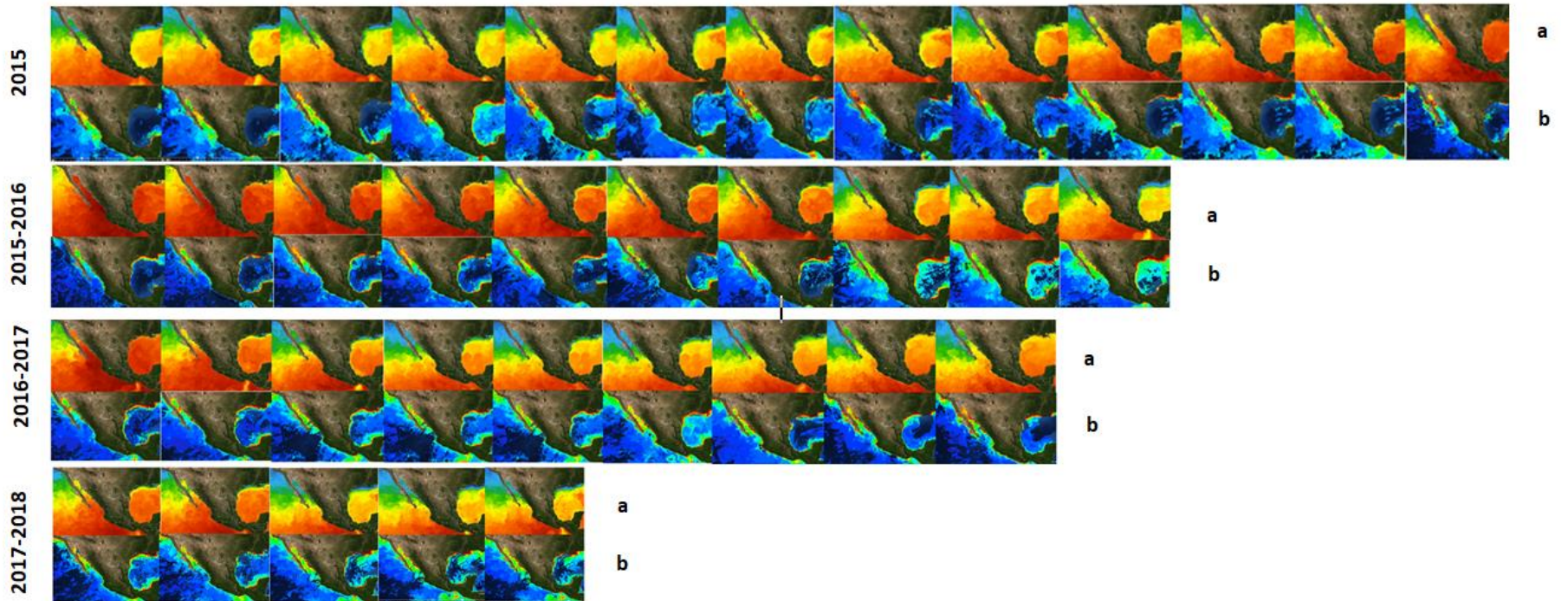
- Pozdnyakov S.E., Gibson D.I. (2008) Family Didymozoidae Monticelli, 1888. In: Keys to the Trematoda, Vol. 3. Bray, R.A., Gibson, D.I., Jones A. (Edit) CAB International and Natural Museum, London, United Kingdom, 848 pp.
- Reiczigel, J. (2003) Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine*, 22: 611-621.
- Reiczigel, J., Marozzi, M., Fábíán, I., Rózsa, L. (2019) Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology. *Trends in Parasitology*, 35(4):277-281.
- Rello, Y. F.J., Adroher, A, F.J. & L. A. Valero. (2004) Anisákidos parásitos de peces comerciales. Riesgos asociados a la salud Pública. *Anales de la Real Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental*, 17(1): 173-197.
- Rohde, K. & Hayward, C. J. (1999) Revision of the monogenean subfamily Priceinae Chauhan, 1953 (Polyopisthocotylea: Thoracocotylidae). *Systematic Parasitology*, 44(3): 171–182.
- Rohde, K. (2005). *Marine parasitology*. CSIRO Publishing (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization): Collingwood. ISBN 0-643-09025-8. 565 pp. New Zealand, Australia.
- Rózsa L., Reiczigel, J. & Majoros, G. (2000) Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 86(2): 228-232.
- RStudio Team (2015) RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Salgado-Maldonado, G. (1993) Ecología de helmintos parásitos de *Cichlasoma urophthalmus* (Pisces: Cichlidae) en la Península de Yucatán, México. Tesis doctorado CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, Yucatán, 357 pp.
- Salgado-Maldonado, G., Novelo-Turcotte, M.T., Vazquez, G., Gaspeta-Mandujano, J. M., Quiroz-Martínez, B. & Favila, M. (2014) The communities of helminth parasites of *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) from the upper Rio La Antigua basin, east-central Mexico show a predictable structure. *Parasitology*, 141(7): 970-980.
- Sánchez-Ramírez, C.& Vidal-Martinez, V.M. (2002) Metazoan parasite infracommunities of Florida Pompano (*Trachinotus Carolinus*) from the coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology*, 88(6):1087-1094.

- Santana-Piñeros, A.M., Pech, D.& Vidal-Martínez, V.M (2012) Spatial structure of the helminth parasite communities of the tonguefish, *Symphurus plagiusa*, from the Campeche coast, southern Mexico. *International Journal for Parasitology*, 42(10): 911-920.
- Santoso, A.M, Mcphaden, M. J. & Cai, W. (2017) The defining characteristics of ENSO extremes and the strong 2015/2016 El Niño. *Reviews of Geophysics*, 55(4): 1079-1129.
- Sasal, P., Morand, S., & Guégan, J. F. (1997) Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 149(1): 61–71.
- Schabuss. M., Kennedy,C.R., Konecny, R., Grillitsch B., Schiemer, & Herzig , A. (2005) Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See. *Parasitology* 130(2): 185–194.
- Shim, K.C., Koprivnikar, J.& Forbes, M.R (2013) Variable effects of increased temperature on a trematode parasite and its intertidal hosts *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 439:61–68)
- Singh, K. & Mishra, A. (2013) A comparative study on seasonal distribution of the helminth parasites communities of some catfishes. *International Journal of Pharma and Bio Sciences* 4(3): 19-30.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd Edition, W.H. Freeman (Edit) New York, 887 pp.
- Soto. Version. 4.2.1. online State of the Ocean – NASA, data. <https://podaac-tools.jpl.nasa.gov/soto/>
- SPSS Statistics for Windows, Version 25.0 (2017) Armonk, NY: IBM Corp.
- Thieltges, D.W., Amundsen, P.A., Hechinger, R.F., Johnson, P.T.J., Lafferty, K.D., Mouritsen, K.N., Preston, D.L., Reise, K., Zander, C.D. & Poulin, R. (2013) Parasites as prey in aquatic food webs: implications for predator infection and parasite transmission. *Oikos* 122(10): 1473-1482.
- Thieltges, D.W., Jensen, K. T. & Poulin, R. (2008) The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. *Parasitology*, 135(4): 407-426.
- Thompson, R.M., Mouritsen, K.M & Poulin, R.(2005) Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *Journal of Animal Ecology*, 74(1):77-85.

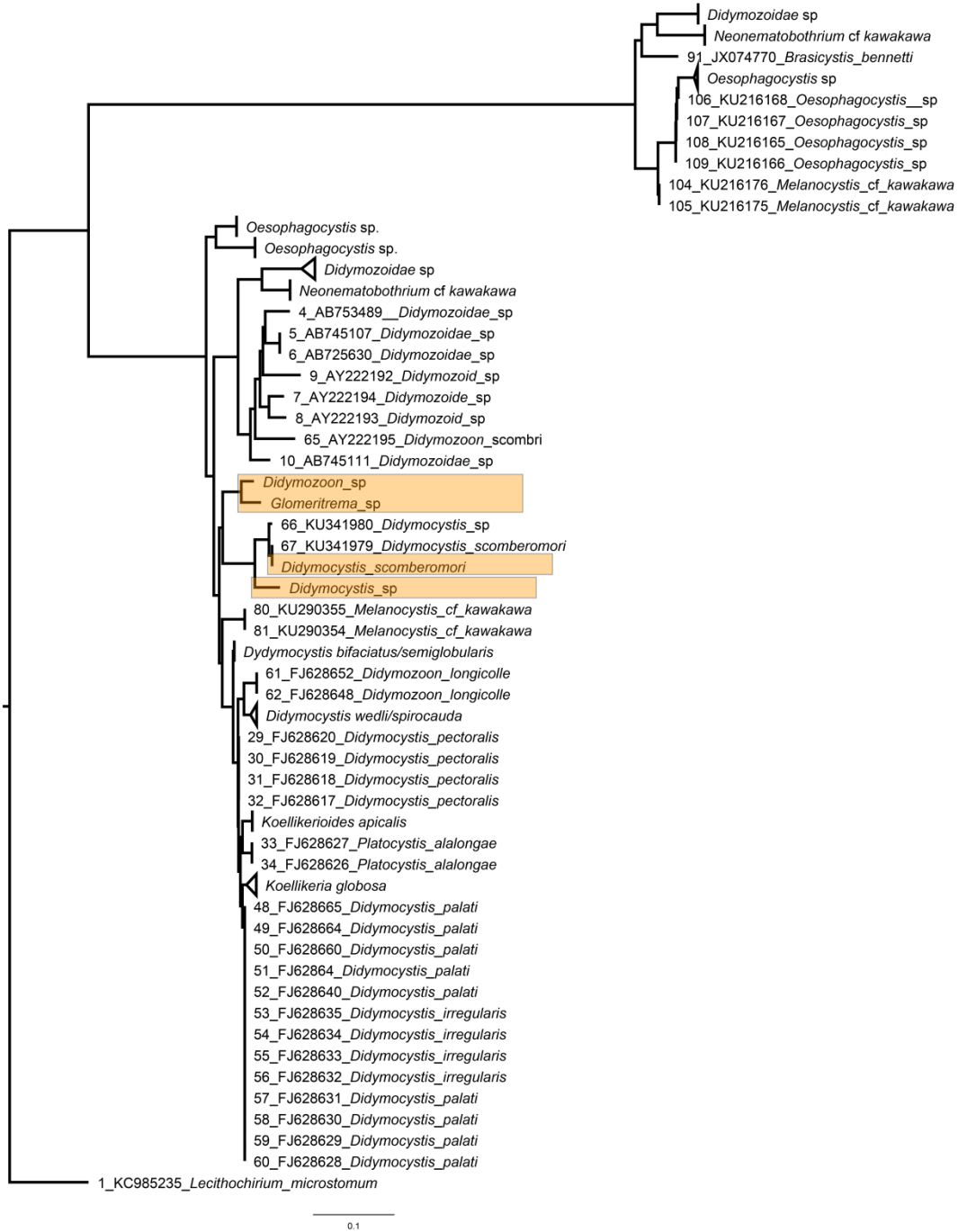
- Valdéz-Holguín, J.E., Lara-Lara, J.R. (1990) Primary Productivity in the Gulf of California effects of El Niño 1982-1983 event. *Ciencias Marinas*, 13(2): 34-50.
- Vega, Ángel J., Quezada, G.F. & Robles, P., Y.A. (2013) Aspectos biológicos y pesqueros de *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) en el Golfo de Montijo, Pacífico de Panamá. *Tecnociencia*, 15(2): 53- 70.
- Vega, C., Olabarria, C. & Carballo, J.L. (2008) Variación espacio-temporal de moluscos y macroalgas en sustratos rocosos intermareales en la bahía de Mazatlán. *Ciencia y Mar*, XI (34): 3-16.
- Vidal-Martínez, V.M., Kennedy, C.R., Aguirre-Macedo, M.L. (1998) The structuring process of the macroparasite community of an experimental population of *Cichlasoma urophthalmus* through time. *Journal of Helminthology* 72(3): 199-207.
- Vidal-Martínez, V.M., Pech, D., Bernd S., Purucker, T. & Poulin, R. (2010) Can parasites really reveal environmental impact?. *Trends in Parasitology*, 26(1): 44-51.
- Vikas, M. & Dwarakish, G. S (2015) El Niño: A Review. *International Journal of Earth Sciences and Engineering*, 8(2): 130-137 pp
- Villalba-Vasquez, P.J., Violante-González, J., Monks, S., Marino-Romero, J.U., García-Ibáñez, S., Rojas-Herrera, A.A., Flores-Garza, R., Rosas-Guerrero, V. (2018) Temporal and spatial variations in the metazoan parasite communities of Panama spadefish, *Parapsettus panamensis* (Pisces: Ehippididae), from the Pacific coast of Mexico. *Invertebrate Biology*, 137: 339-354.
- Villaseñor-Aguirre, H., Morales-Bojorquez, E., Morán-Angulo, R.E., Madrid-Vera, J. & Valdez-Pineda M.C. (2006) Biological indicators for the Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 32(3): 471–484.
- Violante-González, J., Aguirre-Macedo, M.L. & Vidal-Martínez, V.M. (2008) Temporal Variation in the Helminth Parasite Communities of the Pacific Fat Sleeper, *Dormitator latifrons*, from Tres Palos Lagoon, Guerrero, México. *The Journal of Parasitology*, 94(2): 326-334.
- Violante-González, J., Gallegos-Navarro, Y., Monks, S., García Ibanez, S. (2016) Parasites of the green jack *Caranx caballus* (Pisces: Carangidae) in three locations from Pacific coasts of Mexico, and their utility as biological tags. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(3): 1870-3453.
- Warwick, R.M. & Clarke, K.R (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129:301-305.

- Yamaguti, S. (1971) Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates, Vol 1. Keigaku Publishing Co. Tokyo, New York, 1074 pp.
- Yamaguti, S. (1961) The Nematode of Vertebrates. Interscience Publishers, New York, 679 pp
- Yamaguti, S. (1975) A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates : with special reference to the morphology of their larval forms. Keigaku Publishing Co. Tokio, Japon, 219 pp.
- Young, R.E. & Maccoll, A.D.C. (2016) Spatial and temporal variation in macroparasite communities of three-spined stickleback. *Parasitology*. 144(4):1-14.
- Zhokhov, A.E. (2003) Seasonal Dynamics of the Structure of Intestinal Helminth Community in Ide (*Leuciscus idus* L.) from the Rybinsk Reservoir. *Russian Journal of Ecology*, 34(6):413-417.

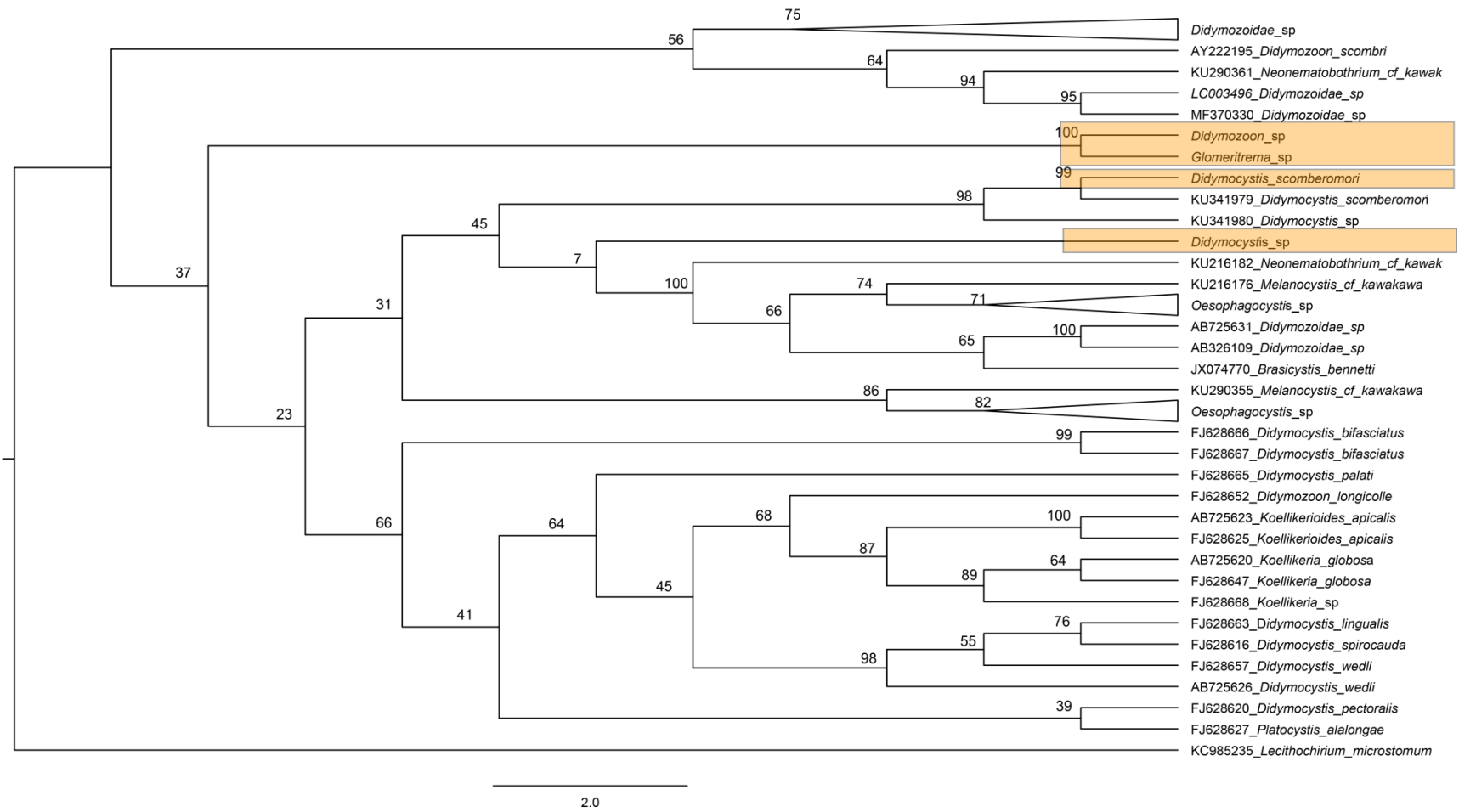
APENDICE



Apéndice 1. Fotografía tomadas de la página State Ocean <https://podaac-tools.jpl.nasa.gov> . Soto. Versión. 4.2.1 **a.** Temperatura Superficial Marina (TSM), **b.** Clorofila tipo a, de las cuatro temporadas de secas muestreadas.



Apéndice 2. Arbol de Neighbor-Joining (NJ) de la familia Didymozoidae (sombreados los ejemplares secuenciados de este estudio)



Apéndice 3. Arbol Máxima Verosimilitud (MV) de la familia Didymozoidae (sombreados los ejemplares secuenciados de este estudio)

Clase	Especie	2015	2015-2016	2016-2017	2017-2018
MONOGENEA	<i>Thoracocotyle crocea</i>	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Mexicotyle mexicana</i>	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
DIGENEA	<i>Didymocystis scomberi</i>	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Didymocystis</i> sp.	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Didymocylindrus</i> sp	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Didymozon</i> sp.	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Glomeritrema</i> sp.	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
	<i>Anacetabulum</i> sp.	Agregada	Azar	Agregada	Agregada
	<i>Prosorhynchoides</i> sp.	Azar	-	-	-
	<i>Hysterothylacium</i> sp.	Azar	Azar	-	-
NEMATODA	<i>Anisakis</i> sp.	-	Azar	-	-
	<i>Pseudoterranova</i> sp.	-	-	-	Agregada
	Philometrinae gen. sp.	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada

Apéndice 4. Tipo de distribución de las especies de helminto coléctadas en *Scomberomorus sierra* de Mazatlán, de acuerdo con los coeficientes de distribución (CD) y de agregación (k).