



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**Factores limnológicos locales y comunidades de helmintos de
Astyanax aeneus (Osteichthyes: Characidae) en la cuenca media del
río Grijalva**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
**MAESTRA EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)**

PRESENTA:

Ivonne López del Monte

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Guillermo Salgado Maldonado
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Celia Bulit Gamez
Departamento El Hombre y su Ambiente, UAM-X

Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM

CD. MX., ABRIL, 2021



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.



**Factores limnológicos locales y comunidades de helmintos de
Astyanax aeneus (Osteichthyes: Characidae) en la cuenca media del
río Grijalva**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
**MAESTRA EN CIENCIAS
LIMNOLOGÍA**

PRESENTA:

Ivonne López del Monte

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Guillermo Salgado Maldonado
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Celia Bulit Gamez
Departamento El Hombre y su Ambiente, UAM-X

Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, CD. MX., ABRIL, 2021

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por permitirme ser parte de esta gran institución.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por darme la oportunidad de continuar con mi formación académica en el programa de Maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por otorgarme la beca de estudios de Maestría en el Programa de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Este trabajo de tesis fue financiado por PAPIIT de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM, con el proyecto IN200820: “Interacción, agregación y saturación en la estructura de comunidades de helmintos de peces dulceacuícolas”. Y por el CONACyT con el proyecto A1-S-19959: “Influencia de procesos locales y regionales en la estructura de las comunidades de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas”. Ambos proyectos aprobados al Dr. Guillermo Salgado Maldonado.

A mi tutor principal, el Dr. Guillermo Salgado Maldonado, por aceptarme en su laboratorio. Cuando llegué pensé que solo estaría el tiempo que durara mi servicio social. Pero no fue así, me impulso a seguir con mi formación académica y continuar aprendiendo de su mano. Lo he llegado a considerar como un ejemplo académico y de vida. Gracias por todo el tiempo que me ha dado, para revisiones del trabajo, las presentaciones a mis sinodales, por sus consejos. Y, sobre todo, sin tener necesidad, siempre ha tenido el tiempo para estar pendiente de mí y mi familia. Gracias por sus regaños cuando me los merecía y también por sus reconocimientos. Gracias por siempre impulsarme, para aprender nuevas cosas. Por último, cuando me dice: "te me vas", y me dé un poco de miedo, sé que es por mi bien. Y porque, le gusta que sus alumnos, tengan grandes logros. GRACIAS (Nunca olvide ponerse suéter).

A mi Comité Tutoral y Jurado de Examen de Grado, la Dra. Celia Bulit Gamez, el Dr. Fernando Álvarez Noguera, el Dr. Oscar Rico Chávez y el Dr. Alfonso Lugo Vázquez, por siempre darme parte de su tiempo, comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo. Siempre han tenido la disponibilidad para ayudarme y poder cumplir con todos los requerimientos del posgrado.

Al Instituto de Biología de la UNAM, a la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) y al Instituto de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México (EPOMEX) de la Universidad Autónoma de Campeche, por brindar todas las facilidades para que se llevará a cabo este trabajo de investigación.

A los ictiólogos, Dr. Ernesto Velázquez Velázquez, el Dr. Wilfredo Matamoros y el M. en C. Manuel Anzueto Calvo de la UNICACH, por toda su ayuda y esfuerzo que pusieron en el trabajo de campo al recolectar los peces.

A los helmintólogos, Dr. Juan Manuel Caspeta Mandujano de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) y el Dr. Jesús Montoya Mendoza del Instituto Tecnológico de Boca del Río, por su ayuda en el trabajo de campo, para disectar a los peces recolectados e identificación de los nemátodos por parte del Dr. Caspeta.

Al helmintólogo, Dr. Edgar Mendoza Franco de la Universidad Autónoma de Campeche, por ayudarme con la identificación de monogéneos. Dándome las bases necesarias, para su identificación, desde la tinción de los ejemplares y el reconocimiento de las estructuras específicas de cada especie.

Al Dr. Oscar Rico Chávez, por siempre tener la disponibilidad y por ayudar a mejorar este trabajo. Especialmente por su contribución en el análisis de metacomunidades.

A la Biól. Vianey Rodríguez Alvarado y el Biól. Manuel Matus, por toda su ayuda en campo. Específicamente a la Biól. Vianey por ayudarme en el trabajo de laboratorio y en la creación de la base de datos. Y principalmente por brindarme su amistad que es muy importante.

A las diferentes áreas administrativas del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. A las coordinadoras Dra. Cecilia Venegas Pérez y a la Dra. Claudia Ponce de León Hill. Al personal administrativo, M. en C. Diana Juárez Bustos, Biól. Yazmín Valenzuela Velázquez, Guadalupe Godoy Medina y Gabriela Almaraz Mejía, que siempre han tenido la disponibilidad de ayudarme a aclarar todas mis dudas.

Dedicatoria

A mis padres, Lilia del Monte Cadena y Rodolfo López Altamirano, que siempre me han dado su apoyo incondicional, comprensión, paciencia, amor. A ustedes le debo todo lo que soy hasta este momento, por enseñarme valores que me han ayudado a lograr mis propósitos. Desde que nací siempre han trabajado muy duro buscando que tenga lo mejor, aún sin merecerlo. Especialmente a mi mamá (y su palito de bandera) que sin ella no hubiera llegado hasta aquí. Siempre ha sido un ejemplo que seguir, enseñándome que uno puede salir adelante por sus propios méritos, sin la necesidad de pasar por la gente. Por siempre levantarse muy temprano y estar al pendiente de que no me faltará nada para irme a la escuela, aún hasta esta etapa de mi vida siempre ha estado al pendiente. No tendré con que pagarles todo lo que han hecho, hacen y seguramente harán por mí. GRACIAS.

A mi hermana, Adriana Elizabeth López del Monte, por estar a mi lado, en los momentos de felicidad y tristeza. Por darme ánimo, ayudarme cuando ya no podía más y confiar en mis capacidades.

A mi familia, especialmente a los Del Monte, a mis tíos, primos y primos-sobrinos, por siempre estar al pendiente de mí. Por el apoyo incondicional y por siempre impulsarme a ser mejor.

Especialmente a todos los que no pudieron presenciar y compartir este logro, que por algún motivo tuvieron que partir antes de tiempo.

¡Gracias!

Contenido

Índice de figuras	1
Índice de tablas	5
Introducción	10
Hipótesis.....	17
Objetivos.....	18
Objetivo general	18
Objetivos particulares.....	18
Materiales y métodos generales.....	20
Capítulo I. Inventario helmintológico.....	25
Introducción	26
Objetivo	44
Materiales y métodos	45
Resultados.....	46
Inventario helmintológico.....	46
Discusión	49
Capítulo II. Caracterización de las poblaciones de parásitos	56
Introducción	57
Objetivos.....	58
Materiales y métodos	59
Resultados.....	60
Descripción de las infecciones	60
Análisis de la talla de los hospederos examinados y su relación con las infecciones	64
Discusión	70
Capítulo III. Descripción de comunidades	73

Introducción	74
Objetivo	76
Materiales y métodos	77
Resultados.....	83
Riqueza de los componentes de comunidad.....	83
Descripción de los componentes de comunidad de helmintos.....	85
Descripción de las infracomunidades.....	89
Discusión	93
Capítulo IV. Estructura de los elementos de la metacomunidad de helmintos parásitos de <i>Astyanax aeneus</i>	95
Introducción.....	96
Objetivos.....	100
Materiales y métodos	101
Resultados.....	105
Análisis de la estructura de la metacomunidad a nivel componente de comunidad .	105
Partición de la varianza a nivel componente de comunidad.....	108
Análisis de la estructura de la metacomunidad a nivel infracomunidad	109
Partición de la varianza a nivel infracomunidad	112
Discusión	114
Discusión general	118
Literatura citada.....	126
Apéndice I: Localidades	148
Apéndice II: Biología del hospedero	165
Apéndice III: Procedimiento de elaboración de preparaciones permanentes totales ..	169
Apéndice IV: Base de datos	172

Apéndice V: Taxonomía 183

Apéndice VI: Ciclos de vida 214

Índice de figuras

Figura 1. Localidades de muestreo en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. 1. Puente La Luz, 2. Ojo de Agua, 3. San Francisco, 4. Río Francés.

Figura 2. Trabajo de campo en la cuenca del río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez. A: Toma de los parámetros fisicoquímicos, B-C: representación de la toma de las características de la estructura del hábitat (B: registro de la transparencia del agua y profundidad, C: registro de la velocidad del agua), D: recolecta de los peces, E: representación del depósito de los peces recolectados en cubetas de plástico con bombas de aireación.

Figura 3. Examen helmintológico de los peces recolectados en la cuenca media del río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez. A: registro de datos morfométricos de los peces, B: registro del peso de los peces, C-D: examen de estructuras externas de los peces (C: revisión de la boca, D: revisión de las branquias), E: examen de las estructuras internas de los peces (por ejemplo, intestino y vesícula biliar), F: representación del vial en el cual se colocan los helmintos recolectados y la etiqueta con datos de campo.

Figura 4. Variación de talla de los ejemplares *A. aeneus* recolectados en cuatro localidades del río Grijalva, Chiapas.

Figura 5. Histogramas de distribución de frecuencias de las tallas de peces recolectados en cuatro localidades, a) Puente La Luz, b) Ojo de Agua, c) San Francisco y d) Río Francés muestreadas en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Figura 6. Curvas de acumulación de especies de helmintos recolectados en: a) Puente La Luz, b) Ojo de Agua, c) San Francisco y d) Río Francés.

Figura 7. Curvas de rango-abundancia de los taxa de helmintos parásitos de *A. aeneus* recolectados en cuatro localidades en el río Grijalva, Chiapas. La gráfica representa la proporción del número de helmintos de cada especie respecto del total de helmintos recolectados en cada componente de comunidad (P_i); los marcadores se ordenan por secuencia de este valor en cada localidad; identificando únicamente la especie con el mayor P_i , es decir, la especie más dominante en cada componente de comunidad.

Figura 8. Índice de similitud de Jaccard de las comunidades componentes de helmintos de *A. aeneus*.

Figura 9. Análisis NMDS de la abundancia de los taxa de helmintos e infracomunidades. Mediante la distancia de Bray-Curtis (2D). Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Figura 10. Representación de la aproximación jerárquica basada en el análisis de los elementos estructurales de la metacomunidades. Se ejemplifican las combinaciones de los resultados consistentes con las seis estructuras ideales, tres patrones de pérdida de especies y seis cuasi estructuras. En los cuadros con números, las columnas representan especies y las filas los sitios. NS = valores no significativos, el signo + = significativamente positivo y el signo - = significativamente negativo ($p < 0.05$). (Modificado de Rico-Chávez 2015 y Jiménez et al. 2020).

Figura 11. Estructura de la metacomunidad de los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* muestreados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Se reconoce una distribución uniforme en el primer eje y una distribución Cuasi-Gleasoniana en el segundo eje de correspondencia a nivel componente de comunidad, ordenados por promedio recíprocos (Leibold y Mikkelsen 2002). Los acrónimos utilizados son los

siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Figura 12. Estructura de la metacomunidad de los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* muestreados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Se reconoce una distribución Cuasi-Gleasoniana en ambos ejes de correspondencia a nivel infracomunidad, ordenados por promedio recíprocos (Leibold y Mikkelsen 2002). Los acrónimos utilizados son los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Figura 13. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece las cuatro localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva.

Figura 14. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Puente La Luz.

Figura 15. Localidad Puente La Luz. A: Representación del ancho del río. B: Tipo de sustrato (cantos rodados). C: Representación de la velocidad de la corriente.

Figura 16. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Ojo de Agua.

Figura 17. Localidad Ojo de Agua. A: Representación del ancho del río. B: Erosión. C: Tipo de vegetación y cobertura vegetal.

Figura 18. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad San Francisco.

Figura 19. Localidad San Francisco. A: Representación del ancho del río. B: Sustrato (bloques). D: Erosión.

Figura 20. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Río Francés.

Figura 21. Localidad Río Francés. A: Representación del ancho del río. B: Sustrato (bloques). C: Dosel.

Figura 22. *Astyanax aeneus* (Tomado de Smithsonian 2008).

Figura 23. Distribución en México y general (recuadro) de *Astyanax aeneus*.

Figura 24. Fotografía de *Clinostomum* sp.: VO - ventosa oral, AC - acetábulo, CI - ciegos intestinales, OV - ovario, TA - testículo anterior, TP – testículo posterior.

Figura 25. Fotografía de *Diplostomum* sp.1: VO - ventosa oral, FA - faringe, CI – ciegos intestinales, AC - acetábulo, ÓT – órgano tribocítico, GP – glándulas proteolíticas.

Figura 26. Fotografía de *Diplostomum* sp.2: VO - ventosa oral, FA - faringe, CI – ciegos intestinales, AC - acetábulo, ÓT – órgano tribocítico, GP – glándulas proteolíticas, ÓR – primordios de órganos reproductores.

Figura 27. Modelo del ciclo de vida de monogéneos (Modificado de Rosado-Tun y Mendoza-Franco 2016).

Figura 28. Modelo del ciclo de vida de tremátodos (Modificado de Ramírez-Bautista y Pineda-Flores 2018).

Figura 29. Modelo del ciclo de vida de nemátodos (Modificado de Guerrero et al. 1998).

Índice de tablas

Tabla 1. Distribución de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus*. Entre paréntesis se presenta la cuenca a la que pertenece el río o el estado. USU – Río Usumacinta, BAL – Río Balsas, PAP – Río Papaloapan, Río Coatzacoalcos, Río Ayuquila-Armería en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (MAN), Nuevo León (NL), Río Champotón (CHA), Río Grijalva (GRI), Río Tonalá (TON), Provincia de Guanacaste, Costa Rica (PRG).

Tabla 2. Registro de helmintos parásitos en la familia Characidae en México, Centro América y América del Sur. En México se presenta el estado o la cuenca en donde se ha hecho el registro, se emplearon los siguientes acrónimos: YUC – Yucatán, TAB, Tabasco, PAP – Papaloapan, BAL – Balsas, PAN – Pánuco, USU – Usumacinta, TAM – Tamaulipas, NL – Nuevo León, CHI – Chiapas. Para Centro América y América del Sur se presenta el país donde se ha hecho el registro: COR – Costa Rica, NIC – Nicaragua, BRA – Brasil, ARG – Argentina.

Tabla 3. Inventario de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* recolectados en cuatro localidades, Puente La Luz (PL), Ojo de Agua (OA), San Francisco (SF) y Río Francés (RF) muestreadas en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Tabla 4. Tipo de ciclo de vida al que pertenecen los taxa de helmintos parásitos de *A. aeneus* y forma de infección.

Tabla 5. Distribución geográfica en México de los 11 taxa de helmintos registrados en este trabajo en *A. aeneus* de la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Tabla 6. Descripción de las poblaciones de helmintos parásitos de *A. aeneus*. En el encabezado de la tabla se muestra el número de hospederos examinados (n), el mínimo y máximo de la talla de los hospederos en mm y entre paréntesis su promedio y

desviación estándar. Los datos de la tabla son prevalencia en porcentaje (intervalos de confianza al 95 %), intensidad promedio (entre paréntesis \pm SD) y abundancia \pm SD entre corchetes los intervalos de confianza al 95%.

Tabla 7. Valores de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon realizada a la talla de los hospederos recolectados en cuatro localidades del río Grijalva, Chiapas.

Tabla 8. Valores del coeficiente de correlación de Pearson, entre la talla de los 98 *Astyanax aeneus* examinados de todas las localidades y la abundancia de los taxa de helmintos. * representa valores significativos ($p < 0.05$).

Tabla 9. Riqueza de especies registradas y estimadas por el modelo de Clench. **N** = Número de hospederos examinados, **S_o** = Riqueza observada, **a** = ordenada al origen, la intercepción de Y, representa la tasa de incremento del número de especies al inicio de la colecta, **b** = pendiente de la curva, **S_E a/b** = riqueza estimada (Clench), **R²** = Correlación entre el modelo de Clench y los datos, **P** = pendiente del último punto de la curva, **% sp. (Clench)** = proporción de helmintos registrados, **Bootstrap** = estimador de riqueza no paramétrico.

Tabla 10. Descriptores de la estructura del componente de comunidad de helmintos de *A. aeneus*.

Tabla 11. Descriptores de la estructura de las infracomunidades de helmintos de *Astyanax aeneus*. Los valores presentados son el promedio de los descriptores calculados en cada infracomunidad \pm SD, entre paréntesis el mínimo y máximo de cada descriptor.

Tabla 12. Resultados de los análisis de coherencia, recambio de especies y agrupación de límites para las comunidades de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* a nivel componente de comunidad. Los análisis se realizaron por separado para los ejes de correspondencia uno y dos. Los resultados significativos ($P \leq 0.05$) están en negritas.

Abs = número de ausencias incrustadas, **Prom** = promedio del modelo nulo, **Rep**= número de reemplazos, **I.M.** = índice de Morisita, **V** = Varianza, **E.M.** = estructura metacomunitaria.

Tabla 13. Análisis de partición de la varianza a nivel componente de comunidad (matriz de presencia-ausencia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Tabla14. Análisis de partición de la varianza a nivel componente de comunidad (matriz de abundancia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Tabla 15. Resultados de los análisis de coherencia, recambio de especies y agrupación de límites para las comunidades de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* a nivel infracomunidad. Los análisis se realizaron por separado para los ejes de correspondencia uno y dos. Los resultados significativos ($P \leq 0.05$) están en negritas.

Abs = número de ausencias incrustadas, **Prom** = promedio del modelo nulo, **Rep**= número de reemplazos, **I.M.** = índice de Morisita, **V** = Varianza, **E.M.** = estructura metacomunitaria.

Tabla 16. Análisis de partición de la varianza a nivel infracomunidad para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Tabla 17. Análisis de partición de la varianza a nivel infracomunidad (matriz de abundancia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Tabla 18. Características fisicoquímicas de la localidad Puente La Luz.

Tabla 19. Características fisicoquímicas de la localidad Ojo de Agua.

Tabla 20. Características fisicoquímicas de la localidad San Francisco.

Tabla 21. Características fisicoquímicas de la localidad Río Francés.

Tabla 22. Descripción de la información que contiene cada hoja de Excel de la base de datos.

Tabla 23. Unidades de las variables que se registraron en campo.

Tabla 24. Datos registrados a nivel infracomunidad de las poblaciones de helmintos de *A. aeneus* recolectados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contracaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Tabla 25. Datos registrados a nivel componente de comunidad de los helmintos de *A. aeneus* recolectados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contracaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Tabla 26. Datos de la estructura del hábitat de las cuatro localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva.

Tabla 27. Geolocalización de las localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva, fecha de colecta de los hospederos, fecha de examen helmintológico.

Tabla 28. Datos morfométricos (mm) de *Prosthenthystera obesa*.

Tabla 29. Comparación morfométrica de *Prosthenthystera obesa* del presente estudio con otros autores.

Tabla 30. Datos morfométricos (mm) de *Clinostomum* sp.

Tabla 31. Comparación de la morfometría de *Clinostomum* sp. del presente estudio con otros autores.

Tabla 32. Datos morfométricos (mm) de *Diplostomum* sp. 1.

Tabla 33. Datos morfométricos (mm) de *Diplostomum* sp. 2.

Tabla 34. Comparación de la morfometría de *Diplostomum* sp. 1 y 2 del presente estudio con otros autores.

Introducción

El enfoque principal de la ecología de parásitos es buscar patrones en las comunidades, en el espacio y en el tiempo, con la finalidad de comprender los procesos que estructuran sus comunidades (Poulin 2007; Kennedy 2009). Además, uno de los mayores intereses de la ecología es comprender cómo los factores ambientales y la heterogeneidad del paisaje pueden contribuir en la distribución de especies y en la estructuración de las comunidades locales considerando diferentes escalas espaciales (Peres-Neto y Legendre 2010). En los últimos años se ha tenido un considerable avance en la comprensión e identificación de procesos que influyen en la estructuración de las comunidades de helmintos (Blasco-Costa et al. 2012; Roij y MacColl 2012; Fernández et al. 2015a). Sin embargo, han sido pocos los trabajos que contemplan los factores ambientales como fuerzas estructuradoras de las comunidades de helmintos (Goater et al. 2005; Dávidová et al. 2011; Chapman et al. 2015).

Los sistemas parasitarios constituyen una herramienta poderosa para explorar las preguntas generales de la ecología. Entre éstos, los sistemas parasitarios de los peces brindan las mejores oportunidades de estudio, porque muchas especies son abundantes y permiten obtener muestras de tamaño apropiado para los análisis (Kennedy 2009). Además, los hospederos representan desde el punto de vista de las comunidades de parásitos una réplica jerárquicamente estructurada de un hábitat fragmentado. Dentro de una población, cada pez constituye un parche y una isla habitable para los parásitos (Morand et al. 1999). Una de las teorías que ha servido para generar predicciones sobre los factores que pueden promover la diversificación de los ensamblajes parasitarios es la Teoría de Biogeografía de Islas en la cual, se sostiene que las características del hospedero, como el tamaño y distribución geográfica, promueve altas tasas de especiación o colonización de nuevas especies y estarían asociadas con una alta diversidad de parásitos (MacArthur y Wilson 1967; Kuris et al. 1980). Lo anterior permite ver que los sistemas parásito-hospedero constituyen herramientas poderosas para explorar preguntas generales.

Por lo tanto, el presente trabajo aborda la influencia que tienen los factores ambientales locales sobre la estructuración de las comunidades de helmintos parásitos. Para ayudar en el conocimiento de uno de los mayores intereses de la ecología que ha sido mencionado anteriormente, usando sistemas parásito hospedero como modelo de estudio. Tomando a estos sistemas como modelo nos planteamos la siguiente pregunta: ¿Qué factores limnológicos locales influyen en la estructuración de las comunidades de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas a lo largo de la distribución de las poblaciones de los hospederos en un río? Para explorar esta pregunta se tomó como modelo de trabajo las poblaciones del pez dulceacuícola *Astyanax aeneus* (Günther 1860) en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Se escogió a esta especie de pez porque el conocimiento de los helmintos que parasitan a este hospedero es muy amplio por lo que se cuenta con las bases taxonómicas adecuadas para conocer la composición de sus comunidades de parásitos (Salgado-Maldonado et al. 2006, 2014, 2019, 2020); además las poblaciones de *A. aeneus* son generalmente abundantes permitiendo recolectar tamaños de muestra adecuados, y su amplia distribución geográfica permite una cobertura espacial adecuada en el sureste de México (Miller 2009). Adicionalmente, *A. aeneus* ha sido tomado como modelo de estudio en el grupo de trabajo del Dr. Guillermo Salgado Maldonado, quien es tutor principal y coordinador de este trabajo de investigación, dando una amplia experiencia en el manejo y conocimiento de la helmintofauna de este pez. La cuenca media del río Grijalva, Chiapas, es una cuenca de alta riqueza de especies de peces continentales (Rodiles-Hernández et al. 2005; Gómez-González et al. 2015; Anzueto-Calvo et al. 2019). Sin embargo, el conocimiento de la fauna de helmintos parásitos de los peces de esta cuenca es casi nula. Por lo anterior, se escogió a *A. aeneus* y la cuenca media del río Grijalva para realizar este proyecto.

A continuación, como parte de los antecedentes de este trabajo se describe en términos generales el conocimiento actual de la fauna helmintológica de *A. aeneus*. Posteriormente se comentan aspectos de la relación entre la talla de los hospederos y el parasitismo y por último se describen en términos generales el conocimiento de las comunidades de helmintos de *A. aeneus*.

Fauna helmintológica de *Astyanax aeneus*

El conocimiento de los helmintos parásitos de peces de agua dulce en México es amplio, y entre los listados helmintológicos se incluye aproximadamente 254 especies en total. Incluyendo 37 adultos y 43 larvas (metacercarias) de digéneos, 54 adultos y 15 larvas (L3) de nemátodos, 62 monogéneos, 15 adultos y 18 larvas (metacestodos) de céstodos y 6 adultos y 4 larvas (cistacantos) de acantocéfalos (Salgado-Maldonado 2006). Una de las familias de peces en México que mejor se conoce su helmintofauna es la familia Characidae a la cual pertenece *A. aeneus*. Salgado-Maldonado (2006) registro 58 especies de helmintos parásitos de cinco especies de carácidos mexicanos en diferentes sistemas hidrológicos de México incluyendo el río Usumacinta, Papaloapan, Coatzacoalcos, Pánuco, entre otros. Mientras que Mora-Bonilla en 2010 contribuyó con el registro de 10 especies más al listado, de tal manera que se reconocen un total de 68 especies de helmintos parásitos de carácidos de México. Incluyendo 33 especies de tremátodos, 16 nemátodos, 9 monogéneos, 9 céstodos y una especie de acantocéfalo. A partir de estos listados helmintológicos se ha hecho la generalización que las comunidades de helmintos en peces de agua dulce se estructuran principalmente por tremátodos y nemátodos; mientras que los monogéneos, céstodos y acantocéfalos se han registrado en menores proporciones (Salgado-Maldonado et al. 2001, 2005, 2014; Salgado-Maldonado 2006).

Específicamente en *A. aeneus* se han registrado aproximadamente 50 especies de helmintos principalmente en México. Incluyendo 26 especies de tremátodos, 14 monogéneos, 6 nemátodos, 4 céstodos y una especie de acantocéfalo (Salgado-Maldonado 2006; Salgado-Maldonado et al. 2014, 2019, 2020; Jiménez-Sánchez et al. 2019). En estudios recientes se ha demostrado que *A. aeneus* alberga una comunidad de monogéneos rica en comparación con otros peces neotropicales que se han estudiados para monogéneos (Salgado-Maldonado et al. 2014, 2019). Este grupo se caracteriza por su alta especificidad por la especie de hospedero y por el sitio de infección o microhábitat (Drago y Nuñez 2017). Mientras que los tremátodos y nemátodos en su mayoría son especies generalistas que se han reportado en varias

familias incluyendo los Cichlidae, Gobiidae, Poeciliidae, entre otras (Salgado-Maldonado 2006).

Talla de los hospedero y parasitosis

La talla del pez ha sido considerada como un predictor importante en las variaciones de la intensidad de infección, riqueza, abundancia, diversidad y composición de la helmintofauna (Iannacone 2005; Flores y George-Nascimento 2009; Iannacone et al. 2012). Por tal motivo en este trabajo se exploró la relación que existe entre la talla de los hospederos recolectados en las localidades muestreadas con la abundancia de los helmintos parásitos recolectados, esperando que sea una variable importante que ayude a comprender las variaciones en la composición de la helmintofauna de *A. aeneus*.

Ya que se ha observado que los hospederos de mayor talla en términos de masa y longitud brindan a los parásitos una mayor amplitud de nichos, como el espacio y el alimento (Poulin y Morand 2004), dando como resultado que los peces más grandes alberguen ensambles de parásitos más ricos (Arneberg 2002; Morand y Harvey 2000; Vitone et al. 2004). Esto se puede asociar a que los peces de mayor tamaño tienen mayores requerimientos energéticos, y por lo tanto tasas alimenticias, así es que la probabilidad de ser colonizados por parásitos, al ingerir una mayor cantidad de presas, potenciales hospederos intermediarios, o al entrar en contacto con larvas parasitarias libres nadadoras durante la búsqueda de alimento facilitaría el encuentro hospedero-parásito, y éste se podría establecer (Combes 1991; Detwiler y Minchella 2009). También los hospederos de más edad y que suelen ser más grandes, están expuestos a los parásitos durante un tiempo más prolongado, lo que aumenta la posibilidad de ser infectado (Sousa 1992).

Comunidades de parásitos de *Astyanax aeneus*

La estructura de las comunidades se define por el número de las especies que la integran, la distribución de sus abundancias y los parámetros de diversidad (Southwood 1978). Estas características pueden estar afectadas por tres aspectos: 1) la geografía o el hábitat, ya que se pueden presentar barreras físicas que conllevan a la ausencia o presencia de los organismos, 2) las interacciones específicas como la competencia entre especies y 3) la interrelación con factores abióticos (Krasnov 2008).

Las comunidades de helmintos parásitos son buenos modelos para el estudio de diferentes patrones de organización a diferentes niveles, dependiendo de la escala elegida para el estudio (Holmes y Price 1986; Bush et al. 1997; Poulin 2005). La escala más pequeña está representada por las infracomunidades formadas por las poblaciones de todas las especies de parásitos en un único hospedero. El estudio de diferentes individuos de una misma población de hospederos proporciona réplicas de infracomunidades. El siguiente nivel está formado por el componente de comunidad que comprende todas las infracomunidades de parásitos en una muestra de hospederos de un determinado lugar y tiempo (Bush et al. 1997). Y los descriptores generales como riqueza de especies, abundancia y diversidad de parásitos pueden calcularse tanto para niveles de infracomunidad y componente de comunidad (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997). El nivel jerárquico de los parásitos está en relación con la magnitud del estudio: las infracomunidades, pueden equipararse con una escala local; mientras que los componentes de comunidad pueden ser equivalentes a una escala regional (Bush et al. 1997; Cone y Marcogliese 2004). Reconocer estas dos escalas de estudio permite identificar los patrones y procesos que influyen sobre la diversidad de especies en cada caso. Considerando lo anterior se realizó el análisis de la estructura de la comunidad de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Como bien se ha mencionado hay un amplio conocimiento de los helmintos que parasitan a *A. aeneus*. Sin embargo, son pocos los trabajos en que se analiza la

estructura de la comunidad de helmintos (Salgado-Maldonado et al. 2014, 2019). En 2014 en el río Lacantún de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, se reportó una riqueza de 24 especies de helmintos destacando por su número los tremátodos, y también se reportó un patrón de alta dominancia (Salgado-Maldonado et al. 2014). Este patrón de alta dominancia es un patrón típico de comunidades de helmintos (Kennedy 1999). Otro patrón que se ha establecido en las comunidades de helmintos es que algunos hospederos tienen muchos parásitos, mientras que otros tienen solo unos pocos (Ives 1991). Dando como resultado una distribución de manera agregada entre hospedadores individuales, independientemente de que provengan de comunidades pobres o ricas (Poulin 1998).

Ahora bien, Salgado-Maldonado et al. (2019) examinaron las comunidades de parásitos de *A. aeneus* en el río Usumacinta, encontraron que las poblaciones distantes entre sí, con una distancia de hasta 60 km a lo largo del río, son poblaciones interconectadas por la dispersión de sus hospederos y parásitos. Es decir, la distribución espacial de las comunidades de parásitos en este sistema evoca a la Teoría de Metacomunidades, donde una metacomunidad son comunidades locales potencialmente vinculadas por interacciones entre especies (Leibold et al. 2014). De forma que incluir el análisis de metacomunidades en este proyecto permitirá abordar directamente la pregunta de investigación, y definir qué variables influyen en la estructuración de las comunidades de helmintos de *A. aeneus*.

El análisis de metacomunidades permite comprender cómo los organismos responden a los cambios ecológicos en diferentes escalas espaciales (Braga et al. 2017); además, el análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad (Leibold y Mikkelsen 2002) proporciona una forma para examinar las estructuras emergentes que resultan de los mecanismos de estructuración de las comunidades (Leibold et al. 2004). Aunque el análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad determina el modelo estructural que mejor se ajusta a una metacomunidad, se requieren análisis adicionales para determinar el gradiente y la naturaleza de ese gradiente, es decir, los factores ambientales asociados con la variación espacial, a lo largo del cual se estructura una metacomunidad, o los probables mecanismos que dan lugar a la estructura metacomunitaria (Presley et al. 2009;

Meynard et al. 2013). Para ello análisis como el de partición de varianza pueden ayudar a determinar las contribuciones relativas de diferentes tipos de características tanto biológicas como ambientales a lo largo de los cuales se estructuran las metacomunidades de helmintos.

Considerando lo anterior para explorar la pregunta de investigación, en esta investigación planteamos la siguiente hipótesis y objetivos.

Hipótesis

Es posible señalar que los factores ambientales o biológicos actúen como fuerzas estructuradoras en las comunidades de helmintos de *A. aeneus* dependiendo de la escala a la que se enfoque la pregunta. Desde el punto de vista regional puede pensarse que un gradiente altitudinal pudiese ser determinante en la estructuración. Sin embargo, al parecer los factores locales han presentado mayor influencia en la explicación de la variabilidad en la estructuración de las comunidades a lo largo de un río. La distribución de los helmintos parásitos está determinada por los rangos geográficos y la relación con factores abióticos. Sin embargo, los factores locales y regionales no son consistentes en el espacio y tiempo en el cuerpo de agua ya que, no es un sistema homogéneo. Además, la proximidad o la distancia entre localidades es el factor más importante que determina la similitud entre las comunidades de parásitos. Por lo tanto, se espera que la variación en la composición de las comunidades de helmintos parásitos se explique principalmente por las variables ambientales locales. Además, por las diferencias ecológicas entre los grupos de parásitos se espera que cada grupo presente respuestas independientes a las condiciones ambientales locales. Por último, se espera que las localidades que estén más próximas entre sí, presenten mayor similitud en su composición de helmintos parásitos en una sola especie de pez.

Objetivos

Objetivo general

Examinar la influencia de los factores limnológicos locales en la estructuración de la fauna de helmintos parásitos de una especie de pez de agua dulce, *Astyanax aeneus*.

Objetivos particulares

- Identificar a los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* en la cuenca media del río Grijalva.
- Caracterizar las poblaciones de helmintos con base en su prevalencia, abundancia e intensidad promedio.
- Analizar la relación entre la talla de los peces examinados con los parámetros de infección.
- Describir la estructura de las comunidades de helmintos a nivel componente de comunidad e infracomunidad.
- Identificar el patrón de distribución de los taxa de helmintos de *Astyanax aeneus* a través del análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad.
- Evaluar la influencia que tienen las variables fisicoquímicas, del hábitat y biológicas sobre la estructuración de las comunidades de helmintos de *Astyanax aeneus*.

De forma tal que para abordar la pregunta de investigación planteada y los objetivos antes mencionados este trabajo se estructura en cuatro capítulos. En el primer capítulo se da cuenta de la fauna de helmintos que parasitan las poblaciones de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva, presentando un inventario helmintológico, con la identificación de cada uno de los helmintos que se registraron parasitando a este pez hasta el nivel más fino posible (especie). Ya que no todos los helmintos se presentaron en todas las localidades ni con las mismas abundancias, en el segundo capítulo se analizaron las características de las poblaciones de helmintos que parasitan a *A. aeneus*, y puesto que uno de los propósitos es comparar la composición de las comunidades de helmintos entre las distintas poblaciones muestreadas, y dado que la talla de los peces es una variable que se ha demostrado tiene influencia en la composición de las comunidades de helmintos, en este capítulo se exploró la relación entre la composición de la helmintofauna con las diferentes clases de tallas de los hospederos recolectados. En el tercer capítulo se analizaron las comunidades de estos helmintos, su composición estructura y diversidad. En capítulo cuatro se da respuesta a la pregunta principal del trabajo de investigación, analizando la estructura de los elementos de la metacomunidad, además de implementar el análisis de partición de varianza para explorar la influencia que tienen las variables ambientales y biológicas en la estructuración de las comunidades de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Materiales y métodos generales

Del 9 al 18 de agosto de 2019 se tomaron muestras de cuatro poblaciones de *Astyanax aeneus* en localidades situadas en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Las cuatro localidades muestreadas se ubicaron en ríos aledaños a Tuxtla Gutiérrez: Nanachare, Santo Domingo y El Achilote (Fig. 1). Estas localidades fueron seleccionadas con base en los datos de la Colección de Peces Dulceacuícolas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), asegurando la posibilidad de obtener individuos suficientes de *A. aeneus* a partir de poblaciones grandes y bien establecidas de la especie.

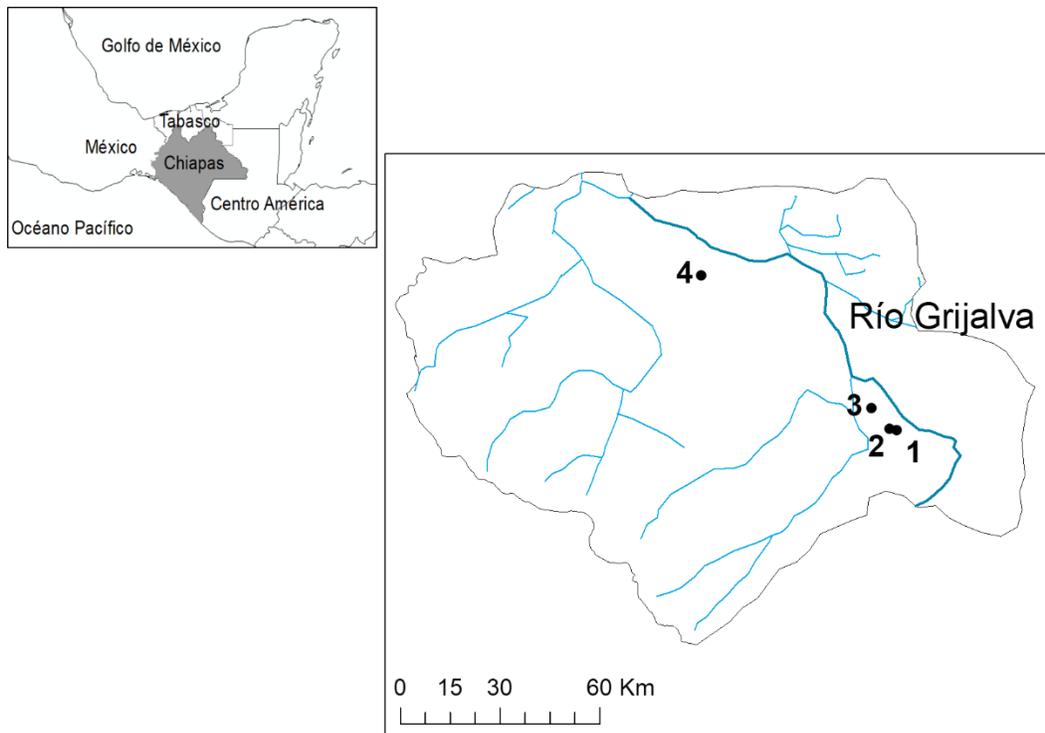


Figura 1. Localidades de muestreo en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. 1. Puente La Luz, 2. Ojo de Agua, 3. San Francisco, 4. Río Francés.

En cada una de las localidades se implementó un transecto de 150 m, en el cual se midieron los parámetros limnológicos, estructura del hábitat y se realizó la captura de los hospederos. Los parámetros limnológicos y de estructura del hábitat fueron medidos en el campo con GPS Garmin eTrex10 y un equipo multiparamétrico HANNA HI 9829, incluyen: coordenadas, altitud sobre el nivel del mar, temperatura del agua, conductividad, porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, pH, ancho del río, profundidad, velocidad del agua, transparencia del agua, corriente, pequeños rápidos, rápidos, remansos, pozas, dosel, estructura de hábitat, vegetación en el agua, erosión del lado derecho, erosión del lado izquierdo, pequeñas partes de árboles, grandes partes de árboles, sustrato. Estos parámetros ambientales fueron seleccionados porque son los que comúnmente toman los ictiólogos para caracterizar el hábitat de las especies de peces (Matamoros, W., Velázquez-Velázquez, E., Anzueto-Calvo, M. UNICACH comunicación personal) y, por lo tanto, pudiesen tener influencia sobre sus parásitos. Alguno de estos parámetros ambientales han sido utilizados para examinar la comunidades de parásitos de peces (Goater et al. 2005; Rodríguez-González y Vidal-Martínez 2008; Blonar et al. 2016). En el apéndice 1 se describen con detalle los procedimientos usados, se describe cada localidad y se documentan sus datos ambientales.

Los peces se capturaron por medio de una red de arrastre. En cada localidad dos personas hicieron arrastres durante 45 minutos. Los peces capturados se colocaron en cubetas de plástico con agua del mismo río y se oxigenaron con bombas de aire portátiles para mantenerlos vivos y así trasladarlos al laboratorio de Ictiología de la UNICACH (Fig.2) para examinarlos para helmintos. En el apéndice 2 se aportan datos sobre la biología del hospedero.

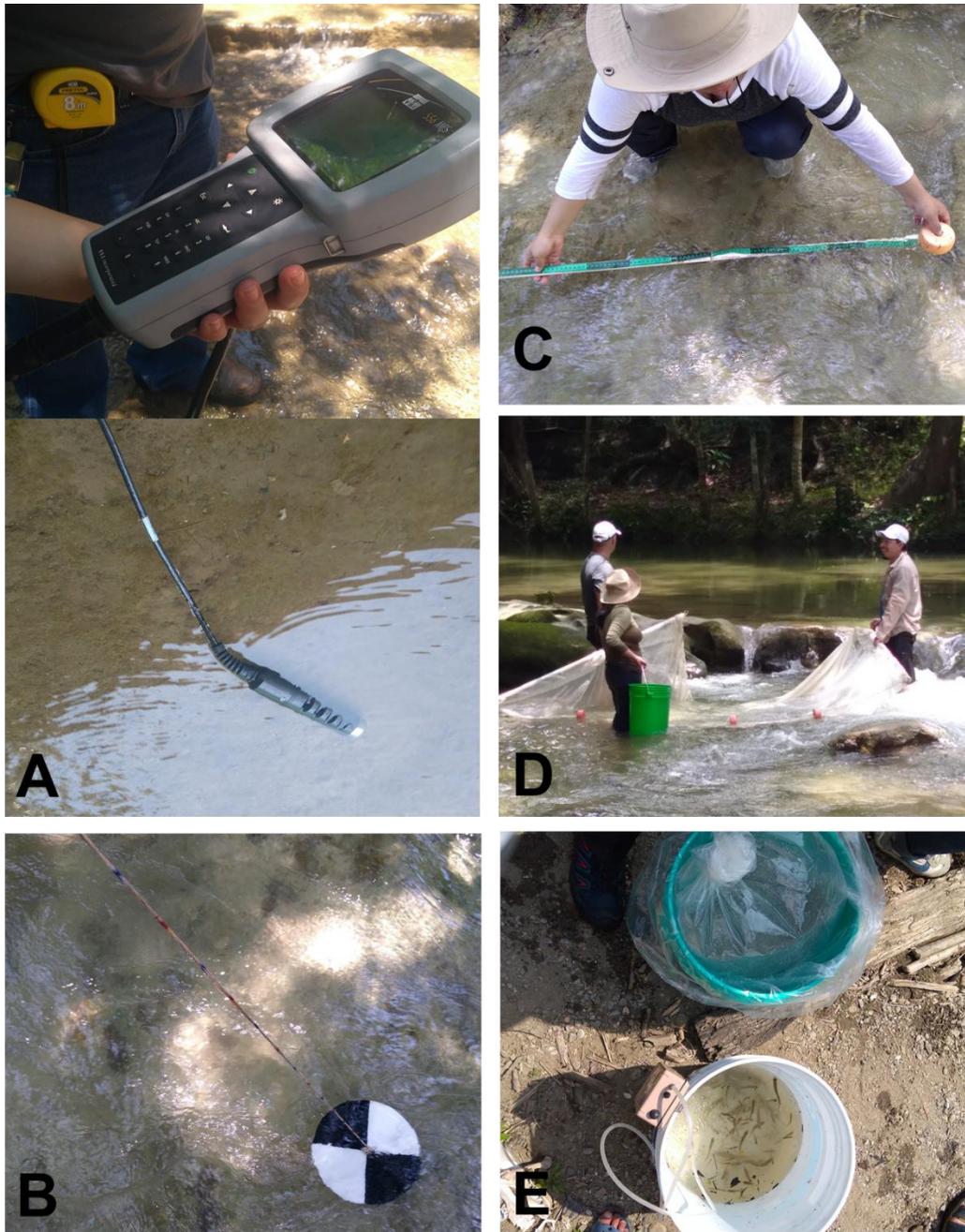


Figura 2. Trabajo de campo en la cuenca del río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez. A: Toma de los parámetros fisicoquímicos, B-C: representación de la toma de las características de la estructura del hábitat (B: registro de la transparencia del agua y profundidad, C: registro de la velocidad del agua), D: recolecta de los peces, E: representación del depósito de los peces recolectados en cubetas de plástico con bombas de aireación.

En laboratorio se realizó la toma de datos morfométricos de cada uno de los hospederos y su examen helmintológico. Para hacer el examen helmintológico, cada hospedero se sacrificó por medio de una punción en el cerebro. Las estructuras externas e internas de cada hospedero se examinaron bajo microscopio estereoscópico. Para el examen externo cada hospedero se colocó en cajas de Petri con agua del medio (río). El examen externo incluyó la revisión de toda la superficie del cuerpo, la piel, las escamas, aletas, boca y orificios. Los opérculos fueron cortados para disectar los arcos branquiales de cada lado. Se revisó cada filamento branquial, con ayuda de agujas de disección finas. Con pinceles finos y agujas de disección se revisaron los orificios del pez, las cavidades nasales, cloaca, el interior de la boca, la cara interna de los opérculos y se retiraron los dos ojos. Con una tijera de punta recta se abrió la cavidad abdominal del pez para hacer el examen interno, este corte se hizo desde el ano hasta la intersección branquial. Se retiró el tracto digestivo, desde la región oral-branquial hasta el recto, se colocó en una caja Petri con solución salina 0.7 %. En la caja se separaron con cuidado los mesenterios, el hígado y los tejidos grasos. El aparato digestivo se desgarró poco a poco con agujas de disección. Se examinó la cavidad general del cuerpo del pez, se retiraron los restos de los mesenterios, las gónadas, la vejiga natatoria y los riñones (Fig. 3).

Los helmintos recolectados en cada hospedero individual fueron contados, se separaron por sitio de infección, colocándolos en cajas de Petri con solución salina 0.7%. Los tremátodos y nemátodos se fijaron con formol caliente al 4%, mientras que los monogéneos se fijaron en las branquias. Algunos ejemplares de cada taxa de parásito se fijaron individualmente en viales eppendorf de 2 ml en alcohol etílico 96% para la verificación de identificación taxonómica por medio de herramientas moleculares. Estos ejemplares de referencia se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos, del Instituto de Biología, UNAM. Nos propusimos la identificación taxonómica precisa, hasta especie cuando fue posible, de cada ejemplar de helminto recolectado, lo cual se hizo por medio del estudio anatómico de ejemplares montados en preparaciones totales permanentes para microscopio, en el caso de los platelmintos; mientras que los nemátodos fueron determinados en preparaciones temporales. Los

procedimientos de elaboración de preparaciones para microscopio y de análisis morfométrico de las especies se detallan en el apéndice 3.

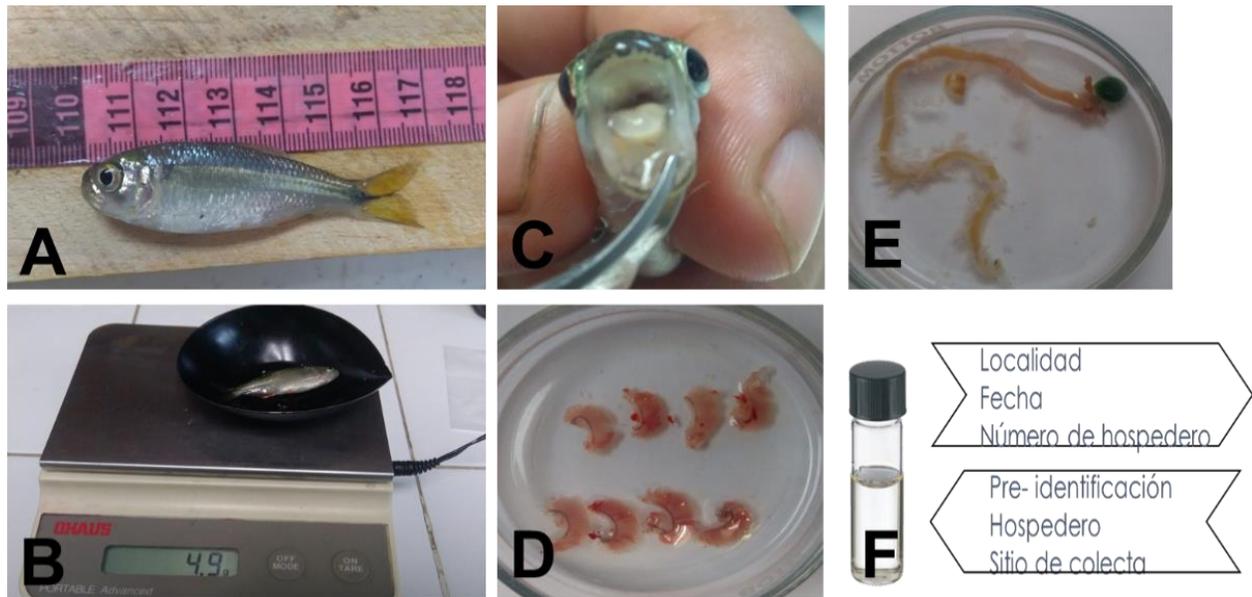


Figura 3. Examen helmintológico de los peces recolectados en la cuenca media del río Grijalva. A: registro de datos morfométricos de los peces, B: registro del peso de los peces, C-D: examen de estructuras externas de los peces (C: revisión de la boca, D: revisión de las branquias), E: examen de las estructuras internas de los peces (por ejemplo, intestino y vesícula biliar), F: representación del vial en el cual se colocan los helmintos recolectados y la etiqueta con datos de campo.

Toda la información de campo y laboratorio generada se capturó en una base de datos, que se describe en el apéndice cuatro.

Capítulo I. Inventario helmintológico

Introducción

Los helmintos parásitos son un componente natural en los ecosistemas y cumplen un papel importante en el mantenimiento de la estructura de las poblaciones y comunidades, tanto de invertebrados como de vertebrados (Marcogliese y Price 1997; Brooks y Hoberg 2000). Reconocer la fauna helmintológica es importante: realizar inventarios sobre la composición de especies de una región, examinar una variedad de sitios la variabilidad en la abundancia de las especies, determinar las funciones que desarrollan y comparar con otras regiones, contribuirá al conocimiento organizado y sistemático de una parte importante de la fauna parasitológica regional. Un inventario es un primer paso esencial para comprender los patrones naturales en la distribución y abundancia de las especies y los procesos que producen esta distribución, de forma que, por ejemplo, puedan tomarse decisiones sobre la conservación de especies, comunidades y ecosistemas (Salgado-Maldonado et al. 2014).

En México las investigaciones parasitológicas de peces de agua dulce han presentado un importante desarrollo, especialmente en las últimas dos décadas (Scholz y Choudhury 2014). Particularmente los helmintos parásitos de varias especies de peces de la familia Characidae ha sido ampliamente estudiada. Salgado-Maldonado (2006) reporta 58 taxa de helmintos parásitos en cinco especies de carácidos mexicanos en diferentes sistemas hidrológicos, como la cuenca del río Papaloapan, Balsas, Pánuco, entre otras. Loya-Cancino (2012) muestreó en 12 cuerpos dulceacuícolas en la región Bravo-Concho, Coahuila, recolectó 93 ejemplares de *Astyanax mexicanus* y registraron 17 taxa de helmintos. De éstos, cinco fueron nuevos registros para el hospedero (*Wallinea chavarriae*, *Uvulifer* sp., *Anacanthocotyle anacanthocotyle*, *Pomphorhynchus* sp., *Eustrongylides* sp.), 2 fueron nuevos registros para la familia Characidae (*Pomphorhynchus* sp., *Eustrongylides* sp.), se registraron 2 taxa neotropicales (*Wallinea chavarriae* y *Procamallanus neocaballeroi*). Aguilar-Aguilar et al. (2014) hicieron un inventario helmintológico en peces de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Específicamente en *A. mexicanus*, reportaron cinco taxa de helmintos, las cuales son: *Centrocestus formosanus*, *Creptotrema aguirrepequeno*, *Characithecium*

costaricensis, *Procamallanus neocaballeroi* y *Spiroxys* sp. Presentando una menor riqueza de helmintos si se compara con cuencas neotropicales.

La amplia dispersión que tiene la familia Characidae en América ha favorecido la distribución de sus parásitos de acuerdo con el concepto de que cada familia de peces dulceacuícolas posee una helmintofauna particular que la parasita y se distribuye preferentemente con esta familia (Salgado-Maldonado et al. 2005; Salgado-Maldonado 2006). Específicamente existe una amplia base taxonómica para el reconocimiento de la fauna de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* en Centro América y especialmente en México. En la tabla 1 se presenta el registro de 50 taxa de helmintos que parasitan a *A. aeneus*. El estudio de la fauna parasitológica que afecta a *A. aeneus* ha sido muy activo, intensificándose desde 1999. Se han desarrollado estudios principalmente en cuencas hidrológicas de los estados de Veracruz y de Chiapas (Salgado-Maldonado et al. 2004, 2005, 2019; Pulido-Flores et al. 2015).

En la tabla 2 se presenta el registro de 78 taxa de helmintos que parasitan a cinco especies de peces de la familia Characidae, en diferentes cuencas hidrológicas de México como: Balsas, Pánuco, Papaloapan y Usumacinta (Salgado-Maldonado 2006; Hernández-Mena et al. 2016); en Centro América en países como Costa Rica y Nicaragua (Aguirre-Macedo et al. 2001; Salgado-Maldonado 2008) y en América del Sur en países como Argentina y Brasil (Paraguassú y Luque, 2007; Acosta et al. 2015; Gallas et al. 2016; Vieira et al. 2017; Ostrowski et al. 2017; Gallas y Utz 2019, Alves-Dias et al. 2020)

Si bien se tiene un amplio conocimiento de la composición de la helmintofauna de *A. aeneus*, poco se conoce sobre la estructuración y dinámica de sus comunidades de parásitos. Por ejemplo, Salgado-Maldonado et al. (2014) realizaron un análisis sobre la composición y estructura de las comunidades de helmintos que parasitan al carácido *A. aeneus* en el río Lacantún de la Biósfera Montes Azules, en la Selva Lacandona, Chiapas. Determinaron una alta riqueza de taxa de helmintos, específicamente del grupo de monogéneos y también una dominancia alta de los ensamblajes por algunas de estas especies de monogéneos. Posteriormente, Salgado-Maldonado et al. (2019) analizaron las comunidades de monogéneos que parasitan a *A. aeneus* a lo largo de 60km en el río Lacantún, que pertenece a la cuenca del río Usumacinta Chiapas,

México. Concluyeron que son comunidades que interactúan, en donde los monogéneos se dispersan de manera eficiente, colonizando parches (hospederos), y compiten con otras especies incluso a densidades bajas.

Con lo anterior en mente y considerando la amplitud de la distribución de *A. aeneus* en México ¿podemos esperar homogeneidad en la composición de sus comunidades de parásitos? ¿Cuáles son las características de la variabilidad en la estructura de las comunidades de parásitos de este pez?

Tabla 1. Distribución de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus*. Entre paréntesis se presenta la cuenca a la que pertenece el río o el estado. USU – Río Usumacinta, BAL – Río Balsas, PAP – Río Papaloapan, Río Coatzacoalcos, Río Ayuquila-Armería en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (MAN), Nuevo León (NL), Río Champotón (CHA), Río Grijalva (GRI), Río Tonalá (TON), Provincia de Guanacaste, Costa Rica (PRG).

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
Monogéneos			
<i>Urocleidoides strombicirrus</i> (Price y Bussing 1967)	Río Cuautla (BAL), Río Ixtapan (BAL), Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos (COA)	Octubre de 2006 a octubre de 2007, febrero a agosto del 2012, febrero a noviembre del 2016, octubre 2010, abril y julio 2011	Múgica-Ruiz y Caspeta-Mandujano (2009), Jiménez-Sánchez et al. (2019), Salgado-Maldonado et al. (2005, 2014, 2019, 2020)
<i>Urocleidoides</i> sp.	Santa María Tecomavaca, Oaxaca (PAP)	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> Kritsky y Fritts 1970	Lago La Escondida (PAP), Río Ixtapan (BAL), Río Lacantún (USU)	Marzo de 1999 y julio de 2002, febrero a agosto del 2012, febrero a noviembre del 2016, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2005, 2014, 2019), Jiménez-Sánchez et al. (2019)
<i>Anacanthocotyle</i> sp.	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012	Salgado-Maldonado et al. (2019)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
<i>Characithecium costaricensis</i> (Price y Bussing 1967) Mendoza-Franco, Reina, Torchin 2009	Río Ixtapan (BAL), Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, febrero a noviembre del 2016, octubre 2010, abril y julio 2011	Jiménez-Sánchez et al. (2019), Salgado-Maldonado et al. (2014, 2019)
<i>Diaphorocleidus kabatai</i> (Molnar, Hanek, Fernando 1974) Jogunoori, Kritsky, Venkatanarasaiah 2004	Río Ixtapan (BAL), Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, febrero a noviembre del 2016, octubre 2010, abril y julio 2011	Jiménez-Sánchez et al. (2019), Salgado-Maldonado et al. (2014, 2019)
<i>Gyrodactylus neotropicalis</i> Kritsky y Fritts 1970	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014, 2019)
<i>Gyrodactylus</i> sp.	Río Grande, Oaxaca (PAP) Río Lacantún (USU)	Marzo de 1999 y julio de 2002, febrero a agosto del 2012	Salgado-Maldonado et al. (2005, 2019)
<i>Cacatuocotyle chajuli</i> Mendoza-Franco, Caspeta- Mandujano, Salgado- Maldonado 2013	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012	Salgado-Maldonado et al. (2019)
<i>Cacatuocotyle exiguum</i> Mendoza-Franco, Caspeta- Mandujano y Salgado- Maldonado 2013	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014, 2019)
<i>Cacatuocotyle</i> sp.	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014, 2019)
<i>Palombitrema</i> <i>heteroancistrum</i> Price y Busing 1968	Río Ixtapan (BAL), Río San Pedro (USU), Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012, febrero a noviembre del 2016, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2005b, 2014, 2019), Jiménez-Sánchez et al. (2019)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
Dactylogyridae gen. sp.	Río Lacantún (USU)	Febrero a agosto del 2012	Salgado-Maldonado et al. (2019)
<i>Jainus</i> sp.	Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014)
Tremátodos			
<i>Magnivitellinum simplex</i> Kloss 1966	Río La Palma (PAP), Río Máquinas (PAP), La Escondida (PAP), Río Ayuquila (MAN), Presa Rodrigo Gómez (NL), Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo de 1999 y julio de 2002, julio de 2000 y febrero 2001, octubre 2010, abril y julio 2011, marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2004b, 2005, 2014, 2020), Jiménez-Guzmán (1973)
<i>Saccocoelioides</i> cf. <i>sogandaresib</i> Lumsden 1961	Puente Valle Nacional (PAP), Río Maquinas (PAP)	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
<i>Uvulifer ambloplitis</i> (Hughes 1927)	Río Grande (PAP), Río Champotón (CHA), Río Coatzacoalcos (COA)	27 de abril del 2007 al 25 de febrero del 2008, marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2005, 2020), Espinal-Carrión y López-López (2010)
<i>Uvulifer</i> sp.	Río Grijalva (GRI), Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2005b, 2014)
<i>Clinostomum complanatum</i> (Rudolphi 1814)	Río Champotón (CHA), Río Cuautla (BAL)	27 de abril del 2007 al 25 de febrero del 2008, octubre de 2006 a octubre de 2007	Espinal-Carrión y López-López (2010), Múgica-Ruiz y Caspeta-Mandujano (2009)
<i>Clinostomum</i> sp.	Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009,	Salgado-Maldonado et al. (2020)
<i>Diplostomum</i> sp. Poirier 1886	Arroyo San Juan Bautista (PAP), Puente Valle Nacional (PAP), Río Ayuquila (MAN)	Marzo de 1999 y julio de 2002, julio 2000 y febrero 2001	Salgado-Maldonado et al. (2004b, 2005)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
<i>Posthodiplostomum mínimum</i> (MacCallum 1921)	Río Grijalva (GRI), Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2005b, 2014)
<i>Ascocotyle (Ascocotyle)</i> <i>tenuicollis</i> Price 1935	Lago La Escondida (PAP), Río San Pedro (US), Lago El Rosario (TON)		Salgado-Maldonado et al. (2005, 2005b)
<i>Rhipidocotyle</i> sp.	Río Máquinas (PAP)	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
<i>Ascocotyle (Ascocotyle)</i> <i>tenuicollis</i> Price 1935	Lago Escondida (PAP),	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
<i>Centrocestus formosanus</i> (Nishigori 1924)	Río Ayuquila (MAN), Lago El Rosario (TON), Río Puyacatengo (GRI), Canal Calipán (PAP), Santa María Tecomavaca (PAP), Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos	Marzo de 1999 y julio de 2002, octubre 2010, abril y julio 2011, marzo a abril 2009,	Salgado-Maldonado et al. (2004, 2005, 2005b, 2014, 2020)
<i>Culuwiya</i> sp.	Río Ayuquila (MAN), Puente Valle Nacional (PAP), Río Máquinas (PAP)	Marzo de 1999 y julio 2002, julio de 2000 y febrero 2001	Salgado-Maldonado et al. (2004b, 2005)
<i>Stunkardiella mínima</i> (Stunkard 1938)	Río Usumacinta (USU)		Salgado-Maldonado et al. (2005b)
<i>Rhipidocotyle</i> sp.	Río Máquinas (PAP)	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
<i>Oligogonotylus manteri</i> Watson 1976	Río Usumacinta (USU)		Salgado-Maldonado et al. (2005b)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
<i>Tabascotrema verai</i> Lamothe-Argumedo y Pineda-López 1989	Río Usumacinta (USU)		Salgado-Maldonado et al. (2005b)
<i>Crocodylicola pseudostoma</i> (Willemoes-Suhm 1870)	Río Usumacinta (USU)		Salgado-Maldonado et al. (2005b)
<i>Auriculostoma astyanace</i> Scholz, Aguirre-Macedo y Choudhury 2004	Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014, 2020)
<i>Wallinia chavarriae</i> Choudhury, Hartvigsen y Brooks 2002	Río Lacantún (USU), Quebrada Limonal (PRG)	Marzo a abril 2009, octubre 2010, abril y julio 2011	Choudhury et al. (2002), Salgado-Maldonado et al. (2014)
<i>Wallinia anindoi</i> Hernández- Mena, Pinacho-Pinacho, García- Varela, Mendoza-Garfías and Pérez Ponce de León, 2019	Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2020)
<i>Genarchella astyanactys</i> Watson, 1976	Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014, 2020)
<i>Phyllodistomum</i> sp.	Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014)
<i>Tylodelphis</i> sp.	Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014)
<i>Apharyngostrigea</i> sp.	Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2020)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
Céstodo			
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014)
<i>Valipora mutabilis</i> Linton, 1927	Río Tonalá (TON)		Salgado-Maldonado et al. (2005b)
Dilepididae gen. sp.	Río Ayuquila (MAN)	Julio 2000 y febrero 2001	Salgado-Maldonado et al. (2004b)
Proteocefalidea gen. sp.	Puente Valle Nacional (PAP)	Marzo de 1999 y julio de 2002	Salgado-Maldonado et al. (2005)
Acantocéfalo			
<i>Polymorphus</i> sp.	Río Champotón (CHA)	27 de abril del 2007 al 25 de febrero del 2008	Espinal-Carrión y López- López (2010)
Nemátodo			
<i>Neocucullanus neocucullanus</i> Travassos, Artigas et Pereira 1928	Río Lacantún (USU)	Octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2014)
<i>Rhabdochona mexicana</i> Caspeta-Mandujano, Moravec & Salgado- Maldonado, 2000	Río Ayuquila (MAN), Puente Valle Nacional (PAP), Río Grande (PAP), Arroyo Santiago Dominquillo (PAP), Arroyo San Juan Bautista (PAP), Lago Escondida (PAP), Río Cuautla (BAL), Río Lacantún (USU)	Marzo de 1999 y julio de 2002, octubre de 2006 a octubre de 2007, octubre 2010, abril y julio 2011	Salgado-Maldonado et al. (2004, 2005, 2014), Múgica- Ruiz y Caspeta-Mandujano (2009)

Taxa	Localidad	Fecha de colecta	Referencia
<i>Contracaecum</i> sp. Railliet y Henry 1912	Arroyo San Juan Bautista (PAP), Puente Valle Nacional (PAP), Arroyo El Saltillo (PAP), Arroyo San Juan Evangelista (PAP), Río Champotón (CHA), Río Lacantún (USU) Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo de 1999 y julio de 2002, 27 de abril del 2007 al 25 de febrero del 2008, octubre 2010, abril y julio 2011, marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2005, 2014, 2020), Espinal-Carrión y López-López (2010)
<i>Spiroxys</i> sp. Schneider 1866	Río Ayuquila (MAN), Puente Valle Nacional (PAP), Arroyo San Juan Evangelista (PAP), Río Champotón (CHA), Río Lacantún (USU), Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo de 1999 y julio de 2002, 27 de abril del 2007 al 25 de febrero del 2008, octubre 2010, abril y julio 2011, marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2005, 2014, 2020), Espinal-Carrión y López-López (2010)
Capillariidae gen.sp	Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2020)
Acuariidae gen. sp	Río Coatzacoalcos (COA)	Marzo a abril 2009	Salgado-Maldonado et al. (2020)

Tabla 2. Registro de helmintos parásitos en la familia Characidae en México, Centro América y América del Sur. En México se presenta el estado o la cuenca en donde se ha hecho el registro, se emplearon los siguientes acrónimos: YUC – Yucatán, TAB, Tabasco, PAP – Papaloapan, BAL – Balsas, PAN – Pánuco, USU – Usumacinta, TAM – Tamaulipas, NL – Nuevo León, CHI – Chiapas. Para Centro América y América del Sur se presenta el país donde se ha hecho el registro: COR – Costa Rica, NIC – Nicaragua, BRA – Brasil, ARG – Argentina

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
Monogéneos					
<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	YUC, COR, BRA				
Ancyrocephalinae gen. sp.	YUC				
<i>Gyrodactylus</i> sp.		PAN			
<i>Gyrodactylus neotropicalis</i>	YUC, COR, BRA				

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Characithecium costaricensis</i>	BRA	CUC			
<i>Characithecium triprolatum</i>		BRA			
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>	BRA				
<i>Mazocraeoides</i> sp.	TAB				TAB
<i>Palombitrema heteroancistrum</i>	TAB, YUC, COR, BRA				
<i>Urocleidoides astyanacis</i>	BRA				
" <i>Urocleidoides</i> " <i>costaricensis</i>	BAL, PAP, TAB, YUC, COS, NIC, BRA				
" <i>Urocleidoides</i> " <i>strombicirrus</i>	TAB, COR, BRA	PAN			
<i>Urocleidoides heteroancistrum</i>	BRA				
<i>Jainus hexops</i>	BRA, COR				
<i>Jainus</i> sp.	BRA				

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Notozothecium</i> sp.	BRA				
<i>Cacatuocotyle paranaensis</i>	BRA				
Tremátodos adultos					
<i>Genarchella astyanactis</i>	TAM, YUC, PAN, NIC	PAN			
<i>Genarchella fragilis</i>	ARG				
<i>Magnivitellinum simplex</i>	BAL, NL, YUC, ARG	PAN	BRA		
<i>Oligogonotylus manteri</i>	YUC, PAP				
<i>Olmecca laurae</i>	TAB				
<i>Paracreptotrematina aguirrepequeñoi</i>	NL	PAN			
<i>Prosthenthystera caballeroi</i>	NL				
<i>Prosthenthystera obesa</i>	YUC, NIC				TAB
<i>Saccocoelioides chauhani</i>	PAP				

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Saccocoelioides octavus</i>	ARG				
<i>Creptotrematina dissimilis</i>			ARG		
<i>Thometrema overstreeti</i>	ARG				
<i>Bacciger astyanactis</i>	ARG				
Metacercarias					
<i>Apharyngostrigea</i> sp.	YUC				
<i>Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis</i>	YUC	PAN		PAP	
<i>Ascocotyle (Phagicola) nana</i>	YUC				
<i>Atrophecaecum (?) astorquii</i>	YUC				
<i>Centrocestus formosanus</i>	BAL	PAN, CUC		PAP	
<i>Clinostomum complanatum</i>	BAL, YUC	PAN	BRA	PAP	
Diplostomidae gen. sp.		PAN			
<i>Diplostomum</i> sp.		PAN			

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Diplostomum</i> (<i>Austrodiplostomum</i>) <i>compactum</i>					CHI
Cryptogonimidae gen. sp.	TAB, YUC				
<i>Echinochasmus macrocaudatus</i>	YUC				
Echinostomatinae gen sp.	YUC				
Heterophyidae gen. sp.	YUC				
<i>Uvulifer</i> sp.	BAL, TAB, YUC				
<i>Antorchis lintoni</i>	BRA				
<i>Auriculostoma astyanace</i>	NIC				
<i>Auriculostoma lobata</i>					USU, TAB
<i>Dendrorchis retrobiloba</i>	BRA				

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
Céstodos adultos					
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	BAL	PAN			
Metacéstodos					
<i>Dendrouterina papillifera</i>	TAB				
<i>Glossocercus auritus</i>	BAL				
<i>Proteocephalus brooksi</i>	YUC				
Larvas de acantocéfalos					
Echinorhynchidae gen. sp.	YUC				
<i>Quadrigyrus torquatus</i>	BRA				
Adultos nemátodos					
<i>Capillaria cyprinodonticola</i>	BAL				
<i>Capillostrongyloides</i> sp.	YUC				

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	PAP, TAB, YUC, NIC	PAN, CUC, NIC		PAP, NIC	
<i>Procamallanus rebecae</i>	TAB, YUC, PAP				
<i>Procamallanus saofranciscencis</i>	BRA				
<i>Procamallanus inopinatus</i>	BRA				
<i>Procamallanus hillari</i>			BRA		
<i>Procamallanus</i> sp.	TAB, BRA				
<i>Rhabdochona mexicana</i>	BAL	PAN			CHI
<i>Rhabdochona acuminata</i>	BRA		BRA		
<i>Rhabdochona</i> sp.	BRA				
<i>Neocucullanus neocucullanus</i>					CHI
<i>Spinitectus rodolphiheringi</i>	BRA				
Larvas de nemátodos					
<i>Contraecum</i> sp.	BAL, YUC, BRA	PAN		PAP	

	<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier1819)	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi 1853)	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Bramocharax caballeroi</i> Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985	<i>Brycon guatemalensis</i> Regan 1908
<i>Falcaustra</i> sp.	YUC				
<i>Rhabdochona</i> sp.	TAB				
<i>Spiroxys</i> sp.	BAL, TAB, YUC,	PAN, CUC			
	BRA				
<i>Goezia</i> sp.	BRA				
<i>Hysterothylacium</i> sp.	BRA				
<i>Brevimulticaecum</i> sp.	BRA				
<i>Cystidicoloides</i> sp.	BRA				
<i>Spinitectus rodolphiheringi</i>	BRA				
<i>Eustrongylides</i> sp.	BRA				

Objetivo

Con el propósito de contribuir al conocimiento de la helmintofauna de *Astyanax aeneus*, el objetivo de este capítulo es:

- Identificar a los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Materiales y métodos

El inventario helmintológico se realizó con base en el estudio morfológico de los especímenes recolectados. Se realizaron preparaciones permanentes de los especímenes que pertenecen al grupo de monogéneos y tremátodos. Una vez que se hicieron las preparaciones, se realizó una observación de estos bajo microscopio óptico Zeiss a 10X y 40X para su identificación taxonómica basada en claves y en literatura especializada de cada grupo, así como la descripción de los mismos con base en sus estructuras observables. En el apéndice 3 se detalla cómo se hicieron las preparaciones permanentes y las técnicas de tinción que se utilizaron.

Para el estudio morfológico del grupo de los monogéneos se aplicaron dos técnicas de montaje, las cuales fueron: tinción con Tricrómica de Gomori para el estudio de estructuras internas; y la fijación con solución glicerina-amonio-picrato (GAP) que permitió estudiar estructuras esclerotizadas como: ganchos, barras dorsales y ventrales, complejo copulador y la esclerita vaginal. Una vez que se hicieron las preparaciones se identificaron los especímenes con ayuda del Dr. Edgar Mendoza Franco de la Universidad Autónoma de Campeche, además aportó literatura especializada para la identificación del grupo como: Mendoza-Franco et al. (2007, 2009), Santos-Neto et al. (2018). Para la identificación de los tremátodos se utilizaron dos técnicas de tinción: Paracarmín de Mayer y Tricrómica de Gomori para el estudio de las estructuras internas, se utilizó literatura especializada en el grupo como: Yamaguti (1971) y Gibson et al. (2002), la determinación taxonómica fue corroborada por el Dr. Guillermo Salgado Maldonado, tutor principal del proyecto e investigador del Instituto de Biología, UNAM. La identificación de los nemátodos se realizó en campo con base en preparaciones temporales, con la ayuda del Dr. Juan Manuel Caspeta Mandujano de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM).

Las preparaciones permanentes se depositaron en el Laboratorio de helmintología, del Instituto de Biología, UNAM, a cargo del Dr. Guillermo Salgado Maldonado.

Resultados

Inventario helmintológico

De los 98 hospederos examinados, se recolectaron 148 especímenes de helmintos de 11 taxa. En este inventario helmintológico (Tabla 3) se distinguieron tres grupos de helmintos: el primer grupo constituido por ectoparásitos de ciclo de vida directo, incluyendo los monogéneos *Characithecium costaricensis* y *Diaphorocleidus kabatai*; el segundo grupo de endohelmintos adultos, incluyó dos especies de tremátodos *Magnivitellinum simplex* y *Prosthenhystera obesa*, y un nemátodo *Procamallanus neocaballeroi*, que infectan al hospedero por medio de su alimentación y tienen un ciclo de vida complejo. Y el tercer grupo lo constituyeron larvas de helmintos de vida larga que se encontraron primordialmente como endoparásitos, incluyendo tres especies de tremátodos *Centrocestus formosanus*, *Diplostomum* sp. y *Clinostomum* sp. y tres nemátodos *Spiroxys* sp., *Contraecaecum* sp. y Capillariidae gen. sp. Las descripciones detalladas de cada uno de los taxones se presentan en el apéndice 5.

Tabla 3. Inventario de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* recolectados en cuatro localidades, Puente La Luz (PL), Ojo de Agua (OA), San Francisco (SF) y Río Francés (RF) muestreadas en la cuenca media del Río Grijalva, Chiapas.

Helminto	Localidad	Sitio de infección
Phylum: Platyhelminthes		
Monogéneos		
<i>Characithecium costaricensis</i> (Price and Bussing 1967) Mendoza-Franco, Reina y Torchin 2009	PL OA	Arcos branquiales
<i>Diaphorocleidus kabatai</i> (Molnar, Hanek, and Fernando 1974) Jogunoori, Kritsky, and Venkatanarasaiah 2004	OA RF	Arcos branquiales
Tremátodos adultos		
<i>Magnivitellinum simplex</i> Kloss 1966	RF	Vesícula biliar
<i>Prosthenhystera obesa</i> (Diesing 1850)	PL OA RF	Vesícula biliar
Metacercarias		
<i>Centrocestus formosanus</i> (Nishigori 1924)	PL OA SF	Arcos branquiales
<i>Clinostomum</i> sp. Leidy 1856	RF	Boca Cavidad branquial Piel Opérculos Musculatura Intestino

Helmintho	Localidad	Sitio de infección
<i>Diplostomum</i> sp. Poirier 1886	PL	Musculatura parietal Mesenterio
Phylum: Nematoda		
Nemátodos adultos		
<i>Procamallanus neocaballeroi</i> (Caballero-Deloya 1997)	PL	Ciegos pilóricos Intestino
Larvas de nemátodos		
<i>Spiroxys</i> sp. Schneider 1866	PL	Mesenterios Intestino
<i>Contracecum</i> sp. Railliet y Henry 1912	SF	Mesenterios
	RF	Intestino
Capillariidae gen. sp. Railliet 1915	RF	Intestino

Discusión

El inventario helmintológico que se presentó indica que las poblaciones de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas, adquieren sus helmintos ya sea directamente por contagio, esto por la interacción entre los peces, o por medio de la ingestión de sus alimentos. En la tabla 4 se detalla, el tipo de ciclo de vida, hospederos intermediarios y definitivos, y la forma de infección que tienen los taxa de helmintos. En el apéndice 6 se describen los modelos generales de los ciclos de vida de los taxa que se recolectaron en este trabajo.

La helmintofauna de los peces de agua dulce de México es una de las mejor conocidas en el Continente Americano (Salgado-Maldonado et al. 2014). En el estado de Chiapas hay un amplio conocimiento de los helmintos que parasitan a peces de agua dulce. Salgado-Maldonado et al. (2011 a, b) realizaron un inventario helmintológico de los peces de aguas continentales de Chiapas, en el cual registraron 88 taxa de helmintos, destacando por el número de taxa los nemátodos, tremátodos y monogéneos. Salgado-Maldonado et al. (2014) registraron en el río Lacantún 24 taxa de helmintos, examinaron a 242 hospederos en 14 localidades, derivadas de tres campañas de muestreo. Mientras que Múgica-Ruiz y Caspeta-Mandujano (2009) reportan tres especies de helmintos en el río Amacuzac, Morelos. En su investigación examinaron 360 hospederos (*A. aeneus*), recolectando 1 383 helmintos.

El inventario helmintológico de este trabajo contribuyó al conocimiento de la fauna que parasita a *A. aeneus* en la cuenca del río Grijalva. El inventario taxonómico estuvo compuesto principalmente por helmintos de baja especificidad hospedatoria y con ciclos de vida indirectos.

Se registraron un mayor número de tremátodos, seguido por los grupos de nemátodos y monogéneos. Este patrón es común en la distribución de taxa de helmintos en vertebrados, y particularmente en la composición de comunidades de helmintos en peces de agua dulce de México (Salgado-Maldonado et al. 2001, 2014; Salgado-Maldonado 2006, 2008). En los resultados obtenidos en este trabajo es

notable que el grupo que presentó menor número de taxa fueron los monogéneos con dos taxa. Sin embargo, en este hospedero se han registrado entre 5 a 12 taxa de monogéneos. Por ejemplo, en 222 *A. aeneus* examinados en el río Lacantún, en la cuenca del río Usumacinta, Chiapas, se registraron 9 especies de monogéneos (Salgado-Maldonado et al. 2014). En este mismo río Salgado-Maldonado et al. (2019) examinaron 308 *A. aeneus* en febrero y agosto del 2012, registraron 12 especies de monogéneos. Mientras que Jiménez-Sánchez et al. (2019) recolectaron 94 *A. aeneus* de febrero a noviembre del 2016, en el río Ixtapan en la cuenca del río Balsas, registraron 5 especies de monogéneos. De forma que nuestros resultados pueden sugerir que las poblaciones de *A. aeneus* que examinamos en la cuenca media del río Grijalva, no tienen la misma diversidad de monogéneos, siendo pobres en este grupo. Por lo que es necesario ampliar la cobertura de nuestros muestreos.

En la tabla 5 se presenta la distribución geográfica reconocida actualmente de los taxa de helmintos registrados en este trabajo. En general, los helmintos registrados tienen una amplia dispersión entre los peces de agua dulce en México, parasitan a peces de diferentes familias incluyendo Cichlidae, Gobiidae, Poeciliidae, Goodeidae, Eleotridae, entre otras. Estos helmintos han sido registrados en los Río Papaloapan, Pánuco, Balsas, Lerma-Santiago, Ixtapan, Río Coatzacoalcos, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, Guerrero y Yucatán (Salgado-Maldonado et al. 2001 a, b, 2004, 2005, 2020; Espinal-Carrión y López-López 2010; Pulido-Flores et al. 2015; Barrios-Gutiérrez et al. 2018; Jiménez-Sánchez et al. 2019). Del total de taxa de helmintos registrados el 54.54 % son generalistas, la mayoría fueron larvas principalmente de endohelmintos. Se ha documentado que la mayoría de las larvas de helmintos generalistas (metacercarias, metacéstodos, larvas de nemátodos) son alogénicos, es decir, que cumplen su ciclo de vida principalmente en aves ictiófagas y ocupan a los peces como hospederos intermediarios, estas características biológicas contribuyen a que su capacidad de dispersión sea mayor entre las cuencas hidrológicas. A diferencia de las especies autogénicas compuestas por especialistas de ciertas familias de hospederos, y que cumplen su ciclo de vida en el medio acuático, su distribución está limitada a ambientes y hospedero neotropicales (Salgado-Maldonado 2006; Salgado-Maldonado et al. 2014). Esto nos sugiere que hay una colonización

oportunista de hábitats disponibles por especies de helmintos generalistas con un amplio rango de distribución (Salgado-Maldonado et al. 2001)

La familia Characidae es una de las más diversas entre los peces neotropicales, con una amplia distribución desde los Estados Unidos de Norteamérica hasta el norte de Argentina (Ornelas-García et al. 2008; Mirande 2010). Siguiendo el concepto que las familias de peces tienen grupos típicos de taxa de helmintos, permite que la distribución de los helmintos siga a la de sus hospederos, junto con sus características alogénicas generalistas, le da a la helmintofauna de los carácidos una amplia distribución en cuencas neotropicales y neárticas de México (Salgado-Maldonado et al. 2005; Salgado-Maldonado 2006).

Los taxa de helmintos registrados en este trabajo no solo tienen una amplia distribución en México, sino también en el centro y sur de América. Por ejemplo, los tremátodos: *Magnivitellinum simplex* (*A. fasciatus* y *A. bimaculatus*) y *Prosthenhystera obesa* (*A. fasciatus*) se ha reportado en Nicaragua, Argentina y Brasil (Aguirre-Macedo et al. 2001; Acosta et al. 2015; Ostrowski de Núñez et al. 2017). En tanto, *Characithecium costaricensis* y *Diaphorocleidus kabatai*, se han registrado en hospederos como *A. fasciatus* y *A. mexicanus* en Argentina, Brasil y Panamá (Salgado-Maldonado 2008; Mendoza-Franco et al. 2009; Acosta et al. 2015; Gallas et al. 2016; Rauque et al. 2018). Los nemátodos *Procamallanus neocaballeroi* (*A. fasciatus*, *A. mexicanus* y *B. caballeroi*), *Contracaecum* sp. (*A. fasciatus*) y *Spiroxys* sp. (*A. fasciatus*) se han registrado en Brasil y Argentina (Acosta et al. 2015; Vieira-Menezes et al. 2017). Esta amplia distribución subraya la necesidad de verificar la identidad de las especies con técnicas moleculares. Es posible que la distribución geográfica de especies que ahora notamos de amplia distribución como: *Characithecium costaricensis*, *Magnivitellinum simplex* y *Prosthenhystera obesa*, se explique por un conjunto multiespecífico aún no reconocido, es decir, que se trate de varias especies que no han sido distinguidas morfológicamente. En conclusión, los datos demuestran que hay variabilidad en la composición de helmintos de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva, e incluye un buen número de especies generalistas que se distribuyen ampliamente en el continente americano.

Tabla 4. Tipo de ciclo de vida al que pertenecen los taxa de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* y forma de infección.

Helminto	Ciclo de vida	Estrategia de colonización	Hospedero definitivo	Hospedero intermediario	Forma de infección
<i>Characithecium costaricensis</i>	Directo	Autogénica	Peces		Adherencia
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>	Directo	Autogénica	Peces		Adherencia
<i>Magnivitellinum simplex</i>	Heteroxeno	Autogénica	Peces		
<i>Prosthenhystera obesa</i>	Heteroxeno	Autogénica	Peces	Bivalvos	Ingestión
<i>Centrocestus formosanus</i>	Heteroxeno	Alogénica	Aves ictiófagas	Peces y caracoles	Ingestión
<i>Clinostomum</i> sp.	Heteroxeno	Alogénica	Aves ictiófagas	Caracoles	Penetración
<i>Diplostomum</i> sp.	Heteroxeno	Alogénica	Aves ictiófagas	Peces y caracoles	Penetración
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	Heteroxeno	Autogénica	Peces	Copépodos	Ingestión
<i>Spiroxys</i> sp.	Heteroxeno	Alogénica	Tortugas	Copépodos, peces y anfibios	Ingestión
<i>Contracaecum</i> sp.	Heteroxeno	Alogénica	Aves y mamíferos ictiófagos	Copépodos, insectos acuáticos peces	Ingestión
Capillariidae gen. sp.	Heteroxeno	Alogénica	Mamíferos	Peces	Ingestión

Tabla 5. Distribución geográfica en México de los 11 taxa de helmintos registrados en este trabajo en *A. aeneus* de la cuenca media del Río Grijalva, Chiapas.

Helminto	Distribución geográfica en <i>Astyanax aeneus</i>	Distribución geográfica para la familia Characidae	Registros en otras familias de peces / distribución geográfica
** <i>Characithecium costaricensis</i>	Río Papaloapan, Río Ixtapan	Yucatán, Quintana Roo, Tabasco, Oaxaca, Morelos, Veracruz, Río Balsas	
** <i>Diaphorocleidus kabatai</i>	Río Ixtapan		
** <i>Magnivitellinum simplex</i>	Veracruz, Jalisco, Veracruz, Nuevo León, Chiapas	Quintana Roo, Yucatán, Oaxaca, San Luis Potosí, Hidalgo	Ariidae (<i>Ariopsis felis</i>) / Quintana Roo
* <i>Prosthenhystera obesa</i>		Tabasco, Quintana Roo	4 familias: Ariidae, Centropomidae, Cichlidae, Ictaluridae / Tabasco, Veracruz, Campeche Numerosas especies de peces de al menos 11 familias como: Cichlidae, Poeciliidae, Cyprinidae / Nayarit, Veracruz,
<i>Centrocestus formosanus</i>	Jalisco, Tabasco, Oaxaca, Veracruz	Veracruz, Morelos, Hidalgo	

Helminto	Distribución geográfica en <i>Astyanax aeneus</i>	Distribución geográfica para la familia Characidae	Distribución geográfica para otras familias de peces
** <i>Clinostomum</i> sp.		Yucatán, Morelos, San Luis Potosí, Veracruz, Campeche, Hidalgo, Quintana Roo, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Durango, Guanajuato y Oaxaca.	Numerosas especies de peces de al menos 12 familias como: Cichlidae, Ariidae, Centrarchidae / Chiapas, Nuevo León, Sonora, Tabasco, Yucatán, Hidalgo, Quintana Roo, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Durango, Guanajuato y Oaxaca.
<i>Diplostomum</i> sp.	Jalisco, Oaxaca	San Luis Potosí	Numerosas especies de peces de al menos 9 familias como: Cichlidae, Poeciliidae, Atherinopsidae / Michoacán, Guanajuato, Hidalgo, Campeche Yucatán, Veracruz, Nayarit
* <i>Procamallanus neocaballeroi</i>	Río Papaloapan	Veracruz, Quintana Roo, Tabasco, Chiapas, Hidalgo.	Heptapteridae (<i>Rhamdia guatemalensis</i>) / Veracruz
** <i>Spiroxys</i> sp.	Jalisco, Oaxaca, Veracruz	Tabasco, Quintana Roo, Yucatán, Querétaro, San Luis Potosí,	Numerosas especies de peces de al menos 13 familias como: Cichlidae, Poeciliidae, Goodeidae / Campeche, Oaxaca, Tabasco, Yucatán, Jalisco, Guanajuato

Helminto	Distribución geográfica en <i>Astyanax aeneus</i>	Distribución geográfica para la familia Characidae	Distribución geográfica para otras familias de peces
** <i>Contraecum</i> sp.	Oaxaca, Veracruz	Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Tabasco, Yucatán, San Luis Potosí, Nayarit, Jalisco, Hidalgo	Numerosas especies de peces de al menos 18 familias como: Cichlidae, Cyprinidae, Poeciliidae / Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Tabasco, Yucatán, San Luis Potosí, Morelos, Nayarit, Jalisco, Hidalgo, Campeche, Sonora.
Capillariidae gen. sp.			Goodeidae (<i>Goodea atripinnis</i>) / Guanajuato, Estado de México.

*Centro América ** América del Sur

Capítulo II. Caracterización de las poblaciones de parásitos

Introducción

Enfocamos este capítulo a la dinámica poblacional del parásito en las poblaciones de hospederos. El análisis de la prevalencia, abundancia e intensidad promedio de cada taxa de helminto permite evaluar las características poblacionales de cada infección en la población de hospederos estudiada.

La talla y el sexo del hospedero han sido consideradas como variables explicativas de las fluctuaciones poblacionales y de las comunidades de helmintos parásitos (Luque y Poulin 2004; Martorelli et al. 2007). La talla de los hospederos es una característica fundamental ya que, a mayor área o volumen de los órganos, mayor es el consumo de alimentos y mayor es su esperanza de vida. Lo que hace que los hospederos de mayor talla estén expuestos a más infecciones parasitarias y ofrecen a los parásitos más nichos disponibles para colonizar, en comparación con los hospederos pequeños. Los hospederos se comparan con islas, de acuerdo con la teoría de la biogeografía de islas y, por lo tanto, su tamaño puede ser determinante para la riqueza de helmintos (Poulin 1991, 2001). Con lo anterior en mente, los objetivos de este capítulo son los siguientes.

Objetivos

- Caracterizar las poblaciones de helmintos con base en su prevalencia, abundancia e intensidad promedio.
- Analizar la relación entre la talla de los peces examinados con los parámetros de infección.

Materiales y métodos

Descripción de las infecciones

Se describieron las poblaciones de helmintos mediante los parámetros de infección descritos por Bush et al. (1977): **prevalencia** (porcentaje hospederos infectados en la muestra), **abundancia** (promedio del número total de individuos de una especie en particular de helmintos en una muestra dividido entre el número total de hospederos examinados e **intensidad promedio** (promedio del número total de helmintos de una especie en particular, encontrados en una muestra dividida entre el número de hospederos infectados con esa especie de helminto). Para los parámetros prevalencia y abundancia se calcularon intervalos de confianza al 95 % de acuerdo con Reiczigel et al. (2019).

Análisis de la talla de los hospederos examinados y su relación con las infecciones

Para determinar si los datos de la talla de los hospederos se distribuyen normalmente, se valoraron aplicando la prueba de Kolmogórov-Smirnov con la aproximación de Lilliefors. Al no presentar una distribución normal se utilizó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, para examinar la variación de la talla de los peces examinados comparando entre localidades. La diferencia de tallas entre pares de localidades se valoró mediante la prueba de suma de rangos de Wilcoxon. La composición de la estructura de tallas en cada localidad se analizó mediante histogramas de distribución de frecuencias. Para determinar si hay relación entre la talla de los peces examinados con la abundancia de los taxa de helmintos se realizaron análisis de correlación de Pearson.

Resultados

Descripción de las infecciones

Los parámetros de infección de los helmintos de *A. aeneus* se presentan en la tabla 6. Las poblaciones de helmintos que se encuentran ampliamente distribuidas, es decir, que se registraron en más localidades, fueron: el tremátodo adulto *Prosthenthystera obesa* y la metacercaria *Centrocestus formosanus*. Los taxa que presentaron las prevalencias más altas fueron los nemátodos *Procamallanus neocaballeroi* (36.36 %) y *Contracaecum* sp. (28.57 %), y las metacercarias de *Clinostomum* sp. (31.37%). Mientras que las metacercarias de *Diplostomum* sp. registraron los valores más altos de abundancia e intensidad promedio.

Tabla 6. Descripción de las poblaciones de helmintos parásitos de *A. aeneus*. En el encabezado de la tabla se muestra el número de hospederos examinados (n), el mínimo y máximo de la talla de los hospederos en mm y entre paréntesis su promedio y desviación estándar. Los datos de la tabla son prevalencia en porcentaje (intervalos de confianza al 95 %), intensidad promedio (entre paréntesis \pm SD) y abundancia \pm SD entre corchetes los intervalos de confianza al 95%.

Helminto	Puente La Luz n = 11 31 - 91 (57.09 \pm 17.48)	Ojo de Agua n= 29 52 - 85 (70.69 \pm 8.71)	San Francisco n= 7 52 - 105 (73.29 \pm 18.16)	Río Francés n= 51 36 - 83 (55.72 \pm 9.68)
<i>Characithecium costaricensis</i>	27.27 (7.90 - 59.90) % (2 \pm 1) 0.55 \pm 1.04 [0.09 - 1.27]	6.90 (1.20 - 21.60) % (2 \pm 0) 0.14 \pm 0.52 [0 - 0.35]		
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>		10.34 (2.90 - 26.90) % (1.67 \pm 0.58) 0.17 \pm 0.54 [0 - 0.41]		7.84 (3.90 - 21.10) % (2.25 \pm 0.5) 0.18 \pm 0.63 [0.06 - 0.43]
<i>Magnivitellinum simplex</i>				1.96 (0.10 - 10.10) % (1) 0.02 \pm 0.14 [0 - 0.06]

Helmintho	Puente La Luz n = 11 31 - 91 (57.09 ± 17.48)	Ojo de Agua n= 29 52 - 85 (70.69 ± 8.71)	San Francisco n= 7 52 - 105 (73.29 ± 18.16)	Río Francés n= 51 36 - 83 (55.72 ± 9.68)
<i>Prosthenhystera obesa</i>	27.27 (7.90 - 59.90) % (1.67 ± 0.58) 0.45 ± 0.82 [0.09 - 1.09]	3.45 (0.20 - 16.60) % (3) 0.10 ± 0.56 [0 - 0.31]		5.88 (1.60 - 16.10) % (1 ± 0) 0.06 ± 0.24[0 - 0.12]
<i>Centrocestus formosanus</i>	18.18 (3.30 - 50.00) % (2 ± 0) 0.36 ± 0.81 [0 - 0.72]	3.45 (0.20 - 16.60) % (2) 0.07 ± 0.37 [0 - 0.21]	14.29 (0.70 - 55.40) % (2) 0.29 ± 0.76 [0 - 0.57]	
<i>Clinostomum</i> sp.				31.37 (19.60 - 45.10) % (2 ± 1.55) 0.63 ± 1.26 [0.33 - 1.06]
<i>Diplostomum</i> sp.	27.27 (7.90 - 59.90) % (17.33 ± 28.29) 4.73 ± 15.02 [0.09 - 18.3]			
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	36.36 (13.50 - 66.70) % (1.25 ± 0.50) 0.45 ± 0.69 [0.09 - 0.82]			

Helmintho	Puente La Luz n = 11 31 - 91 (57.09 ± 17.48)	Ojo de Agua n= 29 52 - 85 (70.69 ± 8.71)	San Francisco n= 7 52 - 105 (73.29 ± 18.16)	Río Francés n= 51 36 - 83 (55.72 ± 9.68)
<i>Spiroxys</i> sp.	18.18 (3.30 - 50.00) % (2 ± 1.41) 0.36 ± 0.92 [0 - 1.18]			
<i>Contracaecum</i> sp.			28.57 (5.30 - 65.90) % (1 ± 0) 0.29 ± 0.49 [0 - 0.57]	1.96 (0.10 - 10.10) % (1) 0.02 ± 0.14 [0 - 0.06]
Capillariidae gen. sp.				1.96 (0.10 - 10.10) % (7) 0.14 ± 0.98 [0 - 0.41]
Riqueza (S)	6	4	2	6

Análisis de la talla de los hospederos examinados y su relación con las infecciones

La talla de los 98 hospederos recolectados varió entre 31 a 105 mm (61.62 ± 13.33). Los peces más pequeños se recolectaron en Río Francés (55.72 ± 9.68) y en San Francisco se recolectaron los hospederos más grandes (73.29 ± 18.16) (Fig. 4).

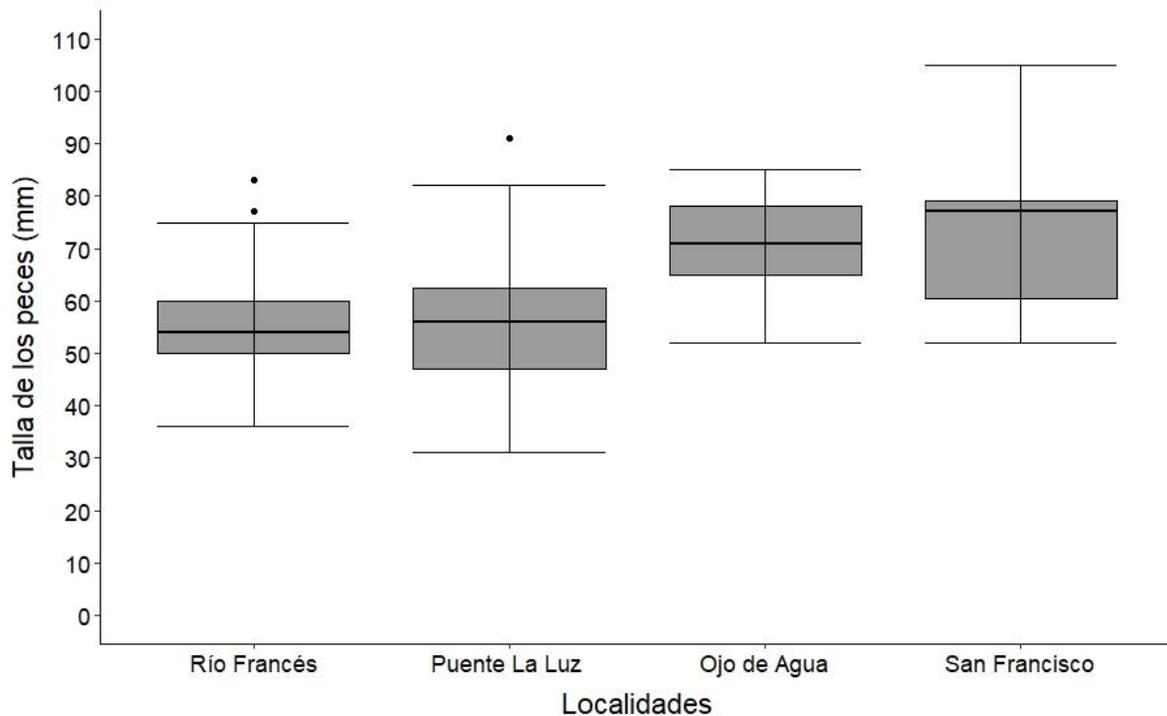


Figura 4. Variación de talla de los ejemplares *A. aeneus* recolectados en cuatro localidades del río Grijalva, Chiapas.

Estas diferencias en la talla de los hospederos entre las localidades fueron significativas (Kruskal-Wallis $X^2 = 32.451$, $p = < 0.05$). Para determinar entre qué localidades son estas diferencias se realizó una comparación por pares utilizando la prueba de suma de rangos de Wilcoxon. Los resultados de esta prueba se muestran en la tabla 7. Confirmando que los peces de Río Francés y de Puente La Luz fueron significativamente más pequeños que los peces que se examinaron en Ojo de Agua, y los peces de mayor talla se examinaron en San Francisco. La talla de los peces examinados en San Francisco fue similar, no mostraron diferencia significativa con la talla de los peces examinados en Ojo de Agua. De la misma forma, los peces de Río Francés fueron de similar talla a los de Puente La Luz. La diferencia que se observó entre las tallas de los peces examinados en San Francisco al compararlos con Puente La Luz no alcanzó a ser significativa (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon realizada a la talla de los hospederos recolectados en cuatro localidades del río Grijalva, Chiapas.

Localidades		Valor de significancia p
Ojo de Agua	Puente La Luz	< 0.001
Ojo de Agua	Río Francés	< 0.001
San Francisco	Río Francés	< 0.001
San Francisco	Puente La Luz	>0.05
San Francisco	Ojo de Agua	>0.05
Río Francés	Puente La Luz	>0.05

Tomando en cuenta los resultados anteriores, la variación en la talla de los peces examinados en cada localidad se examinó mediante histogramas de distribución de frecuencias (Fig.5). Ojo de Agua y Río Francés son las localidades en donde se examinaron los peces con mayor variabilidad de tallas.

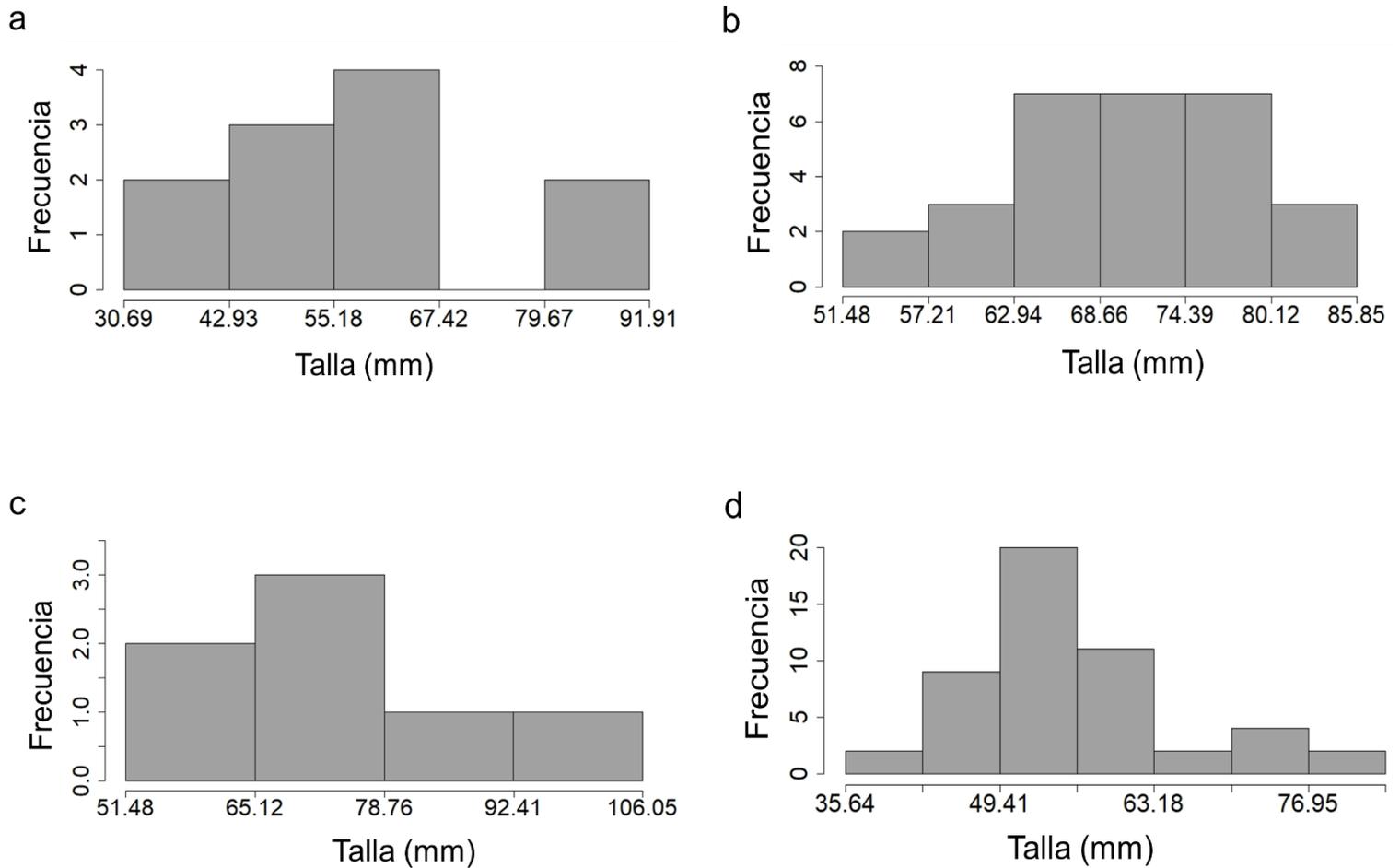


Figura 5. Histogramas de distribución de frecuencias de las tallas de peces recolectados en cuatro localidades, a) Puente La Luz, b) Ojo de Agua, c) San Francisco y d) Río Francés muestreadas en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas.

Los resultados anteriores señalaron que se examinaron peces de tallas significativamente diferentes entre localidades, y dentro de cada localidad se examinaron peces de más de una clase de talla. Teniendo en cuenta estas observaciones se exploró la relación entre la talla y las infecciones. Lo que se evaluó mediante el cálculo de correlaciones de Pearson.

Los resultados del análisis de correlación considerando el total de los *Astyanax aeneus* examinados de todas las localidades como un conjunto se presentan en la tabla 8. Los valores obtenidos sugirieron una correlación débil estadísticamente significativa entre la talla de los peces examinados y el número de individuos de *Characithecium costaricensis* y *Contracaecum* sp., lo que indicó que los peces más grandes tuvieron un ligero aumento en la densidad de estas poblaciones, en comparación con los peces más pequeños. La densidad poblacional de los demás taxa no se correlacionó con la talla de los hospederos.

Tabla 8. Valores del coeficiente de correlación de Pearson, entre la talla de los 98 *Astyanax aeneus* examinados de todas las localidades y la abundancia de los taxa de helmintos. * representa valores significativos ($p < 0.05$).

Especie	Coeficiente de correlación de Pearson
<i>Characithecium costaricensis</i>	0.2032 *
<i>Contracaecum</i> sp.	0.3466 *
<i>Spiroxys</i> sp.	0.0219
<i>Diplostomum</i> sp.	0.0239
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>	0.0406
<i>Centrocestus formosanus</i>	0.1012
<i>Clinostomum</i> sp.	-0.0435

Especie	Coeficiente de correlación de Pearson
Capillariidae gen. sp.	-0.0882
<i>Prosthenhystera obesa</i>	-0.0866
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	-0.0954
<i>Magnivitellinum simplex</i>	-0.0958

Adicionalmente se exploró la correlación (coeficiente de Pearson), entre la talla de los peces examinados en cada localidad con la abundancia de los taxa registrados en cada una de ellas (Tabla 9). Los resultados obtenidos señalaron una fuerte correlación estadísticamente significativa de *Characithecium costaricensis* en Puente La Luz; en tanto que la infección de *Contracaecum* sp. en Río Francés presentó una correlación débil y significativa, confirmando qué en efecto, los peces más grandes tienden a una mayor densidad poblacional de estos taxa en las muestras que se tomaron en estas localidades. Adicionalmente, se observó (Tabla 5) que *Contracaecum* sp. presentó una correlación fuerte pero no significativa en San Francisco. También otros taxa, incluyendo a *Centrocestus formosanus* en Puente La Luz y San Francisco, *Diaphorocleidus kabatai* en Ojo de Agua y *Clinostomum* sp. en Río Francés presentaron correlación débil con la talla, pero no significativa.

Tabla 9. Valores del coeficiente de correlación de Pearson, entre la talla de los peces examinados por localidad y la abundancia de los taxa de helmintos. * representa valores significativos ($p < 0.05$).

Helminto	Puente La Luz	Ojo de Agua	San Francisco	Río Francés
<i>Characithecium costaricensis</i>	0.6533 *	-0.0378		
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>		0.2705		0.0194
<i>Magnivitellinum simplex</i>				0.0981
<i>Prosthenhystera obesa</i>	-0.1915	0.0289		-0.1297
<i>Centrocestus formosanus</i>	0.4642	0.0289	0.4925	
<i>Clinostomum</i> sp.				0.2212
<i>Diplostomum</i> sp.	0.1418			
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	-0.0870			
<i>Spiroxys</i> sp.	0.1649			
<i>Contracaecum</i> sp.			0.7227	0.3176 *
Capillariidae gen. sp.				0.0833

Discusión

Los resultados de este proyecto demostraron que *Prosthenhystera obesa* y *Centrocestus formosanus* están ampliamente distribuidos en las poblaciones de *A. aeneus* estudiadas. Mientras que *Procamallanus neocaballeroi*, *Contracaecum* sp. y *Clinostomum* sp. son los taxa que mayor prevalencia alcanzaron y las metacercarias de *Diplostomum* sp. son las más abundantes entre las localidades estudiadas. Nuestros análisis indican que *Characithecium costaricensis* y *Contracaecum* sp. se correlacionaron con la talla de *A. aeneus*, es decir, que los peces más grandes tienen más individuos de estos helmintos. En tanto que las muestras que tomamos en San Francisco incluyeron *A. aeneus* de tallas grandes. La mayor variabilidad de tallas de los peces examinados fue en Río Francés, a esta variabilidad de tallas se le puede atribuir que sea una localidad con mayor abundancia de helmintos, se recolectaron 54 ejemplares de helmintos, siendo la segunda localidad con mayor abundancia. Mientras que todos los otros taxa de helmintos no denotaron ninguna correlación con las tallas de los hospederos examinados.

Procamallanus neocaballeroi y *Contracaecum* sp. presentaron valores de prevalencia de 36.36 y 28.57 %. En general, los valores de prevalencia de *Contracaecum* sp. se pueden considerar altos si los comparamos con otros ríos, por ejemplo, con el río Lerma en el cual, los valores de prevalencia oscilaron entre 0.3 a 13 %. (Salgado-Maldonado et al. 2001), en el río Papaloapan se han registrado valores entre 5.6 a 14.3 % (Salgado-Maldonado et al. 2005), y en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca se tiene el registro del 10 % de prevalencia (Barrio-Gutiérrez et al. 2018). Sin embargo, en peces de agua dulce de Argentina se ha reportado prevalencias del 100% de *Contracaecum* sp. (Mancini et al. 2014), y en peces de Brasil se han reportado valores entre 13.3 a 58.11 % (Abdallah et al. 2012; Vieira-Menezes et al. 2017). Para el caso de *Procamallanus neocaballeroi*, también se pueden considerar valores altos de prevalencia comparativamente, por ejemplo, con el Lago de Catemaco, donde se han registrado valores entre 13.7 a 30 % (Salgado-Maldonado et al. 2005). En el río La Antigua se han reportado valores de 5.3 a 33.3 % (Salgado-

Maldonado et al. 2016). Mientras que en Brasil se tiene registrados valores de 1.35 % (Vieira-Menezes et al. 2017).

Las metacercarias de *Diplostomum* sp. se encuentran comúnmente en muchas especies de peces de agua dulce. En este trabajo estas metacercarias presentaron valores altos de abundancia. En otros trabajos se han registrado valores aún más altos, por ejemplo, Kircalar y Soylu (2014) registraron valores de 44.5 de abundancia promedio en *Vimba vimba* en el Lago Ömerli, Estambul. Silva de Souza et al. (2017) recolectaron entre 1 a 640 metacercarias en diferentes especies de peces en Brasil.

Luque y Poulin (2004) mencionan que los peces pueden albergar un importante número de estados larvales de helmintos que los usan como hospederos intermediarios o paraténicos, encontrando relación entre la abundancia de estos taxa de helmintos en estadio larvario y la talla de los hospederos; la longevidad de estas formas larvarias es amplia, posibilitando mayor eficiencia como vía de transmisión por depredación hacia los hospederos definitivos. Por lo que a medida que los peces crecen y consumen presas infectadas van acumulando estas formas larvarias y esto explica que los peces de mayor talla tengan mayor abundancia de este tipo de parásitos. De los 11 taxa registrados en *A. aeneus* dos presentaron relación con el aumento en la talla de los hospederos. El registro de *Contracaecum* sp. y de *Characithecium costaricensis* en peces de mayor talla se puede explicar por las características de su ciclo de vida. Las larvas del nemátodo *Contracaecum* sp. ilustran la acumulación de individuos a medida que el pez crece, y esto explica lo que se ha observado en este estudio. La infección de *Contracaecum* sp. ocurre cuando los peces consumen copépodos con estadios larvarios infectados, o bien, al depredar sobre todo otros peces que actúan como hospederos intermediarios o paraténicos (Hamann 1999).

El ciclo de vida de *Characithecium costaricensis* es directo, comienza con una forma larvaria (oncomiracidio), que se adhiere a la superficie (piel, branquias) de *Astyanax aeneus* y gradualmente se transforma en adulto (Orensanz y Denegri 2016). Es decir, la población de este monogéneo en cada *A. aeneus* incrementa por inmigración. La correlación positiva entre la talla de los hospederos y la abundancia de este monogéneo, que se ha observado sugiere que el crecimiento poblacional de esta especie es rápido, que hay inmigraciones y establecimientos (infección) continuas. Una

explicación alternativa es que el monogéneo pueda reproducirse sobre el mismo pez y reinfectar a un mismo hospedero individualmente y de continuo (Salgado-Maldonado et al., 2019) en conjunción con su desarrollo larval a adulto muy rápido, potenciado por altas temperaturas del agua que favorecen el desarrollo ontogénico. En conclusión, las poblaciones de helmintos no se están expresando de la misma manera en las localidades, y no encontramos relaciones fuertes entre la talla de los hospederos con la abundancia de los taxa de helmintos.

Capítulo III. Descripción de comunidades

Introducción

Las comunidades de parásitos se conciben como jerárquicas (Esch et al. 1975). De acuerdo con este concepto una infracomunidad está formada por las poblaciones de todas las especies de parásitos en un único hospedero, mientras que un componente de comunidad comprende todas las especies de parásitos que se encuentran en una población de hospederos en un tiempo determinado (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997). La ecología de comunidades de parásitos se interesa en describir las características de estos conjuntos de especies incluyendo la riqueza, distribución de abundancias, diversidad y dominancia (Rodríguez–González y Vidal–Martínez 2008; Méndez 2013; Salgado-Maldonado et al. 2014; Bautista-Hernández et al. 2014; Fernández et al. 2015; Chero et al. 2016; Violante-González et al. 2018).

Las características de los arreglos multiespecíficos de parásitos varían en consideración de las características de las poblaciones de hospederos, así como de las características fisicoquímicas y ambientales del hábitat en que las poblaciones de hospederos habitan. Las variaciones registradas en las comunidades de parásitos pueden atribuirse a factores como la disponibilidad, especificidad y el rango de distribución de los hospederos. Las diferencias entre los componentes de comunidad de helmintos de un pez pueden deberse a factores como el tamaño, su nivel trófico, las características ambientales y la composición de la fauna acuática y terrestre del cuerpo de agua y sus alrededores (Fernández et al. 2015a). La influencia de las variables ambientales como fuerza estructural sobre la riqueza y abundancia de las comunidades de parásitos se han toman en cuenta. Por ejemplo, Goater et al. (2005) caracterizaron los componentes de la comunidad de helmintos de *Coregonus clupeaformis* en lagos del norte de Alberta, Canadá, determinando que la intensidad media de las poblaciones de helmintos se asocia con variables ambientales relacionadas con la productividad del lago. Roij y MacColl (2012) caracterizaron los componentes de la comunidad de macroparásitos de 12 poblaciones de *Gasterosteus aculeatus*, Escocia, determinaron que la extensión de la variación espacial en las comunidades de macroparásitos a través de los años era consistente con las características del hábitat (geomorfológicos y

fisicoquímicos) pueden explicar las diferencias en la composición de la comunidad de macroparásitos entre las poblaciones.

Con lo anterior en mente en este capítulo describimos las características de las comunidades de parásitos de *A. aeneus* en cuatro localidades de la cuenca media del río Grijalva, atendiendo al objetivo siguiente:

Objetivo

- Describir la composición y estructura de las comunidades de helmintos parásitos de cuatro poblaciones de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva considerando los niveles de componente de comunidad e infracomunidad.

Materiales y métodos

Análisis a nivel componente de comunidad.

El análisis de los datos se realizó en dos niveles jerárquicos componente de comunidad e infracomunidad. El componente de comunidad lo constituyen todas las especies de parásitos explotando una población de hospederos en un tiempo determinado (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997).

Para evaluar la calidad del inventario de helmintos, es decir, para verificar si se recolectaron todas las especies de helmintos parásitos de este hospedero en cada componente de comunidad se elaboraron curvas de acumulación de especies de helmintos. Para verificar si las curvas acumulativas alcanzaron la asíntota se ajustaron al modelo de Clench siguiendo la función:

$$V_2 = \frac{(a * V_1)}{(1 + (b * V_1))}$$

Donde: V_2 es el número de especies observadas, V_1 es el número de peces examinados, a es la tasa de incremento de nuevas especies al inicio del muestreo y b es el parámetro relacionado con la forma de la curva.

Se determinó si los datos obtenidos de las comunidades de helmintos se ajustaron al modelo de Clench mediante el coeficiente de determinación (R^2). Se calculó la pendiente de la curva acumulativa de especies en un punto determinado, asumiendo que la curva acumulativa alcanza la asíntota cuando la pendiente es ≤ 0.1 , con la siguiente función:

$$Pendiente = \frac{a}{(1 + b * n_i)^2}$$

Donde: a es la ordenada al origen, b es la pendiente de la curva y n_i es el número acumulado de hospederos examinados.

El modelo de Clench permitió obtener un estimado de la riqueza de la comunidad por medio de la función:

$$E(S) = (a/b)$$

Donde, a es la ordenada al origen y b es la pendiente de la curva.

Estos análisis se realizaron con los programas Estimates y Statistica de acuerdo con Jiménez-Valverde y Hortal (2003).

También se utilizó el estimador de riqueza no paramétrico Bootstrap, ya que ha sido considerado por Poulin (1998) como el mejor estimador de riqueza cuando hay especies raras en una comunidad, una situación común cuando se trabaja con helmintos parásitos. Este estimador se basa en la proporción de unidades de muestreo que contiene cada especie (Moreno 2001). Se calculó con la siguiente fórmula:

$$Bootstrap = S + \sum (1 - p_j)^n$$

Donde: S = Riqueza de especies, p_j = proporción de unidades de muestreo que contiene a cada especie j , n = tamaño de la muestra.

Para analizar la variación de la estructura del componente de comunidad se utilizaron los siguientes descriptores:

Curvas de rango-abundancia: Para describir la distribución de abundancias de los taxa de helmintos, se trazaron curvas de rango-abundancia para cada componente de comunidad. Las gráficas presentan información sobre la riqueza, diversidad y

dominancia/equidad observados en cada componente de comunidad. La secuencia de ordenación se derivó de la relación del logaritmo base 10 de la proporción (p_i) de individuos. Siendo p_i la proporción de individuos del total de la muestra que corresponde a la especie i . Se obtiene dividiendo n_i/N . Donde n_i = número de individuos correspondientes a la especie determinada i , N = número total de individuos de todas las especies.

Riqueza específica (S): número total de especies.

Análisis de diversidad

Índice de diversidad de Shannon-Wiener: este índice se utilizó para expresar la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. El cual mide el grado promedio de incertidumbre al predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra. Tiene valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno 2001). Se calculó de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i$$

Donde $p_i = n_i/N$, n_i es el número de individuos de la especie i , N es el número total de individuos de todas las especies.

Índice de dominancia de Berger-Parker: se calculó este índice como una medida de dominancia numérica, para expresar la importancia proporcional de la especie más abundante. El incremento en el valor de este índice se interpreta como un aumento en la dominancia y una disminución de la equidad. Este índice tiene valores de 0 a 1, un valor de 1 nos indica que una sola especie domina toda la comunidad y un valor de 0 indica hay equitatividad en la abundancia de las especies (Moreno 2001). La fórmula empleada para calcular este índice de dominancia es:

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

Donde N_{max} es el número de individuos de la especie más abundante, N es el número total de individuos de todas las especies.

Índice de equidad de Pielou: se calculó para mediar la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Moreno 2001). Se calculó de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Donde H'_{max} es igual a $\ln(S)$

Análisis de Resemblanza

Para examinar la variabilidad en la composición de las comunidades se determinó si se comparten taxa entre los componentes de comunidad mediante el cálculo del coeficiente de similitud de Jaccard.

Este es un coeficiente descriptivo-cualitativo que evalúa la proporción promedio de especies compartidas por distintas comunidades, el intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno 2001). Este índice se calculó de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$I_J = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde a es el número de especies presentes en la comunidad A, b es el número de especies presentes en la comunidad B y c es el número de especies presentes en la comunidad A y B.

Para la interpretación gráfica el utilizó la técnica de conglomerados o clúster, que agrupa los sitios similares en cuanto a los taxa que se registraron en el muestreo. Esta técnica estadística multivariante agrupa la máxima homogeneidad en cada comunidad y a su vez la mayor diferencia entre las comunidades (De la Fuente 2011).

Análisis a nivel infracomunidad

El nivel de infracomunidad hace referencia a todas las especies de parásitos infectando a un solo hospedero (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997). Se analizó la estructura de las infracomunidades con el promedio del número de individuos de helmintos por hospederos y promedio de especies de helmintos por hospedero. De igual manera se calcularon como descriptores los índices de Berger-Parker, Pielou y Brillouin, calculados para las infracomunidades con el programa PAST 4.01

Para examinar la diversidad en las infracomunidades se utilizó el índice de Brillouin, ya que, es recomendado cuando toda la población ha sido censada. Su valor es menor al índice de Shannon-Wiener porque no hay incertidumbre; describe una colección conocida (Moreno 2001). Se calculó de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln N_i!}{N}$$

Donde \ln es logaritmo natural, N es el número total de individuos, N_i es el número total de individuos de la especie i y la expresión $N!$ significa N factorial.

Con el fin de examinar la similitud de las infracomunidades de acuerdo con la abundancia de los taxa de helmintos, se realizó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS). Para el cual se utilizó el índice de Bray-Curtis, para construir

la matriz de similitud. Se utilizó la medida denominada stress para evaluar la bondad de ajuste de las estimaciones. Un valor de stress menor a 0.1 indica que el gráfico corresponde a una ordenación de las unidades que resulta ideal, conteniendo toda la información original en la matriz de datos relacionada con similitudes entre unidades (Clarke 1993). Se utilizó un ANOSIM con una permutación de 999, para determinar las diferencias estadísticas, con un nivel de significancia $p < 0.05$, entre la similitud de las infracomunidades. ANOSIM es una prueba de permutación no paramétrica, análoga al análisis de varianza. Prueba la hipótesis nula de la similitud en la composición de helmintos en las infracomunidades. Un valor de la significancia de las diferencias entre la composición entre las infracomunidades que se examinaron (Clarke 1993).

Resultados

Riqueza de los componentes de comunidad

Para verificar la confiabilidad del inventario helmintológico se trazaron curvas acumulativas de especies (Fig. 6), ajustándolas al modelo de Clench. Los resultados del análisis de las curvas acumulativas de especies y su ajuste al modelo de Clench se muestran en la tabla 9. El coeficiente de correlación (R^2) en todos los casos fue mayor a 0.98, denotando un buen ajuste de los datos obtenidos al modelo. En ninguna de las localidades se llegó a la asíntota, esto nos indicó que hace falta examinar un mayor número de peces para completar el inventario helmintológico. El porcentaje de recolección de especies mostró que se recolectaron entre el 41 al 74 % de las especies que se podían localizar en estos componentes de comunidad en cada localidad en el tiempo de muestreo. Adicionalmente, se estimó el número de taxa que aún faltan por detectar en cada localidad, mediante el estimador de riqueza no paramétrico Bootstrap, se usó este estimador dado el número de especies raras en estas comunidades. El resultado de este análisis confirmó que en efecto, en cada localidad faltó un taxa por detectar.

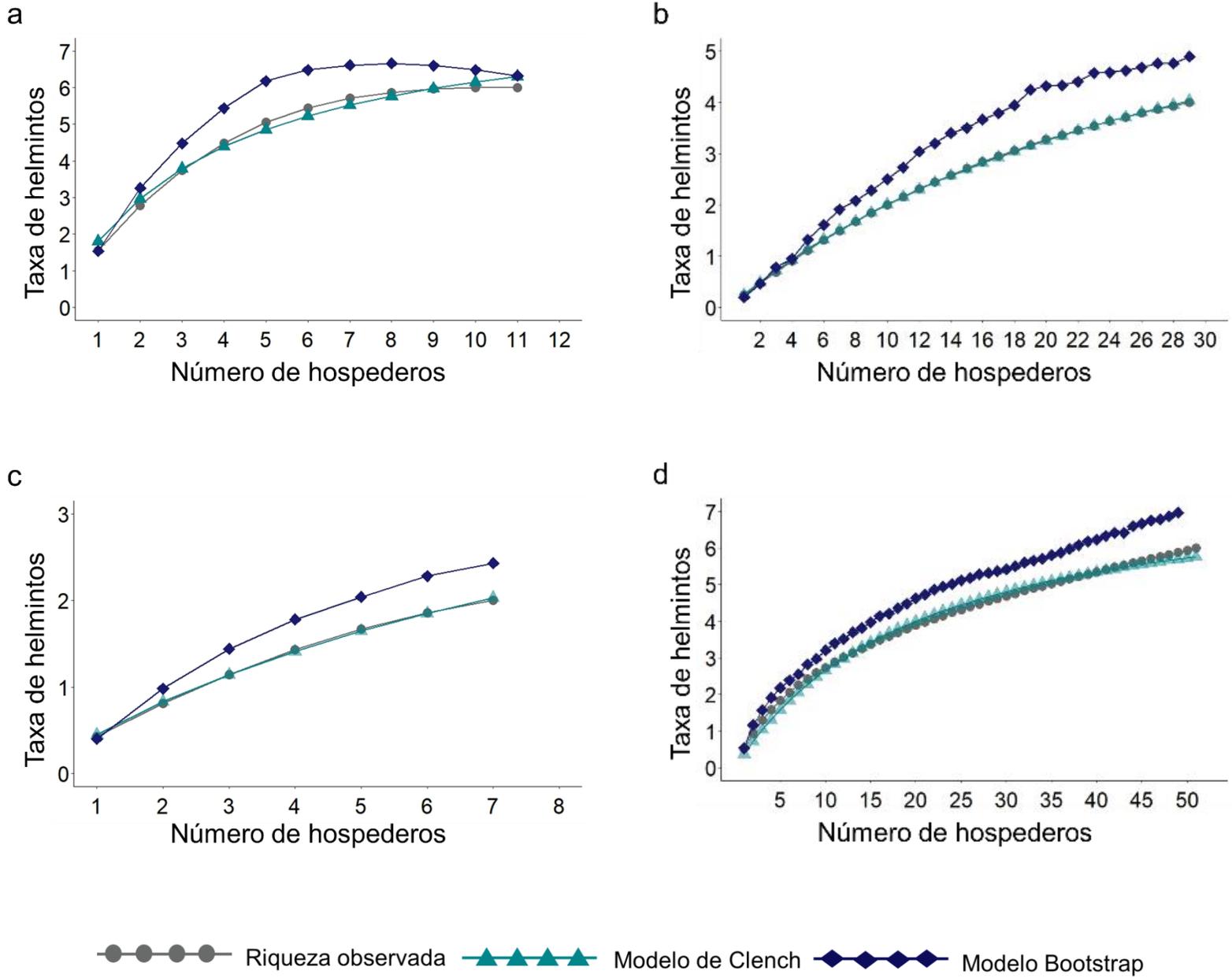


Figura 6. Curvas de acumulación de especies de helmintos recolectados en: a) Puente La Luz, b) Ojo de Agua, c) San Francisco y d) Río Francés.

Tabla 9. Riqueza de especies registradas y estimadas por el modelo de Clench. **N** = Número de hospederos examinados, **S_o** = Riqueza observada, **a** = ordenada al origen, la intercepción de Y, representa la tasa de incremento del número de especies al inicio de la colecta, **b** = pendiente de la curva, **S_E a/b** = riqueza estimada (Clench), **R²** = Correlación entre el modelo de Clench y los datos, **P** = pendiente del último punto de la curva, **% sp. (Clench)** = proporción de helmintos registrados, **Bootstrap** = estimador de riqueza no paramétrico.

Localidad	N	S _o	Parámetros de modelo de Clench		R ²	S _E a/b	P	% sp. (Clench)	Bootstrap
			A	B					
San Francisco	7	2	0.498035	0.102628	1.00	4.85	0.169	41%	2.43
Puente La Luz	11	6	2.302639	0.274255	0.98	8.40	0.143	71%	6.32
Ojo de Agua	29	4	0.261701	0.030461	1.00	8.59	0.074	47%	4.89
Río Francés	51	6	0.396023	0.049067	0.99	8.07	0.032	74%	7.14

Descripción de los componentes de comunidad de helmintos

En la figura siete se representa la distribución de abundancias de los taxa de helmintos en los cuatro componentes de comunidad. Estas localidades estuvieron dominadas por metacercarias de tremátodos. En Puente La Luz *Diplostomum* sp. fue dominante con 52 individuos, es decir, representó el 68.42% de la comunidad de helmintos en esta localidad. Río Francés presentó una dominancia de *Clinostomum* sp. con 32 individuos, representando el 59.26% de la comunidad de helmintos en la

localidad. En contraste, Ojo de Agua fue el componente con menor dominancia ya que, *Diaphorocleidus kabatai* con cinco individuos, representó el 35.71% de la comunidad de helmintos.

En la tabla 10 se muestran los descriptores de la estructura del componente de comunidad de helmintos de *Astyanax aeneus*. El número de helmintos individuales varió de cuatro a 76 individuos por componente. En tanto, el número total de taxa de helmintos varió entre dos a seis, siendo mayor en Puente La Luz y Río Francés.

Lo antes mencionado se confirmó con el índice de dominancia de Berger-Parker, los valores de este índice indicaron una dominancia media de *Diplostomum* sp. y *Clinostomum* sp. en Puente La Luz y Río Francés respectivamente, como lo indicaron las curvas de rango-abundancia, al tener estos valores de dominancia, los valores del índice de equidad de Pielou disminuyeron, por ejemplo, en Ojo de Agua se obtuvo un valor de 0.96, el cual indicó que los cuatro taxa tienen una proporción de abundancias semejante. De la misma manera, el índice de Shannon-Wiener con valores que van de 0 cuando hay una sola especie a logaritmo de S, cuando todas las especies están igualmente representadas por el mismo número de individuos (Magurran 1988), confirmaron la alta equidad de abundancias de San Francisco y la baja uniformidad de la distribución de abundancias en Puente La Luz y Río Francés. Estos resultados confirmaron que en efecto, la dominancia de un taxa tuvo una alta influencia en la estructura de la comunidad.

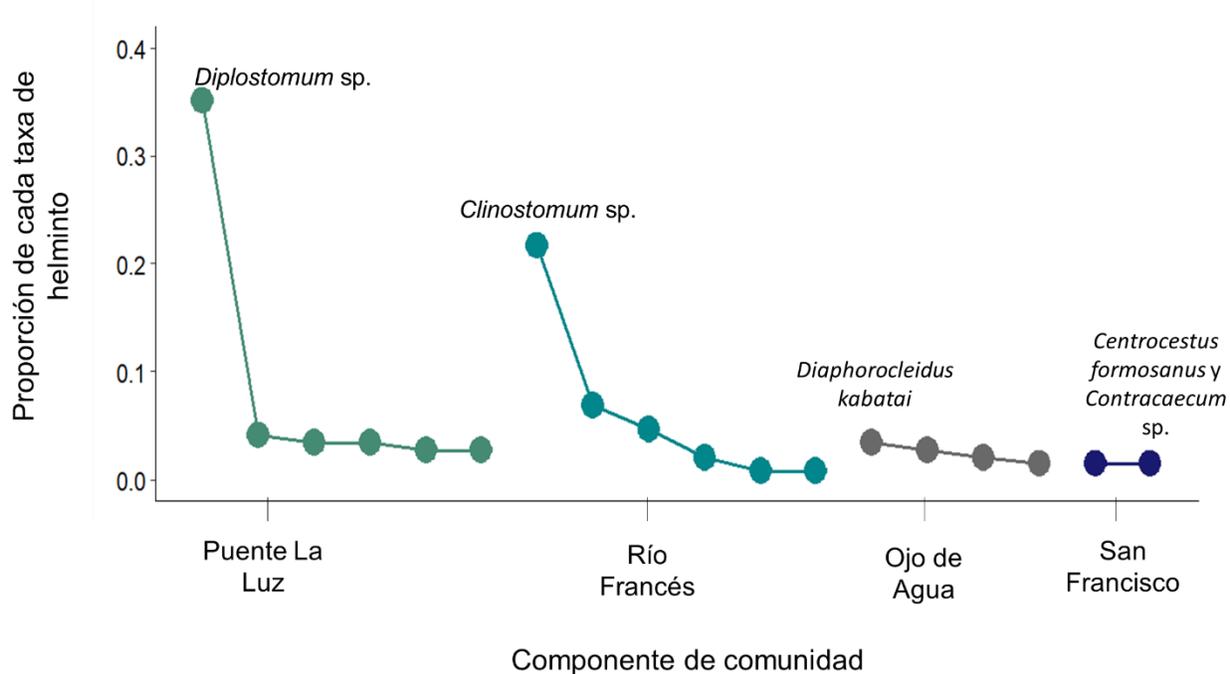


Figura 7. Curvas de rango-abundancia de los taxa de helmintos parásitos de *A. aeneus* recolectados en cuatro localidades en el río Grijalva, Chiapas. La gráfica representa la proporción del número de helmintos de cada especie respecto del total de helmintos recolectados en cada componente de comunidad (P_i); los marcadores se ordenan por secuencia de este valor en cada localidad; identificando únicamente la especie con el mayor P_i , es decir, la especie más dominante en cada componente de comunidad.

Tabla 10. Descriptores de la estructura del componente de comunidad de helmintos de *Astyanax aeneus*.

Índice	Puente La Luz	Río Francés	Ojo de Agua	San Francisco
Total de helmintos	76	54	14	4
Número de taxa	6	6	4	2
Berger-Parker	0.68	0.59	0.36	0.5
Shannon-Wiener	1.13	1.20	1.33	0.69
Pielou	0.63	0.67	0.96	1

Resemblanza de los componentes de comunidad

En la figura ocho se representa gráficamente los valores obtenidos del índice de similitud de Jaccard. Los resultados obtenidos indicaron que entre Puente La Luz y Ojo de Agua hay una mayor similitud en la composición de taxa de helmintos ya que, entre estos dos componentes de comunidad se comparten tres taxa, además de ser los componentes de comunidad más cercanos, entre estos dos componentes hay una distancia aproximada de 2.19 km. En contraste, entre Puente La Luz y Río Francés los valores de similitud fueron bajos, esto porque solo comparten un taxa de helmintos, esto se explicó porque son los dos componentes que se encuentran más alejados, con una distancia aproximada de 72.8 km.

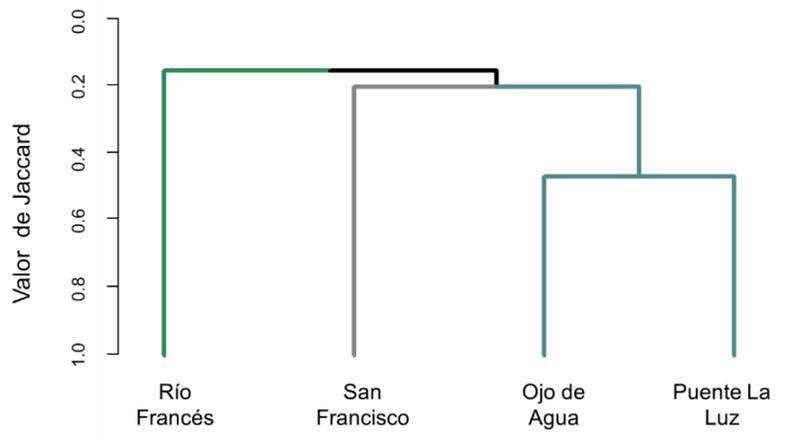


Figura 8. Índice de similitud de Jaccard de las comunidades componentes de helmintos de *A. aeneus*.

Descripción de las infracomunidades

En la tabla 11 se muestran los descriptores de la estructura de infracomunidades de helmintos de *A. aeneus*. El análisis de infracomunidad permitió determinar que en general hay un bajo número de helmintos y riqueza de taxa en las infracomunidades. En este nivel *Clinostomum* sp. es el taxa dominante ya que, se registró en 16 infracomunidades. Presentando el mismo patrón del componente de comunidad, a mayores valores de dominancia menor fue la equidad en las infracomunidades.

Tabla 11. Descriptores de la estructura de las infracomunidades de helmintos de *Astyanax aeneus*. Los valores presentados son el promedio de los descriptores calculados en cada infracomunidad \pm SD, entre paréntesis el mínimo y máximo de cada descriptor.

	Puente La Luz Infracomunidades = 11	Ojo de Agua infracomunidades = 29	San Francisco Infracomunidades = 7	Río Francés Infracomunidades = 51
Número de helmintos	8.44 \pm 18.45 (1 - 57)	2.8 \pm 2.39 (1- 7)	1.33 \pm 0.58 (1 - 2)	2.25 \pm 1.82 (1 -8)
Número de taxa por hospedero	1.89 \pm 1.05 (1 - 4)	1.4 \pm 0.89 (1 - 3)	1 \pm 0 (1 - 1)	1.13 \pm 0.34 (1 -2)
Berger-Parker	0.76 \pm 0.27 (0.33 - 1)	0.89 \pm 0.26 (0.43 - 1)	1 \pm 0 (1 - 1)	0.96 \pm 0.11 (0.5 - 1)
Brillouin	0.25 \pm 0.25 (0 - 0.60)	0.15 \pm 0.34 (0 - 0.76)		0.04 \pm 0.11 (0 - 0.35)
Pielou	0.86 \pm 0.28 (0.36 - 1)	0.98 \pm		0.78 \pm 0.23 (0.54 - 1)
Taxa dominante	<i>Procamallanus neocaballeroi</i> domino en 36.36%	<i>Diaphorocleidus kabatai</i> domino en 10.34%	<i>Contraecaecum</i> sp. Domino en 28.57%	<i>Clinostomum</i> sp. domino en 31.37%

Con el objetivo de examinar los patrones de similitud en la distribución de abundancia de los taxa de helmintos en las infracomunidades se realizó el análisis de ordenamiento no métrico NMDS. El análisis NMDS con el índice de similitud de Bray-Curtis, indicó un buen ordenamiento, ya que se obtuvo un valor de stress menor a 0.05, indicándonos que toda la información ha sido representada en las dos dimensiones del análisis.

En la figura nueve se puede observar que, en las dos dimensiones del análisis, las infracomunidades se diferenciaron entre sí y se distribuyeron en el espacio multivariado distinguiendo la localidad de procedencia. Esto se comprobó con el análisis ANOSIM ($R = 0.2538$; $p < 0.05$ con 999 permutaciones) el cual, indicó una diferencia estadísticamente significativa entre las infracomunidades. Se observó (Fig. 12) que las infracomunidades de Ojo de Agua presentaron un alto grado de similitud con Puente La Luz, lo cual coincide con los resultados del análisis de similitud de Jaccard que se realizó a nivel componente de comunidad.

El NMDS sugirió que los nemátodos *Spiroxys* sp., *Procamallanus neocaballeroi* y las metacercarias de *Diplostomum* sp. son los taxa que distinguieron a la localidad Puente La Luz. En tanto que la presencia del monogéneo *Characithecium costaricensis* y el tremátodo *Prosthenhystera obesa* dio la similitud observada entre Puente La Luz y Ojo de Agua. La localidad Río Francés se distinguieron por la presencia de Capillariidae gen. sp. y de los tremátodos *Magnivitellinum simplex* y las metacercarias de *Clinostomum* sp. Esta localidad compartió con Ojo de Agua el monogéneo *Diaphorocleidus kabatai* y con San Francisco las larvas del nemátodo *Contraecaecum* sp. Finalmente, las metacercarias de *Centrocestus formosanus* dieron la similitud entre Ojo de Agua y San Francisco.

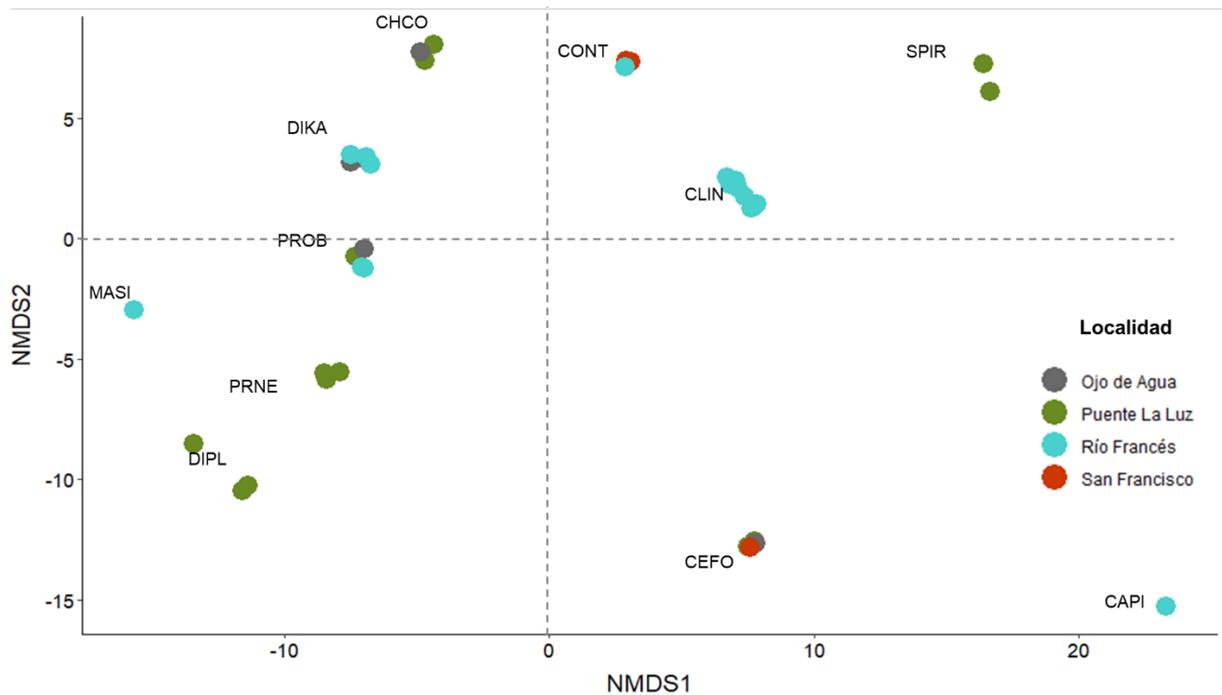


Figura 9. Análisis NMDS de la abundancia de los taxa de helmintos e infracomunidades. Mediante la distancia de Bray-Curtis (2D). Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Discusión

Los análisis de riqueza en el componente de comunidad sugieren que nuestro esfuerzo de muestreo fue suficiente para lograr un inventario que incluye más del 70 % de los taxa de helmintos en los componentes de comunidad. Lo que nos permite tener la certeza de describir la composición y estructura de las comunidades con base en la mayoría de las especies y especialmente con las especies más abundantes y representativas en los peces en las localidades muestreadas. Para incrementar la cobertura de nuestro inventario, tendríamos que examinar un mayor número de hospederos.

Se ha demostrado que la densidad poblacional de los hospederos es uno de los factores que influye de manera directa en la distribución y dispersión de los parásitos entre los hospederos individuales. Esto sucede porque la tasa a la cual cada hospedero adquiere las especies de parásitos puede estar determinada por cuántos individuos están disponibles para la colonización por los parásitos. Es decir, la probabilidad de mayor riqueza en especies de parásitos se orienta hacia las poblaciones más densas de hospederos, ya que este factor favorece la transmisión de los parásitos. Las altas densidades poblacionales de los hospederos pueden facilitar los procesos de transmisión, tanto dentro de una misma especie o entre especies de hospederos. Incrementándose de esta forma el número promedio de especies de helmintos por hospederos (Takemoto et al. 2005; Salgado-Maldonado et al. 2014).

Los resultados que se presentaron en este capítulo demuestran que las comunidades de helmintos parásitos de las poblaciones de *A. aeneus* en la parte media de la cuenca del río Grijalva son pobres, con bajas abundancias de individuos y dominadas por unas pocas especies. Esto si lo comparamos con trabajos en otros ríos, por ejemplo, en el río Lacantún se han reportado 24 taxa de helmintos, en el río Panuco 31 taxa de helmintos, en el río Lerma 43 taxa de helmintos y en el río Papaloapan 85 taxa de helmintos (Salgado-Maldonado et al. 2001, 2004, 2005, 2014).

Los análisis indican que las comunidades de helmintos parásitos de *A. aeneus* a nivel componente de comunidad e infracomunidad son poco ricas y diversas, y se

encuentran dominadas numéricamente por un taxa (*Diplostomum* sp.). Este patrón de alta dominancia y baja diversidad es un patrón típico de comunidades de helmintos pobres en número de taxa (Kennedy 1999). Además, algunos hospederos llegan a tener muchos helmintos, mientras que muchos hospederos tienen pocos o ningún parásito (Ives 1991; Poulin 1998).

Los resultados de Berger-Parker y las curvas de rango abundancia nos indicaron que hay una alta dominancia por metacercarias de tremátodos. Esta dominancia por tremátodos también ha sido reportada por Salgado-Maldonado et al. (2014) en el río Lacantún, los taxa dominantes fueron dos tremátodos *Wallinia chavarriae* y *Uvulifer ambloplitis*, al igual que el monogéneos *Urocleidoides strombicirrus* y el nemátodo *Spiroxys* sp. Sin embargo, Acosta et al. (2015) reportan que los monogéneos *Diaphorocleidus kabatai* y *Characithecium costaricensis* mostraron una alta dominancia, estos taxa fueron descritos por primera vez parasitando las branquias de *Astyanax* sp. por Mendoza-Franco et al. (2009).

Tanto los componentes de comunidad como las infracomunidades denotan una baja similitud en su composición y abundancia que se explica por la distancia entre las localidades, la distancia entre las localidades más lejanas fue de 72.88 km. Poulin (2003) y Poulin et al. (2011) han demostrado que la similitud de comunidad de parásitos disminuye a medida que aumenta la distancia entre los sitios de muestreo.

Como bien se ha mencionado la riqueza, diversidad y abundancia de helmintos a nivel infracomunidad es baja. Fernández et al. (2015b) han reportado que el 60 % del total de los hospederos estuvo parasitado, el promedio de parásitos por hospedero fue de 14.0 ± 93.2 . Mientras que Bautista-Hernández et al. (2015) reportaron una riqueza de 3, una dominancia 0.99 y 0.01 para el hospedero *Xiphophorus birchmanni*.

En conclusión, las comunidades de helmintos a nivel componente de comunidad e infracomunidad son poco ricas y diversas y se encuentran dominadas por endohelmintos tremátodos.

**Capítulo IV. Estructura de
los elementos de la
metacomunidad de
helmintos parásitos de
*Astyanax aeneus***

Introducción

La teoría de metacomunidades permite analizar la variación espacial en la estructura de las comunidades. El objetivo central de la ecología de metacomunidades es explicar y explorar la variación de la composición de las comunidades locales (mediada por la dispersión) y examinar la influencia de los factores bióticos y abióticos sobre la variación de su estructura (Leibold 2011). Con el propósito de explorar procesos que pudiesen originar los patrones observados en la distribución de los taxa de helmintos parásitos de *A. aeneus* entre las localidades muestreadas en esta investigación en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas, aplicamos análisis de metacomunidades.

El concepto de metacomunidad se refiere a un conjunto de comunidades que están conectadas por la dispersión de varias especies que potencialmente interactúan entre sí (Leibold y Mikkelsen 2002). Al considerar la dinámica de dispersión como fuerza que afecta los grupos de especies, este concepto aporta una manera para entender las dinámicas ecológicas a escalas espaciales mayores que a nivel local (Ricklefs y Schluter 1993). La estructura de una metacomunidad busca evaluar cómo se organizan los grupos de especies a lo largo de un gradiente ambiental. Se han desarrollado dos aproximaciones en la teoría de metacomunidades para explicar la variación espacial de la composición de especies de una metacomunidad. La primera se enfoca en los denominados cuatro modelos o paradigmas de la teoría de metacomunidades, que pretenden explicar y entender qué mecanismos subyacentes (dispersión, interacciones bióticas y respuestas a cambios medioambientales) determinan la organización de un metaensamblaje. La segunda, evalúa las características de la distribución de especies respecto a un gradiente y describe la estructura del metaensamblaje para determinar el patrón que más se ajusta a la distribución de las especies (Leibold y Mikkelsen 2002; Presley et al. 2009). A continuación, se explica el primer enfoque, describiendo los cuatro paradigmas y cómo es la estructura de la metacomunidad a partir de ellos.

Cada paradigma utilizado para describir y explicar la estructura de la comunidad involucra diferentes aspectos de la dinámica espacial en los grupos de especies. El primer paradigma, **dinámica de parches** asume que los parches existentes son idénticos, cada uno de estos es capaz de contener poblaciones, pero pueden estar ocupados o no, y están sometidos tanto a las extinciones estocásticas como determinísticas. La dispersión contrarresta estas extinciones al proveer una fuente de colonización de los parches. Sin embargo, los modelos de dinámicas de parche asumen explícitamente que la dispersión es global, ya que carecen de una estructura espacial explícita. Esta perspectiva reconoce que las dinámicas espaciales pueden enriquecer la persistencia de las especies y que el número de éstas en una región puede surgir a partir de la unión de varias dinámicas entre parches. Estas dinámicas están dominadas por la extinción local y la colonización. La característica más importante de este tipo de modelos consiste en la coexistencia regional a través de un efecto compensatorio entre la habilidad competitiva y la dispersión, entre la fecundidad y la dispersión o entre la dispersión y la habilidad competitiva. Lo anterior implica que la coexistencia se da siempre que las tasas de dispersión se mantengan de manera tal, que las especies dominantes no lleven a la extinción a especies competidoras (Chase et al. 2005; Leibold, 2011).

El segundo paradigma **efectos de masa** asume que la heterogeneidad ambiental puede favorecer o no, de manera diferencial, la presencia y dispersión de las especies. A pesar de las condiciones ambientales, las especies pueden persistir en hábitats no aptos, en forma de poblaciones sumidero donde la dispersión mantiene las relaciones fuente-sumidero entre las poblaciones de los parches. El movimiento de los individuos o las especies depende de las relaciones de densidad que haya entre los parches, por lo que los individuos se moverán desde los más densos a los menos densos. Los efectos de masa permiten la coexistencia de más especies en comparación con comunidades cerradas donde no se tiene en cuenta la dispersión. Sin embargo, al tener en cuenta la dispersión, estos modelos predicen una homogenización de especies a nivel regional conforme la dispersión incrementa. Tanto en estos modelos, como en los de dinámica de parches, no existe una correspondencia entre las condiciones ambientales locales y

la composición de la comunidad debido a la presencia de poblaciones sumidero (Leibold et al. 2004; Chase et al. 2005; Leibold 2011).

El tercer paradigma de **clasificación de especies** es la perspectiva más convencional para abordar la evaluación de comunidades o grupos de especies. Estos modelos asumen que existe heterogeneidad ambiental donde las especies persisten gracias a sus características e interacciones con otras especies que permiten mantener poblaciones estables. La dispersión en estos modelos tiene un papel secundario y su importancia radica en la posibilidad de colonización, que a su vez genera cambio en el ambiente en espacio y tiempo (Chase et al. 2005; Leibold, 2011). El último paradigma denominado **neutral** asume que todas las especies de la metacomunidad tienen un éxito reproductivo equivalente, es decir, tasas de nacimientos, muerte y exclusión competitiva iguales. Estos modelos también asumen que no hay variación entre las localidades y que ningún cambio en las condiciones ambientales pueden influir en las tasas de nacimiento o muerte de las especies (Chase et al. 2005; Leibold, 2011).

El segundo enfoque empleado para el estudio de metacomunidades es el relacionado con los patrones de distribución. Desde este enfoque se evalúan las características de la distribución de las especies a través de un gradiente ambiental. Estos patrones de distribución surgen como resultado de los diferentes mecanismos de las dinámicas espaciales, y se manifiesta como una estructura particular de la metacomunidad. Este análisis denominado Análisis de los Elementos de la Estructura de la Metacomunidad, desarrollado por Leibold y Mikkelsen (2002) permite realizar una evaluación simultánea de múltiples patrones idealizados respecto a la metacomunidad. Los elementos de la estructura de la metacomunidad involucran tres características, que, al evaluarse secuencialmente, determinan el patrón al cuál se ajusta mejor la metacomunidad (Leibold y Mikkelsen 2002).

El primer elemento para evaluar se denomina coherencia, y hace referencia a qué tan secuencial se da la presencia o ausencia de especies en las localidades en un gradiente ambiental (Leibold y Mikkelsen 2002). Una metacomunidad con coherencia perfecta presentará una secuencia de especies sin ninguna interrupción por ausencia de especies. Debido a que las metacomunidades usualmente se restringen a un grupo de especies, y a que estos grupos presentan similitudes ecológicas entre las especies

que los conforman, un cierto grado de coherencia es un atributo que se da en casi todas las metacomunidades (Presley et al. 2010). El siguiente elemento es el recambio, que refleja la tendencia de las especies a reemplazarse entre un sitio y otro (Leibold y Mikkelson 2002). Este concepto también se encuentra inversamente relacionado con el grado de anidamiento, el cual hace referencia a cómo la composición de especies de una localidad puede estar incluida (anidada) dentro de otra; es decir, a mayor recambio de especies en la metacomunidad, menor es el grado de anidamiento y viceversa. El último elemento para evaluar es el agrupamiento, que es el grado en el cual los límites de distribución de las especies están agrupados (Leibold y Mikkelson 2002). El grado de agrupamiento puede ser un indicador de interacciones fuertes entre las especies agrupadas o un efecto importante del gradiente ambiental sobre grupos enteros de especies y sus relaciones, en lugar del efecto sobre una especie particular. Estos tres elementos permiten determinar a qué patrón idealizado se ajusta mejor una metacomunidad.

Considerando lo anterior, los objetivos de este capítulo son los siguientes:

Objetivos

- Identificar el patrón de distribución de los taxa de helmintos de *A. aeneus* a través del análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad
- Evaluar la influencia que tienen las variables fisicoquímicas, del hábitat y biológicas sobre la estructuración de las comunidades de helmintos de *A. aeneus*.

Materiales y métodos

Los análisis que a continuación se presentan se realizaron a nivel componente de comunidad (datos sumados de todos los peces de *A. aeneus* examinados en una localidad y fecha) e infracomunidad (datos de cada individuo de *A. aeneus*).

Elementos de la estructura de la metacomunidad

Los elementos de la estructura metacomunitaria (coherencia, recambio y agrupamiento) se determinaron con el paquete Metacom del programa R. El análisis se aplicó a una matriz de presencia-ausencia, la cual se ordenó mediante promedios recíprocos (Leibold y Mikkelson 2002). Esto produce una matriz de incidencia donde los sitios con una composición de especies similar se ubican cerca unos de otros a lo largo de un eje de ordenación, al igual que las especies con una ocurrencia similar se ubican cerca una de otras.

Los elementos de la estructura metacomunitaria se evaluaron en el siguiente orden: 1) coherencia, 2) recambio y 3) agrupamiento.

Coherencia: se evaluó contando el número de ausencias incrustadas, es decir, interrupciones en la distribución de especies o en las composiciones de los sitios. Una metacomunidad con coherencia perfecta no tiene ausencias incrustadas. El número de ausencias incrustadas se compara estadísticamente con una distribución nula creada aleatorizando elementos de la matriz de datos, contando el número de ausencias incrustadas y repitiendo el procedimiento para 1000 iteraciones. Si el número de ausencias empíricas incrustadas no es significativamente diferente del esperado por casualidad, las especies no responden al mismo gradiente ambiental y se considera que la metacomunidad tiene una estructura aleatoria. La metacomunidad con más ausencias incrustadas de lo esperado por casualidad (coherencia negativa) tiene

distribuciones de tablero de ajedrez. La metacomunidad con coherencia positiva tiene menos ausencias incrustadas de los esperado por causalidad e incluyen una serie de estructuras que se distinguen mediante la evaluación de recambio y agrupamiento (Presley et al. 2010) (Fig. 10).

Recambio: se mide como el número de veces que una especie reemplaza a otra entre dos sitios. El número observado de reemplazos en una metacomunidad se compara con una distribución de valores generados aleatoriamente basados en un modelo nulo que cambia aleatoriamente rangos completos de especies (Leibold y Mikkelsen 2002). La rotación significativamente baja (negativa) es consistente con las distribuciones anidadas. El recambio significativamente alto (positivo) es consistente con distribuciones Gleasonianas, Clementsianas o espaciadas uniformemente, lo que requiere un análisis de agrupamiento para distinguir entre ellas (Presley et al. 2010) (Fig. 10).

Agrupamiento: este elemento se evaluó con el Índice de Morisita para diferenciar entre las distribuciones Clementsianas, Gleasonianas y uniformes el cual, mide el agrupamiento de los límites de la distribución de especies contando el número límites terminales en cada sitio. El valor esperado del índice de Morisita es 1, valores no significativos diferentes a 1 indican que los límites de las distribuciones son aleatorios, indicando una distribución Gleasoniana. Resultados significativos mayores a 1 indican que los límites de las distribuciones están agrupadas, consistentes con una distribución Clementsiana. Resultados significativos menores a 1, indican una distribución híperdispersa de los límites de las especies, lo que coincide con una distribución uniforme (Presley et al. 2010) (Fig. 10).

Estos elementos de la estructura metacomunitaria se calcularon para dos ejes de correspondencia. El primer eje representa el mejor orden posible de sitios y especies para maximizar la correspondencia entre los puntajes de especies y de sitios. El segundo eje también maximiza la correspondencia entre los puntajes de las especies y de los sitios, pero están limitados a no estar correlacionados con los ejes anteriores, aportado información biológicamente significativa. Los análisis de los elementos de la

estructura de la metacomunidad basados en ejes secundarios puede proporcionar información sobre las distribuciones de especies más allá de la obtenida en el primer eje (Gauch 1982; Presley et al. 2009).

El análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad se realizó con la paquetería “metacom” en el software R (Dallas 2014).

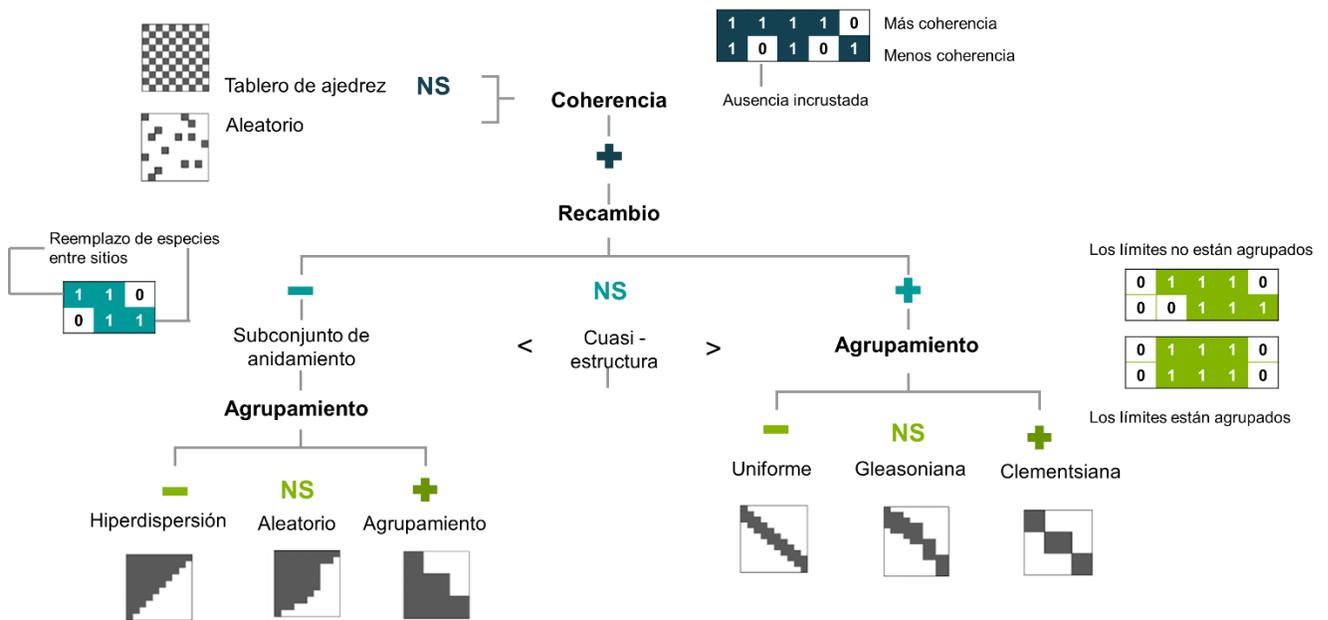


Figura 10. Representación de la aproximación jerárquica basada en el análisis de los elementos estructurales de la metacomunidad. Se ejemplifican las combinaciones de los resultados consistentes con las seis estructuras ideales, tres patrones de pérdida de especies y seis cuasi estructuras. En los cuadros con números, las columnas representan especies y las filas los sitios. NS = valores no significativos, el signo + = significativamente positivo y el signo - = significativamente negativo ($p < 0.05$). (Modificado de Rico-Chávez 2015 y Jiménez et al. 2020).

Partición de la varianza

Para explorar la influencia de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y de atributos del hospedero (como la talla) en la estructuración de las comunidades de helmintos se realizó análisis de partición de la varianza. Para esto, se utilizaron las matrices ordenadas que resultaron del análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad. Para realizar este análisis se utilizó la función “varpart” de la paquetería “vegan” del software R. Antes de realizar la partición de la varianza se realizó una selección hacia delante de las 25 variables que se registraron en campo, utilizando las funciones “Ordstep” y “forward.sel” de la paquetería “adespatial” del software R, para identificar qué variables explican mejor la composición de taxa de helmintos.

Los análisis dan atención particular a la talla del hospedero porque esta característica ha sido considerada como importante por diversos autores en el estudio de las comunidades de helmintos. Por ejemplo, Luque y Poulin (2004) indicaron que los peces pueden albergar numerosos estadios larvarios de helmintos que los usan como hospederos paraténicos e intermediarios, encontrando relación entre la abundancia larval de helmintos y la longitud corporal del pez.

Resultados

Análisis de la estructura de la metacomunidad a nivel componente de comunidad

Los resultados del análisis de los elementos de la estructura metacomunitaria se presentan en la tabla 12. La metacomunidad exhibió una coherencia significativamente positiva en cada uno de los ejes de correspondencia, indicando que hay menos ausencias de taxa dentro de los rangos ordenados, permitiendo seguir con el análisis de recambio y agrupamiento. Lo anterior indicó que existen dos gradientes latentes para los helmintos parásitos de *A. aeneus*.

De acuerdo con la ordenación de la matriz en el primer eje se presentaron más reemplazos de taxa de lo que se podría esperar por el modelo nulo, dando como resultado un recambio positivo no significativo. Sin embargo, el índice de Morisita indicó una distribución híperdispersa. Esto sugiere que en el primer eje de correspondencia la metacomunidad a nivel componente de comunidad mostró una estructura uniforme (Figura 11a, Tabla 12). Esto indicó que entre las localidades se comparten los taxa de helmintos, de los 11 taxa registrados cinco (*Characithecium costaricensis*, *Diaphorocleidus kabatai*, *Prosthenhystera obesa*, *Centrocestus formosanus*, *Contracaecum* sp.) se encontraron en al menos tres localidades. Puente La Luz y Ojo de Agua fueron las localidades que presentaron mayor similitud presentaron.

Por otra parte, el segundo eje presentó un recambio positivo no significativo y un agrupamiento mayor a uno no significativo, resultados consistentes con una estructura Cuasi-Gleasoniana (Figura 11b, Tabla 12). Es decir que, para este segundo eje, la distribución de los taxa de helmintos está determinada por la respuesta independiente de cada taxón a las condiciones ambientales que predominaron en cada localidad. Este tipo de respuesta puede estar vinculado por las necesidades que tienen los parásitos para completar su ciclo de vida. *A. aeneus* funciona tanto de hospedero definitivo como intermediario. Además, los ciclos de vida que tienen los taxones son tanto directos

como indirectos, es decir, que requieren más de un hospedero para cumplir con su ciclo de vida.

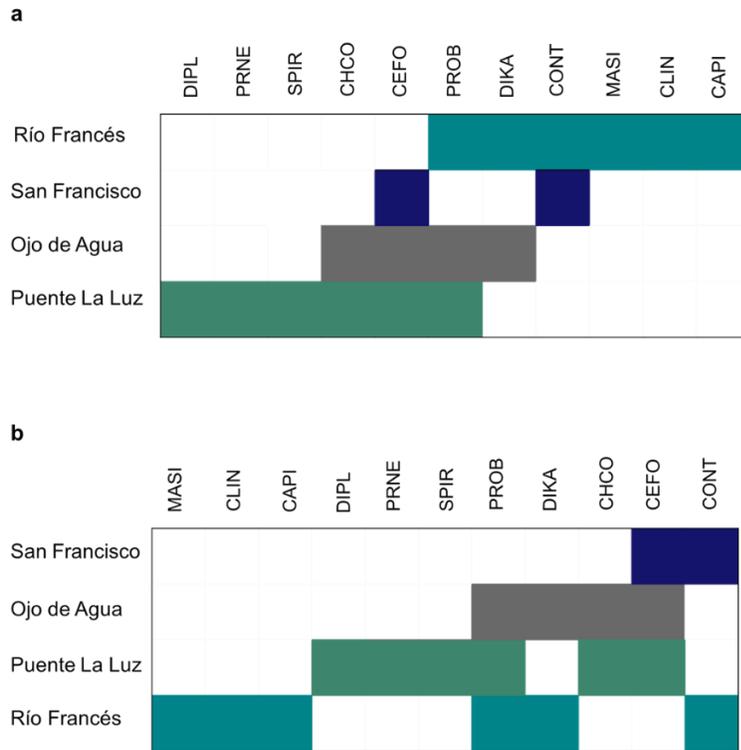


Figura 11. Estructura de la metacomunidad de los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* muestreados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Se reconoce una distribución uniforme en el primer eje y una distribución Cuasi-Gleasoniana en el segundo eje de correspondencia a nivel componente de comunidad, ordenados por promedio recíprocos (Leibold y Mikkelsen 2002). Los acrónimos utilizados son los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Tabla 12. Resultados de los análisis de coherencia, recambio de especies y agrupación de límites para las comunidades de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* a nivel componente de comunidad. Los análisis se realizaron por separado para los ejes de correspondencia uno y dos. Los resultados significativos ($P \leq 0.05$) están en negritas. **Abs** = número de ausencias incrustadas, **Prom** = promedio del modelo nulo, **Rep**= número de reemplazos, **I.M.** = índice de Morisita, **V** = Varianza, **E.M.** = estructura metacomunitaria.

Eje	Coherencia				Recambio			Agrupamiento		E.M	
	Abs	<i>P</i>	Prom	V	Rep	<i>P</i>	Prom	V	I.M.		<i>P</i>
Primario	2.00	<0.05	15.09	2.88	48.00	0.18	36.74	8.37	0.67	0.00	Estructura uniforme
Secundario	8.00	0.029	14.73	3.08	26.00	0.33	34.24	8.51	1.13	0.13	Cuasi estructura Gleasoniana

Partición de la varianza a nivel componente de comunidad

La variación en la composición de la metacomunidad de helmintos de *Astyanax aeneus* a nivel componente de comunidad se explicó débilmente por la talla de los peces. El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto explicó el 55 % de la variación en la composición de helmintos (Tabla 13). El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto es la variable que también tiene influencia en la abundancia de los taxa de helmintos, explicando en un 76 % las variaciones de la abundancia (Tabla 14).

Tabla 13. Análisis de partición de la varianza a nivel componente de comunidad (matriz de presencia-ausencia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Partición de la variación	Variable analizada	DF	R ² ajustado	P
Variable fisicoquímica	Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto	1	0.55	0.04
Atributo del hospedero	Talla del hospedero	1	0.08	1
Variable fisicoquímica + Atributo del hospedero		2	0.39	0.13
Residuo			0.61	

Tabla14. Análisis de partición de la varianza a nivel componente de comunidad (matriz de abundancia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Partición de la variación	Variable analizada	DF	R ² ajustado	P
Variable fisicoquímica	Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto	1	0.76	0.04
Atributo del hospedero	Talla del hospedero	1	0.26	0.75
Variable fisicoquímica + Atributo del hospedero		2	0.65	0.04
Residuo			0.35	

Análisis de la estructura de la metacomunidad a nivel infracomunidad

Los resultados del análisis de la estructura de la metacomunidad a nivel infracomunidad en dos ejes de correspondencia se presentan en la tabla 6. Estos resultados indicaron que la distribución que presentan los taxa de helmintos en los dos ejes de correspondencia es cuasi-Gleasoniana (Tabla 15, Figura 12a, b).

En los dos ejes se presentó una coherencia significativamente positiva. El número de reemplazos taxa de helmintos fue mayor al número promedio de reemplazos

del modelo nulo. El índice de Morisita fue estadísticamente no significativo mayor a uno, dando como resultado una distribución Cuasi-Gleasoniana, para ambos ejes de correspondencia, siguiendo el mismo patrón resultante a nivel componente de comunidad. Lo que indicó que los taxa de helmintos responden de manera independiente al gradiente ambiental.

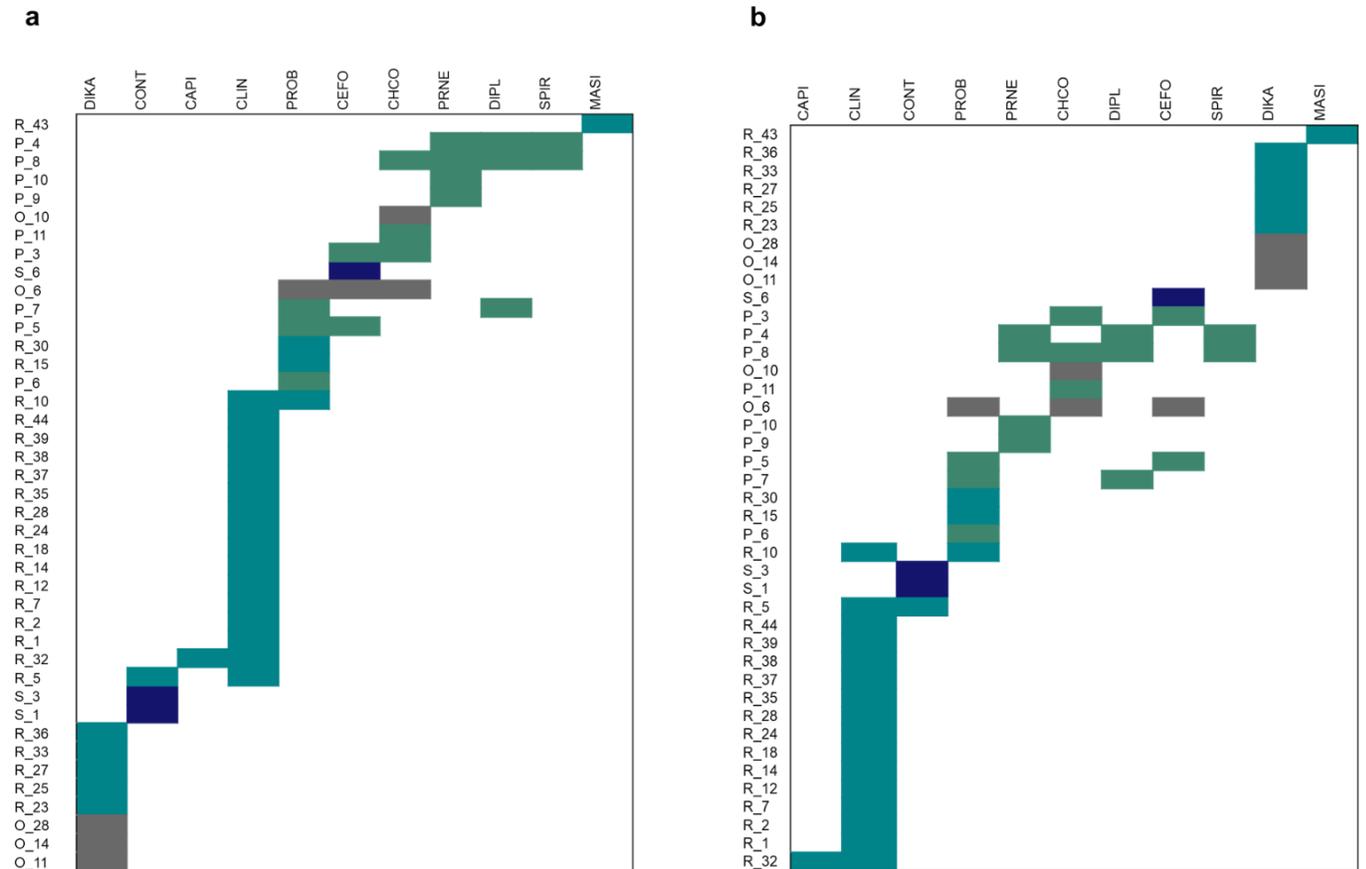


Figura 12. Estructura de la metacomunidad de los helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* muestreados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Se reconoce una distribución Cuasi-Gleasoniana en ambos ejes de correspondencia a nivel infracomunidad, ordenados por promedio recíprocos (Leibold y Mikkelsen 2002). Los acrónimos utilizados son los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO =

Diplostomum sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contracaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Tabla 15. Resultados de los análisis de coherencia, recambio de especies y agrupación de límites para las comunidades de helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* a nivel infracomunidad. Los análisis se realizaron por separado para los ejes de correspondencia uno y dos. Los resultados significativos ($P \leq 0.05$) están en negritas. **Abs** = número de ausencias incrustadas, **Prom** = promedio del modelo nulo, **Rep**= número de reemplazos, **I.M.** = índice de Morisita, **V** = Varianza, **E.M.** = estructura metacomunitaria.

Eje	Coherencia				Recambio			Agrupamiento		E.M	
	Abs	<i>P</i>	Prom	V	Rep	<i>P</i>	Prom	V	I.M.		<i>P</i>
Primario	14	<0.05	207.90	26.28	1433	0.14	1201.29	158.43	1.82	0.06	Cuasi estructura Gleasoniana
Secundario	26	<0.05	191.45	22.45	1652	0.31	1442.31	208.11	1.43	0.20	Cuasi estructura Gleasoniana

Partición de la varianza a nivel infracomunidad

La variación en la composición de helmintos de la metacomunidad a nivel infracomunidad tuvieron una baja explicación por la talla de los peces, ya que este atributo explicó el 1 % en la variación. Las variables lodo y pequeños rápidos explicaron el 18 % de la variación en la composición de helmintos de *Astyanax aeneus* (Tabla 16). El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto es la variable que explicó en un 8 % las variaciones de la abundancia de los taxa de helmintos (Tabla 17).

Tabla 16. Análisis de partición de la varianza a nivel infracomunidad para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Partición de la variación	Variable analizada	DF	R ² ajustado	P
Variable de la estructura de hábitat	Lodo	1	0.06	0.001
Variable de la estructura de hábitat	Pequeños rápidos	1	0.06	0.001
Atributo del hospedero	Talla del hospedero	1	0.01	0.02
Variable fisicoquímica + Atributo del hospedero		3	0.21	0.001
Residuo			0.79	

Tabla 17. Análisis de partición de la varianza a nivel infracomunidad (matriz de abundancia) para determinar la contribución de las variables fisicoquímicas, de la estructura del hábitat y un atributo del hospedero en la variación de la composición de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Partición de la variación	Variable analizada	DF	R² ajustado	P
Variable fisicoquímica	Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto	1	0.08	0.001
Atributo del hospedero	Talla del hospedero	1	0.02	0.09
Variable fisicoquímica + Atributo del hospedero		2	0.09	0.001
Residuo			0.91	

Discusión

El presente trabajo representa el primer análisis de la teoría de metacomunidades de helmintos parásitos de peces de agua dulce en México, tomando como modelo de estudio a *A. aeneus*. Las comunidades de helmintos parásitos son buenos modelos para aplicar la teoría de metacomunidades porque se ajustan con la definición de una metacomunidad, con especies que interactúan dentro de las poblaciones de los hospederos y se dispersan entre los hospederos (Leibold et al. 2004; Mihaljevic 2012). Este término de metacomunidades se ha aplicado a estudios sobre los mecanismos subyacentes a la dispersión de organismos (Dallas 2014). La teoría de metacomunidades es un modelo teórico y mecanístico que permite explicar las interacciones locales (intraespecie, interespecies, y entre las especies y el hábitat), y los procesos regionales (dispersión) para determinar los patrones espaciales de la distribución y diversidad de especies (Logue et al. 2011).

Los resultados de este proyecto indicaron que la metacomunidad de helmintos parásitos de *A. aeneus* a nivel componente de comunidad e infracomunidad es un ensamblaje con distribución Cuasi-Gleasoniana, es decir, que cada uno de los taxa de helmintos está respondiendo de manera independiente a las condiciones locales del ambiente. Las variables ambientales que probablemente afectan la disponibilidad de *A. aeneus* fueron las variables más importantes que influyen en la estructuración de la metacomunidad de helmintos. El conjunto de estos resultados sugiere que esta metacomunidad se puede situar en el paradigma de clasificación de especies o efectos de masa, debido a la importancia de los factores locales.

Este tipo de respuesta que presentaron los taxa de helmintos a las condiciones ambientales locales se puede asociar a los tres gremios de helmintos, los cuales son: ectoparásitos monogéneos especialistas (*Characithecium costaricensis* y *Diaphorocleidus kabatai*), 2) endoparásitos de vida corta (*Magnivitellinum simplex*, *Prosthenhystera obesa* y *Procamallanus neocaballeroi*), 3) y larvas principalmente de endohelmintos de vida larga (*Clinostomum* sp., *Diplostomum* sp. *Centrocestus formosanus*, *Contracaecum* sp., *Spiroxys* sp. y Capillariidae gen. sp.). Además, un poco

más de la mitad de los taxa son alogénicos, es decir, que necesitan a más de un hospedero para completar su ciclo de vida y, por lo tanto, sus requerimientos son diferentes.

Las características ambientales locales, como el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto pueden ser importante para los parásitos a través de varios mecanismos indirectos y directos. Esta variable puede afectar la abundancia de helmintos indirectamente porque se ha demostrado que el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto influye en la distribución de las poblaciones de *A. aeneus* (Torres-Castro et al. 2009), aumentando o disminuyendo la disponibilidad de hospederos para los helmintos. Además, las variables fisicoquímicas, como la concentración de oxígeno, pH y temperatura regulan las poblaciones de moluscos que actúan como hospederos intermediarios para los helmintos, haciendo que sus densidades varíen dependiendo de las condiciones ambientales (Marcogliese y Cone 1996).

En tanto, Raymond et al. (2006) determinaron que la concentración de oxígeno disuelto contribuyó a la selección de hábitat de *Afrodyplozoon polycotyleus* en el pez *Barbus* sp. en el Parque Nacional de Kibale, Uganda, porque es tolerante a la hipoxia, y los hábitats hipóxicos pueden ofrecer un entorno menos competitivo si otros parásitos son sensibles a los niveles bajos de oxígeno. Hasta cierto punto, esta hipótesis de selección de hábitat está respaldada por los resultados de este trabajo ya que, *Characithecium costaricensis* se registró únicamente en localidades con bajo porcentaje de saturación de oxígeno, mientras que *Diaphorocleidus kabatai* se registró en la localidad con el valor más alto de porcentaje de saturación de oxígeno disuelto. Es posible que las condiciones hipóxicas aumentan la probabilidad de transmisión, si estos monogéneos infectan al hospedero a través de la corriente respiratoria entonces la mayor tasa de ventilación branquial que caracteriza a algunos peces en condiciones hipóxicas puede facilitar la transmisión (Olowo y Chapman 1996; Raymond et al. 2006). El cambio de las variables ambientales, por el ejemplo, la concentración de oxígeno, el pH y la temperatura ocasionan en los peces estrés físico. Este estrés afecta a los componentes funcionales de las células, como las enzimas y las membranas; además, modifica funciones como la respiración, osmorregulación y respuesta inmune, esta

última modificación da como resultado un sistema inmunosuprimido (Auró de Ocampo 1999). Ayudando a que el parásito infecte con mayor éxito al hospedero.

Mientras que el lodo y pequeños rápidos son variables que también están condicionando la composición de la metacomunidad de *A. aeneus*. Algunos monogéneos y cercarias (ejemplo, *Urocleidus baldwini*, *Himasthla rhigedana*, *Parorchis acanthu*) se encuentran en el sustrato antes de infectar a sus hospederos (Fingerut et al. 2003a, b; Blonar et al. 2015). Algunos de los estadios larvales que se encuentran en este tipo de sustrato podrían parasitar a *A. aeneus*, cuando nada hacia el fondo para ramonear el perifiton y alimentarse. Mientras que los pequeños rápidos o bien la velocidad del agua han influido en la estructura de la comunidad de parásitos en función de los mecanismos de adaptación, especialización, dispersión de los parásitos, así como de la disponibilidad de hospederos intermediarios (Días et al. 2006; Rodríguez-González y Vidal Martínez 2008). Aunque son pocos los trabajos que relacionan la velocidad del agua, como factor estructurante de las comunidades de parásitos, algunos autores han determinado que el comportamiento de los hospederos definitivos, los mecanismos físicos de los parásitos, la abundancia de los hospederos intermediarios, la productividad y la conexión de los cuerpos de agua, influyen en la dinámica de colonización y transmisión de los parásitos (Nobre et al. 2003; Goater et al. 2005; Karvonen y Valtonen 2009).

La amplia variación residual observada en los análisis de partición de varianza a nivel componente de comunidad e infracomunidad, sugieren que podrían existir otras variables que expliquen la variación en la composición de helmintos, por ejemplo, otras características del hospedero como la variabilidad genética entre individuos y longevidad (Dallas y Presley 2014); el pequeño tamaño de muestra de los hospederos examinados (Machado et al. 2016); factores de transmisión de los helmintos (Goater et al. 2005); o por eventos azarosos a pesar de que las condiciones ambientales sean favorables para el establecimiento de las especies, debido a la existencia de barreras infranqueables o a los que aún no llegaron ya que su dispersión es limitada (Milesi y López de Casenave 2005).

Los resultados de este proyecto sugieren que las características ambientales tuvieron una baja influencia estructural en las comunidades de helmintos. La teoría de

metacomunidad permitió describir los patrones en las comunidades de helmintos parásitos de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva, y explorar los procesos que los causan. Específicamente las características ambientales de cada localidad, como el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, el lodo y los pequeños rápidos, son variables que explicaron poco la variabilidad en la composición de las comunidades de helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Discusión general

El principal aporte de este proyecto de investigación es la demostración de que la estructura de la metacomunidad de helmintos de peces de agua dulce puede estar influenciada por los factores limnológicos locales, como el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, el lodo y los pequeños rápidos. Lo cual se determinó tomando como modelo de trabajo a *A. aeneus*, con el análisis de los elementos de la estructura de la metacomunidad y partición de la varianza, siendo utilizados por primera vez este tipo de análisis en sistemas de parásitos de peces de agua dulce de México. Además, de lo anterior este trabajo aporta datos sobre los helmintos que parasitan a *A. aeneus* en la cuenca del río Grijalva. Así también se describen las comunidades de helmintos parásitos de este pez en cuatro poblaciones de la parte media de esta cuenca.

Fauna helmintológica

Como parte de los resultados de este trabajo, se reportan 11 especies de helmintos parásitos en las cuatro poblaciones de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva. Dominadas por los tremátodos y nemátodos que presentan el mayor número de especies, seguido por los monogéneos que es el grupo con la menor riqueza de especies. Esta distribución por grupos de especies de helmintos es un patrón que se ha generalizado en los vertebrados y específicamente en los peces de agua dulce de México (Salgado-Maldonado et al. 2001, 2014; Salgado-Maldonado 2006, 2008).

Uno de los grupos de vertebrados que mejor se conoce su helmintofauna es de los peces de agua dulce en México y Centro América. Principalmente en Chiapas hay un amplio conocimiento de los helmintos que parasitan a peces de agua dulce (Salgado-Maldonado et al. 2011 a, b). Específicamente sobre la fauna helmintológica de los carácidos se han publicado trabajos en el río Usumacinta, cuenca vecina a la del río Grijalva (Salgado-Maldonado et al. 2014, 2019). Nuestros resultados nos han permitido identificar que la fauna helmintológica entre estas dos cuencas es muy parecida.

De las 11 especies de helmintos registradas en este trabajo 8 han sido reportadas en el río Usumacinta, incluyendo a los monogéneos *Characithecium*

costaricensis y *Diaphorocleidus kabatai*, los tremátodos *Magnivitellinum simplex*, *Prosthenhystera obesa*, *Centrocestus formosanus*, *Diplostomum* sp. y los nemátodos *Spiroxys* sp. y *Contracaecum* sp. (Salgado-Maldonado et al. 2014, 2019). Otras de las especies registradas en este trabajo incluyendo *Clinostomum* sp. y Capillariidae gen. sp. se han reportado parasitando a *A. aeneus* en la cuenca alta del río Coatzacoalcos, Oaxaca (Salgado-Maldonado et al. 2020). Mientras que *Procamallanus neocaballeroi* se ha registrado en la cuenca del río Papaloapan, en Tabasco y Yucatán en los carácidos *A. fasciatus*, *A. mexicanus* y *Bramocharax caballeroi* (Salgado-Maldonado 2006). De acuerdo con lo anterior, los resultados de este proyecto concuerdan con la propuesta general de que cada familia de peces tiene un conjunto de especies de helmintos que la parasitan y se distribuyen con sus hospederos (Salgado-Maldonado 2006, 2008) porque toda la fauna registrada en este trabajo ya ha sido registrada en otras cuencas hidrológicas en el mismo hospedero.

Seis de las especies registradas en este trabajo son alogénicas: *Centrocestus formosanus*, *Clinostomum* sp., *Diplostomum* sp., *Spiroxys* sp., *Contracaecum* sp. y Capillariidae gen. sp., es decir, que completan su ciclo de vida en aves y su dispersión se ve facilitada por el movimiento de los hospederos, lo que explica la amplitud de su distribución. Lo que explica que los helmintos que parasitan a *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva incluyen a un conjunto de especies que están ampliamente distribuidas en México y Centroamérica (Salgado-Maldonado et al. 2006, 2020; Espinal-Carrión y López-López 2010; Acosta et al. 2015; Vieira-Menezes et al. 2017; Jiménez-Sánchez et al. 2019).

Mientras que las cinco especies de helmintos restantes reportadas en este trabajo: *Characithecium costaricensis*, *Diaphorocleidus kabatai*, *Magnivitellinum simplex*, *Prosthenhystera obesa* y *Procamallanus neocaballeroi*, son especies alogénicas por lo que su ciclo de vida lo cumplen en el medio acuático, y su distribución es limitada (Salgado-Maldonado 2006; Salgado-Maldonado et al. 2014). Estos datos indican que *A. aeneus* es principalmente colonizada por especies generalistas con un amplio rango de distribución y que este hospedero funge como hospedero intermediario durante la transmisión de las especies de helmintos a sus hospederos definitivos como aves ictiófagas, tortugas y mamíferos.

Talla de los hospederos y parasitosis

Los resultados sugieren que la talla del hospedero ejerció en este caso una influencia menor en la estructuración de las comunidades de helmintos de *A. aeneus*. Lo que no va de acuerdo con los conocimientos previos (Poulin y Valtonen 2001; Flores y George-Nascimento 2009; Blasco-Costa et al. 2013; Dallas y Presley 2014).

La ausencia de relación entre la talla de los peces con la abundancia de los helmintos que parasitan a *A. aeneus* puede deberse a que los peces que se examinaron en la cuenca media del río Grijalva fueron pequeños (promedio de 62 mm), y con poca variabilidad de talla, se han reportado tallas de hasta 130 mm de longitud (Velázquez-Velázquez et al. 2010) en tanto que las tallas máximas que examinamos en este trabajo no alcanzaron más allá de 100 mm. De acuerdo con lo anterior se puede inferir que los peces recolectados en el río Grijalva no han estado mucho tiempo expuestos para ser colonizados, además, por su tamaño sus necesidades energéticas son menores. Se ha reportado que los peces más grandes tienen más requerimientos energéticos, así que hay mayor probabilidad de ser parasitados al ingerir una mayor cantidad de alimento (Combes 1991; Detwiler y Minchella 2009). También se puede considerar que los peces más pequeños son jóvenes y que han estado menos expuestos en el medio para ser colonizados, mientras que los peces de más edad suelen ser peces más grandes y están más expuestos a los parásitos durante un tiempo más prolongado, lo que aumenta la posibilidad de ser infectado (Sousa 1992). Dado que estas características permiten que contengan una mayor riqueza y abundancia de helmintos, probablemente porque tienen una mayor ingesta de alimentos, aumentando sus posibilidades de adquirir parásitos, lo que hace que el encuentro con los parásitos sea más amplio (Cardoso et al. 2020). En contraste hay trabajos que han documentado relación entre la talla de los hospederos con la abundancia de helmintos, por ejemplo, Blasco-Costa et al. (2013) descubrieron que el incremento de la abundancia de helmintos que parasitan a *Gobiomorphus breviceps* tiene una mayor asociación con el tamaño del hospedero, sugiriendo que las

interacciones a menor escala y a nivel de hospedero tiene un papel más importante en la abundancia de los parásitos que los gradientes lineales o la deriva de la corriente.

Considerando lo anterior, si bien el intervalo de tallas de los hospederos que analizamos en esta investigación fue muy homogéneo y no permitió observar gran variabilidad en la estructura de las comunidades de parásitos, si nos permitió una comparación directa entre las poblaciones de peces muestreadas en las cuatro localidades, ya que la talla no fue un factor determinante en la estructuración de las comunidades de helmintos y por lo tanto en la comparación entre componentes de comunidad.

Características de las comunidades de helmintos

Los datos nos indican que las comunidades de helmintos en la cuenca media del río Grijalva son comunidades pobres, con baja riqueza de especies, así como con prevalencias y abundancias bajas. Y con dominancia numérica por una sola especie, este patrón de alta dominancia y baja diversidad es un patrón típico de comunidades de helmintos pobres en número de especies, y en general, en las comunidades de parásitos de peces de agua dulce (Kennedy 1999). Además, los datos de este trabajo permiten inferir que la riqueza de helmintos en esta cuenca está subestimada, ya que hay otras especies de helmintos que se han reportado en *A. aeneus* en cuencas próximas a la estudiada y en particular en el estado de Chiapas y que no se registraron en esta investigación, probablemente por el tamaño de muestra insuficiente. Por ejemplo, en el río Usumacinta se han registrado 24 especies de helmintos entre tremátodos, nemátodos y monogéneos parasitando a *A. aeneus* (Salgado-Maldonado et al. 2014) y alrededor de 14 monogéneos parasitando a este pez (Salgado-Maldonado et al. 2019).

Con base en los resultados obtenidos también se puede inferir que las comunidades de helmintos son aislacionistas y no interactivas, es decir, comunidades en las que las interacciones entre las especies no son importantes, ya que la presencia

de una especie no afecta la distribución espacial y la densidad poblacional de otra especie. Este tipo de comunidades han sido reportada en otros trabajos (Goater et al. 2005; Kennedy 2009; Iannaccone y Alvarino 2008), en donde este tipo de comunidades son vistas como agrupaciones de especies al azar (Holmes 1973; Price 1980). Sin embargo, se han descrito comunidades de parásitos que pueden ser interactivas, aunque no sean comunidades con altas densidades poblacionales de helmintos, ni de diversidad (Poulin y Luque 2003, Salgado-Maldonado et al. 2014b). Por ejemplo, se ha demostrado que las comunidades de monogéneos que parasitan a *A. aeneus* en el río Usumacinta son comunidades interactivas que están conectadas por el libre movimiento de los peces además de sus densidades poblacionales, favoreciendo así la dispersión de los monogéneos (Salgado-Maldonado et al. 2019). Por lo tanto, la propuesta que ha existido durante muchos años, señalando que las comunidades pobres no son interactivas ha sido cuestionada con los datos recientes, y nuestros resultados actuales contribuyen aportando nuevas formas de enfocarlas (ver abajo sección de metacomunidades).

Otro aspecto importante que revelaron nuestros datos respecto de la estructura de las metacomunidades de parásitos fue que la similitud en la composición de la fauna de helmintos entre las localidades muestreadas fue disminuyendo conforme la distancia incrementaba, lo cual es consistente con lo reportado en trabajos previos (Poulin 2003; Karvonen y Valtonen 2004; Karvonen et al. 2005; Poulin et al. 2011; Salgado-Maldonado et al. 2014b). Mostrando que la distancia geográfica es un factor importante que influye en la similitud de las comunidades de parásitos (Poulin y Morand 1999; Poulin 2003; Karvonen y Valtonen 2004).

Metacomunidades de helmintos

Los resultados de este proyecto permitieron determinar que la metacomunidad de helmintos tiene una distribución Cuasi-Gleasoniana lo que sugiere que las especies de helmintos están respondiendo de manera independiente al gradiente ambiental,

comprobando así nuestra hipótesis que las especies registradas en este trabajo responderían de manera independiente a las condiciones ambientales debido a las diferencias ecológicas entre los grupos de parásitos. Nuestros resultados nos permiten identificar tres grupos de helmintos: ectoparásitos (*Characithecium costaricensis* y *Diaphorocleidus kabatai*), endohelminchos adultos (*Magnivitellinum simplex* y *Prosthenhystera obesa* y *Procamallanus neocaballeroi*) y larvas de endohelminchos (*Centrocestus formosanus*, *Diplostomum* sp., *Clinostomum* sp., *Spiroxys* sp., *Contracaecum* sp. y Capillariidae gen. sp). Considerando lo anterior y además que un poco más de la mitad de las especies de helmintos son alogénicas, se puede considerar que estas son las dos principales razones para que las especies de helmintos responden de manera independiente al gradiente ambiental.

En tanto que el análisis de partición de la varianza permitió definir que el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, el lodo y los pequeños rápidos están actuando como fuerzas estructurales en la composición de la fauna de helmintos de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva. Pocos son los estudios que han considerado variables espaciales o ambientales medidas en diferentes escalas para evaluar su importancia en la configuración de la estructura de las comunidades de helmintos, y todavía han sido menos en ríos (Goater et al. 2005; Warburton et al. 2015; Blonar et al. 2016). Los sistemas lóticos son ecosistemas muy particulares en el sentido de que tienen una forma dendrítica y un flujo de agua unidireccional continuo. En cualquier río, las propiedades físicas cambian drásticamente desde su origen hasta su desembocadura de manera que podrían afectar los patrones de distribución y los parámetros de infección. Hasta ahora, se sabe muy poco sobre los procesos y factores ambientales que estructuran los focos de infección en estos hábitats (Blasco-Costa et al. 2013). A pesar de lo anterior se han hecho algunas inferencias respecto al vínculo entre la estructura de la comunidad de helmintos y la productividad acuática. En algunos trabajos han hecho esta vinculación, ya que es más probable que la productividad afecte indirectamente a la transmisión de helmintos a través de la disponibilidad de nutrientes para los hospederos intermediarios (Goater et al. 2005; Richgels et al. 2013). Nuestros resultados sugieren que las condiciones ambientales locales ya sea a través de sus efectos directos e indirectos son factores importantes en

la estructuración de las comunidades de helmintos de *A. aeneus* en la cuenca media del río Grijalva. En tanto que nuestros análisis han permitido señalar cuáles de estos factores locales pudiesen estar interviniendo de forma preponderante a la estructuración de las comunidades de helmintos.

Limitaciones del trabajo de investigación

La principal limitación de este proyecto de investigación radicó en la imposibilidad de desarrollar todas las colectas planteadas originalmente. Lo cual nos llevó a tener un número de localidades y de hospederos bajos. Una regla general en ecología de helmintos pretende el examinar 30 peces adultos (por localidad y fecha o época de muestreo). En términos generales 30 es el menor tamaño de una muestra grande (Salgado-Maldonado 2009). Sin embargo, no pudimos completar este tamaño de muestra en todas las localidades de muestreo en que colectamos, ni suplir esta deficiencia con otras localidades. El haber hecho otra colecta en la parte baja de cuenca del río Grijalva, nos hubiera permitido hacer comparaciones de los factores externos en una y otra parte de una misma cuenca; un segundo muestro permitiría incrementar sustancialmente el número de hospederos examinados, fortaleciendo los análisis.

Literatura citada

Abdallah VD, Azevedo RK, Carvalho ED, Silva RJ (2012) New hosts and distribution records for nematode parasites of freshwater fishes from São Paulo State, Brazil. *Neotropical Helminthology* 6:43 - 57.

Acosta AA, Queiroz J, Brandão H, Silva RJ (2015) Helminth fauna of *Astynax fasciatus* Cuvier, 1819, in two distinct sites of the Taquari River, São Paulo State, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 75: 242-250. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.15113>

Aguilar-Aguilar R, Martínez-Aquino A, Espinosa-Pérez H, Pérez-Ponce de León (2014). Helminth parasites of freshwater fishes from Cuatro Ciénegas, Coahuila, in the Chihuahua desert of Mexico: Inventory and biogeographical implications. DOI: 10.1111/1749-4877.12038

Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solís D, Vidal-Martínez VM, Posel P, Arjona-Torres G, Siu-Estrada E, Dumailo S (2001) Larval helminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic coast of Nicaragua. *Comparative Parasitology* 68: 42 - 51.

Alves-Dias KG, Pérez-Ponce de León G, Almeida Camargo A, Müller MI, Da Silva RJ, Kozłowski de Azevedo R, Abdallah VD (2020) A new species of *Creptotrematina* (Trematoda: Allocreadiidae) from characid fishes of Brazil: morphological and molecular data. *Journal of Helminthology* 94; e163, 1–9. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000474>

Amaya-Huerta D, Almeyda-Artigas J (1994) Confirmation of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) Price, 1932 (Trematoda: Heterophyidae) in Mexico. *Research and Reviews in Parasitology* 54: 99-103.

- Anzueto-Calvo MJ, Hernández-Cruz JJ, Velázquez-Velázquez E, Domínguez-Cisneros SE (2019) Diversidad ictiofaunística del río Nandalumí, microcuenca del Grijalva, Chiapas, México. *Lacandonia* 13: 63-68.
- Arneberg P (2002) Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* 25: 88-94.
- Auró de Ocampo A, Ocampo CL (1999) Diagnostico del estrés en peces. *Veterinaria México* 30: 337-344.
- Barrios-Gutiérrez JJ, Martínez-Ramírez E, Gómez-Ugalde RM, García-Varela M, Pinacho-Pinacho CD (2018) Helminths parasites of the sweetwater fish of the Biosphere Reserve Tehuacán-Cuicatlán, region Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 29-38. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.1851>
- Bautista-Hernández CE, Monks S, Pulido-Flores G, Rodríguez-Ibarra AE (2015) Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología, y su aplicación en estudios de caso. *Estudios en Biodiversidad* 2. <http://digitalcommons.unl.edu/biodiversidad/2>
- Bautista-Hernández CE, Violante-González J, Monks S, Pulido-Flores G (2014) Helminth communities of *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), endemic freshwater fish from the Panuco River, Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 838-844. DOI: DOI: 10.7550/rmb.40560
- Berry GN (1985) A new species of the genus *Spiroxys* (Nematoda; Spiruroidea) from Australian chlonias of the genus *Chelonia* (Chelidae). *Systematic Parasitology* 7: 59-68.
- Blonar CA, Hewitt M, McMaster M, Kirk J, Wang Z, Norwood W, Marcogliese DJ (2016) Parasite community similarity in Athabasca River trout-perch (*Percopsis omiscomaycus*) varies with local-scale land use and sediment hydrocarbons, but

not distance or linear gradients. *Parasitology Research* DOI 10.1007/s00436-016-5151-x.

Blasco-Costa I, Anson VK, Martin A, Poulin R (2013) Upstream-downstream gradient in infection levels by fish parasites: a common river pattern? *Parasitology* 140: 266-274.

Braga C, Alves de Oliveira J, Cerqueira R (2017) Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. *Oecologia Australis* 21: 108-118. DOI: 10.4257/oeco.2017.2102.02

Bray RA (2002) Family Callodistomidae Odhner, 1910. **En:** Gibson DI, A Jones y RA Bray (Eds.), Keys to the Trematoda. Vol. 1. The Natural History museum. CABI Publishing. London, 256-259.

Brooks DR, Hoberg EP (2000) Triage for the Biosphere: The Need and Rationale for Taxonomic Inventories and Phylogenetic Studies of Parasites. *Comparative Parasitology* 67: 1-25.

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its terms: Margolis *et al.* Revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.

Caballero-Caballero E, Jiménez-Guzmán F (1969) Presencia de *Prosthynchostoma obesa* (Diesing, 1856) Travassos, 1920 (Trematoda, Digenea) en peces comestibles de agua dulce de México. *Revista de Biología Tropical* 15: 283-287.

Caffara M, Locke SA, Gustinelli A, Marcogliese DJ, Fioravanti ML (2011) Morphological and molecular differentiation of *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (digenea: clinostomidae) metacercariae and adults. *Journal Parasitology* 97: 884-891

Cardoso TS, Costa-Neto SF, Braga C, Weksler M, Simões RO, Maldonado Jr. A, Luque JL, Gentile R (2020) Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial

variables in parasite species abundance. *Community Ecology*. DOI:
<https://doi.org/10.1007/s42974-020-00016-5>

Caspeta-Mandujano JM (2010) Nemátodos parásitos de peces de agua dulce de México: clave de identificación, descripción y distribución de especies. AGT Editor. México. 228 p.

Chapman J, Marcogliese D, Suski C, Cooke S (2015) Variation in parasite communities and health indices of juvenile *Lepomis gibbosus* across a gradient of watershed land-use and habitat quality. *Ecological Indicators* 57: 564-572.

Chase JM, Amarasekare P, Cottenie K, Gonzalez A, Holt RD, Holyoak M, Hoopes MF, Leibold MA, Loreau M, Mouquet N, Shurin JB, Tilman D (2005) Competing Theories for Competitive Metacommunities. In: M Holyoak, MA Leibold and RD Holt. (Eds.), *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, pp. 335-354.

Chero J, Sáez G, Iannaccone J, Cruces C, Alvarino L, Luque J (2016) Ecología comunitaria de metazoos parásitos del Bomito *Sarda chiliensis* Cuvier, 1832 (Periciforme: Scombridae) de la Costa Peruana. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú* 27: 539-55.

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 117-143

Combes C (1991) Ethological aspects of parasitic transmission. *American Naturalist* 138: 880-886.

Cone D, Marcogliese DJ (2004) The myxozoan fauna of spottail shiner in the Great Lakes basin: membership, richness and geographical distribution. *Journal of Parasitology* 90: 921-932.

D' Amelio S, Barros NB, Ingrosso S, Fauquier DA, Russo R, Paggi L (2007) Genetic characterization of members of the genus *Contracaecum* (Nematoda: Anisakidae)

from fish-eating birds from west-central Florida USA, with evidence of new species. *Parasitology* 134: 1041-1051.

Dallas T (2014) metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography* 37: 402-405. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00695.x

Dallas T, Presley SJ (2014) Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* 123: 866–874. DOI: 10.1111/oik.00707

Dávidová M, Blažek R, Trichkova, Koutrakis E, Gaygusuz Ö (2011) The rol of the European bitterling (*Rhodeus amarus*, Cyprinidae) in parasite accumulation and transmission in riverine ecosystems. *Aquatic Ecology* 45: 377-387.

Davies D, Ostrowski de Núñez M, Ramallo G, Nieva L (2016) Nuevos hospederos y localidades de colecta de *Clinostomum* sp. (Strigeida: Clinostomidae). *Acta Zoologica Lilloana* 60: 89-94.

De la Fuente S. 2011. Análisis Conglomerados: Facultad Ciencias Económicas y Empresariales. Universidad Autónoma de Madrid. España.

Detwiler JT, Minchella DJ (2009) Intermediate host availability masks the strength of experimentally-derived colonization patterns in echinostome trematodes. *International Journal for Parasitology* 39: 585-590. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2008.10.008>

Dias MLGG, Minte-Vera CV, Eiras MH, Machado GTR, Souza G, Pavanelli C (2006) Ecology of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 (Trematoda: Clinostomidae) infecting fish from the floodplain of the high Paraná river, Brazil. *Parasitology Brasil* 99: 675-681.

Dowsett JA, Lubinsky G (1980) *Clinostomum complanatum* or *Clinostomum marginatum*? (Trematoda: Clinostomatidae). A problem of priority and synonymy. *Canadian Journal of Zoology* 58: 680-682.

- Drago FB, Núñez V (2017) Capítulo 5. Clase Monogenea. **En:** Drago FB, Macroparásitos. Diversidad y biología. Editorial de la Universidad de La Plata, 68-82.
- Dziekonska-Rynko J, Rokicki J (2007) Life cycle of the nematode *Contraecaecum rudolphii* Hartwig, 1964 (sensu lato) from northern Poland under laboratory conditions. *Helminthologia* 44:95-102.
- Espinal-Carrión T, López-López E (2010) Helminths and lipid peroxidation in *Astyanax aeneus* (Pisces; Characidae) from a river in the humid subtropics of southeastern Mexico. *Diseases of aquatic organisms* 88: 215 - 224. DOI: 10.3354/dao02144
- Fernández MV, Semenas L, Viozzi G (2015a) La estructura de las comunidades de helmintos de *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) en diferentes sitios de un lago de la Patagonia Argentina. *Ecología Austral* 25: 212-220.
- Fernández ORA, Corrada WRI, Armenteros M (2015b) Variaciones de las infracomunidades parásita durante la ontogenia de *Chromis cyanea* (Perciformes: Pomacentridae) en la costa norte de La Habana Cuba. *Revista de Biología Tropical* 63: 717-726.
- Fingerut JT, Zimmer CA, Zimmer RK (2003a) Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite. *Ecology* 84: 2502-2515.
- Fingerut JT, Zimmer CA, Zimmer RK (2003b) Patterns and processes of larval emergence in an estuarine parasite system. *Biological Bulletin* 205: 110-120.
- Flores K, George-Nascimento M (2009) las infracomunidades de parásitos de dos especies de *Scartichthys* (Pisces: Blenniidae) en localidades cercanas del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 63-71.
- Font WF, Lotz JM (2002) Family Macroderoididae McMullen, 1937. **En:** Gibson DI, A Jones y RA Bray (Eds.), Keys to the Trematoda. Vol. 3. The Natural History museum. CABI Publishing. London, 373-380.

- Gallas M, Calegario-Marques C, Amato SB (2016) A new species of Characithecium (Monogenea: Dactylogyridae) from external surface and gills of two species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characidae) in southern Brazil. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 903 - 907. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.011>
- Gallas M, Utz LRP (2019) *Quadrigyrus torquatus* cystacants Van Cleave, 1920 (Acanthocephala: Quadrigyridae) parasitizing species of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) from southern Brazil. *Biota Neotropical* 19 e20180693. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0693>
- Giese EG, Santos JN, Lanfredi RM (2009) A new species of Camallanidae from *Ageneiosus ucayalensis* (Pisces: Siluriformes) from Pará State, Brazil. *Journal of Parasitology* 95: 407-412.
- Gjurčević E, Petrinc Z, Kozarić Z, kužir S, Gjurčević-Kantura V, Vučemilo M, Džaja P (2007) Metacercariae of *Centrocestus formosanus* in goldfish (*Carassius auratus* L.) imported into Croatia. *Helminthologia* 44 4: 214-216.
- Goater CP, Baldwin RE, Scrimgeour GJ (2005) Physico-chemical determinants of helminth component community structure in whitefishes (*Coregonus clupeaformis*) from adjacent lakes in Northern Alberta, Canada. *Parasitology* 131: 713-722.
- Gómez-González AE, Velázquez-Velázquez E, Anzueto-Calvo MJ, Mazacruz MF (2015) Fishes of the Grijalva river basin of Mexico and Guatemala. *Check List* 11: 1726.
- Guerrero J, Howe-Smith R, Eisenberg A, Hobday M, Farías Llovet O, Chou S, Varela R (1998) *Parásitos y enfermedades parasíticas de los animales domésticos*. Fundación Merck en nombre de Merial Inc. Universidad de Pennsylvania, Escuela de Medicina Veterinaria
- Hamann MI (1999) Aspectos ecologicos de la relacion parasitaria entre larvas de *Contracaecum* sp. (Nematoda, Anisakidae) y *Serrasalmus spilopleura* Kner, 1860

(Pisces, Characidae) en poblaciones naturales del nordeste argentino. *Boletín Chileno de Parasitología*. ISSN 0365-9402

Hernández-Mena DI, Linggaard C, Mendoza-Garfias B, Pérez-Ponce de León G (2016) A new species of *Auriculostoma* (Trematoda: Allocreadiidae) from the intestine of *Brycon guatemalensis* (Characiformes: Bryconidae) from the Usumacinta River Basin, Mexico, based on morphology and 28S rDNA sequences, with a key to species of the genus. *ZOOTAXA* 4196: 261-277. DOI: <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4196.2.5>

Holmes JC (1973) Site segregation by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology* 51: 333-347. DOI: 10.1139 / z73-047

Holmes JC, Price PW (1986). Communities of parasites. In *Community Ecology Pattern and Process* (ed. Kikkawa, J. and Anderson, D. J.), pp. 187–213. Blackwell Scientific Publications, London, UK.

Iannacone J (2005) Dos parásitos branquiales de la cachema *Cynoscion analis* Jenyns 1842 (Osteichthyes, Sciaenidae) de Perú. *Biotempo* 5: 12-23.

Iannacone J, Alvarino L (2008) Influencia del tamaño y sexo de *Peprilus medius* (peters) (Stromateidae: Perciformes) capturados en chorrillos, Lima, Perú, sobre su comunidad parasitaria. *Neotropical Helminthology* 2: 62-70.

Iannacone J, Sánchez V, Olazábal N, Salvador C, Alvarino L, Molano J (2012) Ecological indices of parasites of *Scartichthys gigas* (Steindachner, 1876) (Perciformes: Blenniidae) of the coasts of Lima, Peru.

Ives AR (1991) Aggregation and co-existence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* 61: 75-94.

Jiménez M, Zavala-Hurtado JE, Martorell C, Vega E, Sandoval-Palacios E, Hernández-Cárdenas G, Rendón-Aguilar B (2020) Despite dramatic local changes, the

metacommunity structure of a semiarid scrub remains unaffected after 23 years. *Botanical Sciences* 98: 264-277. DOI: 10.17129/botsci.2437

Jiménez-Guzmán F (1973) Tremátodos digeneos de peces dulceacuícolas de Nuevo León, México I. Dos nuevas especies y un registro nuevo en el carácido *Astyanax fasciatus mexicanus* (Filippi). Cuadernos del Instituto de Investigaciones Científicas Universidad Autónoma de Nuevo León, 17, 1-19.

Jiménez-Sánchez A, Sánchez-Nava P, Rodríguez-Romero FJ, Flores-Nava B (2019) Monogéneos de *Astyanax aeneus* (Characidae) y *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) en la cuenca del río Ixtapan, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2750>

Jiménez-Valverde A, J Hortal (2003) Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.

Kanev I, Radev V, Fried B (2002) Family Clinostomidae Lühe, 1901. **En:** Gibson DI, A Jones y RA Bray (Eds.), Keys to the Trematoda. Vol. 1. The Natural History museum. CABI Publishing. London, 113-118 p.

Karvonen A, Cheng GH, Valtonen ET (2005) Within-lake dynamics in the similarity of parasite assemblages of perch (*Perca fluviatilis*). *Parasitology* 131: 817-823. DOI: 10.1017/S0031182005008425

Karvonen A, Valtonen ET (2009) Between-population Similarity in Intestinal Parasite Community Structure of Pike (*Esox Lucius*) Effects of Distance and Historical Connections. *Journal Parasitology* 95: 505-511.

Kennedy CR (2009) The ecology of parasites of freshwater fishes: the search for pattern. *Parasitology* 136: 1653-1662.

Kircalar F, Soylu E (2014) Occurrence of *Diplostomum* spp. (Diplostomidae) in some fish species from Ömerli Dam Lake, İstanbul, Turkey. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 34: 5-9.

- Kloss GR (1996) Helminthos parásitos de especies simpátricas de *Astyanax* (Pisces, Characidae). *Papéis avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, São Paulo, Brasil* 18: 189-219.
- Kohn A, Fernandes BMM, Baptista-Farias MFD (1997) Redescription of *Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1850) (Callodistomidae, Digenea) with new host records and data on morphological variability. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92: 171-180.
- Krasnov BR, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Poulin R (2008) Geographic patterns of diversification: an example with ectoparasitic insects. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 807-814. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01107.x>
- Kuris AM, Blaustein AR, Alio JJ (1980) Hosts as islands. *American Naturalist* 116: 570-586.
- Lamothe-Argumedo R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. Instituto de Biología, UNAM, 33-41 p.
- Leibold MA (2011) The metacommunity concept and its theoretical underpinnings. In: Scheiner SM, MR Willing (Eds.), *The Theory of Ecology*. University of Chicago Press, pp 163-183.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet M, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Leibold MA, Mikkelsen GM (2002) Coherence, species turnover, and boundary coupling: elements of metacommunity structure. *Oikos* 97: 237-250. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x>

- Loya-Cancino KF (2012) Diversidad de helmintos parásitos de *Astyanax mexicanus* (Telesotei: Characidae) en el estado de Coahuila, México. Tesis para obtener el Título de Bióloga. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lunaschi LI (1989) Helmintos parasitos de peces de agua dulce de la Argentina XI. *Magnivittellinum simplex* Kloss, 1966 (Trematoda- Macroderoidea). *Neotropica* 35, 113-117.
- Lunaschi LI (2017) Capítulo 4. Clase Trematoda. **En:** Drago FB, Macroparásitos. Diversidad y biología. Editorial de la Universidad de La Plata, 42, 67.
- Lunaschi LI, Drago FB (2009) Digenean parasites os six of birds from Formosa Province, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 39-46.
- Luque JL, Poulin R (2004) Use of fish as intermediate hosts by helminth parasites: A comparative analysis. *Acta Parasitológica* 48: 353-361.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology, No. 1, Princeton University Press, Princeton, NJ, 215 pp.
- Machado FS, Lima IJ, Lopez APM, Moura As, Abreu TCK (2016) New occurrences and biological aspects to four species rodents (Mammalia: Cricetidae) from Brazil. *Revista Agroambiental* 8: 35-51.
- Mancini MA, Biolé FG, Salinas VH, Guagliardo SE, Tanzola RD, Morra G (2014) Prevalence, intensity and ecological aspects of *Contracaecum* sp. (Nematode: Anisakidae) in freshwater fish of Argentina. *Asociación Peruana de Helmintología e Invertebrados Afines (APHIA)* 8: 111-122.
- Marcogliese D, Cone D (1996) On the distribution and abundance of eel parasites in Nova Scotia: Influence of pH. *Journal Parasitology* 3: 389-399.
- Marcogliese DJ, Price J (1997) The paradox of parasites. *Global Biodiversity* 7: 7-15.

- Margolis L, Esch GW, Holmes JC, Kuris AM, Schad GA (1982) The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of The American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Méndez O (2013) Diversity of helminths of freshwater fish in the oases of Baja California Sur, Mexico. *The Biologist (Lima)* 11: 287-305.
- Mendoza -Franco EF, Reina RG, Torchin ME (2009) Dactylogyrids (Monogenoidea) parasitizing the gills of *Astyanax* spp. (Characidae) from Panama and southeast Mexico, a new species of *Diaphorocleidus* and a proposal for *Characithecium* N. Gen. *The Journal of Parasitology* 95: 46-55. DOI: <http://dx.doi.org/10.1645/GE-1592.1>. PMID:19245277
- Meynard CN, Lavergne S, Boulangeat I, Garraud L, Van Es J, Mouquet N, Thuiller W (2013) Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal Biogeography* 40: 1560-1571. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12116>
- Mihaljevic JR (2012) Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology.
- Milesi FA, López de Casenave J (2005) El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* 15: 131-148.
- Miller LW (1966) A bibliography and host list for the yellow grub, *Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819), a common digenetic trematode of fishes. The resources agency of California. *Inland Fisheries administrative report* 66: 1-14.
- Miller R (2009) Peces dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C. El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos, México D. F.
- Mirande JM (2010) Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology* 8:385-568.

- Mora-Bonilla (2010) Comunidades de helmintos parásitos de carácidos (Teleostei: Characidae) en México. Tesis para obtener el Título de Bióloga. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morand S, Harvey PH (2000) Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness. *Proceedings. Biological sciences* 267: 1999 -2003.
- Morand S, Poulin R, Rohde K, Hayward C (1999) Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *International Journal of Parasitology* 29: 663-672.
- Moravec F (1982) Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica* 29: 119-132.
- Moravec F (1998) Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academy of Science of the Czech Republic, Praha, 464 p.
- Moravec F, Prokopic J, Shlikas AV (1987) The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. *Folia Parasitologica* 34: 39-56.
- Moravec F, Thatcher VE (1997) *Procamallanus* (*Denticamallanus* subgen. n.) *dentatus* n. sp. (Nematoda: Camallanidae) from the characid fish, *Bryconops alburnoides*, in the Brazilian Amazon. *Parasite* 4: 239–243.
- Moravec F, Vivas-Rodríguez C, Scholz T, Vargás-Vázquez J, Mendoza-Franci E, González-Solís D (1995) Nematodes parasitic in fishes of cenotes (=sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 1. Adults. *Folia Parasitologica* 42: 115-129.
- Moreno CE (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Múgica-Ruiz E, Caspeta-Mandujano JM (2009) Helmintos parásitos de *Astyanax aeneus* del río Cuautla. *Inventio, la génesis de la cultura universitaria en Morelos* 12: 56-60.

- Nascimento-Martins A, Silveira São Sabas C, Brasil-Sato MC (2012) *Prosthenthystera obesa* (Diesing, 1850) (Digenea, Callodistomidae) in the São Francisco River Basin, Brazil: new host records and their ecological parameters. *Neotropical Helminthology* 6: 31-41.
- Niewiadomska K (2002) Family Diplostomidae Poirier, 1886. **En:** Gibson DI, A Jones y RA Bray (Eds.), Keys to the Trematoda. Vol. 1. The Natural History museum. CABI Publishing. London, 167-170 p.
- Nobre CL, Del-claro K, Takemoto RM (2003) Host-parasite interaction between branchiurans (Crustacea: Argulidae) and piranhas (Osteichthyes: Serrasalminae) in the Pantanal wetland of Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 67: 289-296.
- Olowo JP, Chapman LJ (1996) Papyrus swamps and variation in the respiratory behaviour of the African fish *Barbus neumayeri*. *African Journal of Ecology* 34: 211–222.
- Orensanz M, Denegri G (2016) Características generales del ciclo de vida de los monogéneos y su incorporación a un programa de investigación científica en parasitología. *Natura Neotropicalis* 47 ISSN 0329-2177.
- Ornelas-García CP, Domínguez-Domínguez O, Doadrio I (2008) Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology* 8:340. DOI: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/8/340>
- Ostrowski de Núñez M, Arredondo NJ, Gil de Pertierra AA (2017). Adult Trematodes (Platyhelminthes) of freshwater fishes from Argentina: a checklist. *Revue suisse de Zoologie* 124: 91-113. DOI: 10.5281/zenodo.322669
- Paraguassú AR, Luque JL (2007) Metazoários parasitos de seis espécies de peixes do reservatório de lajes, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 16: 121-128.

- Pavanelli GC, Arana S, Alexandrino de Pérez AC, Machado MH, Matushima ER, Tanaka KL, Dias PG, Sato SK (1992) Parasitose por *Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1850) (Trematoda-Callodistomidae) em vesícula biliar de “dourado”, *Salminus maxillosus* (Pisces-Salmininae). SIMBRAq. 7 EMBRAPOA 2. *Peruibe Anais* 167-172.
- Pearson J (2002) Family Heterophyidae Leiper, 1909. **En:** Gibson DI, A Jones y RA Bray (Eds.), Keys to the Trematoda. Vol. 3. The Natural History museum. CABI Publishing. London, 113-142.
- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19: 174-184.
- Poulin R (1991) Group-living and the richness of the parasite fauna in Canadian freshwater fishes. *Oecologia* 86, 390-394. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00317606>
- Poulin R (1998) Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84: 485-490.
- Poulin R (2001) Another look at the richness of helminth communities in tropical freshwater fish. *Journal of Biogeography* 28: 737-743.
- Poulin R (2003) The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *Journal of Biogeography* 30: 1609-1615.
- Poulin R (2005) Structure of parasite communities. In Marine Parasitology (ed. Rohde, K.), pp. 309–315. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Poulin R (2007) Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Poulin R, Blanan CA, Thieltges D, Marcogliese DJ (2011) The biogeography of parasitism in sticklebacks: distance, habitat differences and the similarity in parasite occurrence of conspecific host population. *Parasitology* 119: 369-374.

- Poulin R, Luque JL (2003) A general test of the interactive-isolationist continuum in gastrointestinal parasite communities of fish. *International Journal for Parasitology* 33: 1623-1630.
- Poulin R, Morand S (1999) Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. *Parasitology* 119: 369–374.
- Poulin R, Morand S (2004) Parasite Biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Poulin R, Valtonen ET (2001) Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology* 31:1194-1204.
- Presley SJ, Higgins CL, Willing MR (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119: 908-917.
- Presley SJ, Willing MR, Castro-Arellano I, Weaver SC (2009) Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of Phyllostomid bats in lowland Amazonian Rain Forest. *Journal of Mammalogy*. 90: 210-221.
- Price PW (1980) Evolutionary Biology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Pulido-Flores G, Monks S, Falcón-Ordaz J, Violante González J (2015) Helmintos parásitos de fauna silvestre en las costas de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, México. Estudios en Biodiversidad Vol. 1. Lincoln, NE: Zea Books.
- Rauque C, Viozzi G, Flores V, Vega R, Waicheim A, Salgado-Maldonado G (2018) Helminth parasites of alien freshwater fishes in Patagonia (Argentina). *IJP: Parasites and Wildlife* 7: 369-379. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2018.09.008>

- Raymond K, Chapman L, Lanciani C (2006) Host, macrohabitat, and microhabitat specificity in the gill parasite *Afrodiplozoon polycotyleus* (Monogenea). *Journal Parasitology* 92: 1211–1217.
- Reiczigel J, Marozzi M, Fabian I, Rozsa L (2019) Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology, *Trends in Parasitology* 35: 277-281.
- Richgels KLD, Hoverman JT, Johnson PTJ (2013) Evaluating the role of regional and local processes in structuring a larval trematode metacommunity of *Helisoma trivolvis*. *Ecography* 36: 854-863. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.07868.x
- Rickels RE, Schluter D (1993) Species diversity: Regional and historical influences, species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press pp. 350-363.
- Rico-Chávez (2015) Beta diversidad y dinámica de virus asociados a comunidades de murciélagos en paisajes fragmentados. Tesis que para optar por el grado de doctor en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roca V, García G (2008) A new species of the genus *Spiroxys* (Nematoda: Gnathostomatidae) from Madagascan pleurodiran turtles (Pelomedusidae). *Journal of Helminthology* 82: 301-303.
- Rodiles-Hernández R, González-Díaz AA, Chan-Sala C (2005) Checklist of continental fishes of Chiapas, Mexico. *Hidrobiológica* 15: 245-253.
- Rodríguez-González A, Vidal-Martínez VM (2008) Las comunidades de helmintos del lenguado (*Symphurus plagiusa*) en la costa de Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 159-173.
- Roij J, MacColl ADC (2012) Consistent differences in macroparasite community composition among populations of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. *Parasitology* 139: 1478-1491.

- Rosado-Tun MC, Mendoza-Franco EF (2016) Breve revisión sobre los parásitos y su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas. *Jaina Boletín Informativo* 27:17-24.
- Rosser TG, Alberson NR, Woodyard ET, Cunningham FL, Pote LM, Griffin MJ (2017) *Clinostomum album* n. sp. and *Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819), parasites of the great egret *Ardea alba* L. from Mississippi, USA. *Systematic Parasitology* 94: 35-49.
- Salgado-Maldonado G (2006) Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa* 1324. 357 p.
- Salgado-Maldonado G (2008) Helminth parasites of freshwater fish from Central America. *Zootaxa* 1915: 29 – 53.
- Salgado-Maldonado G (2009) Manual de prácticas de parasitología con énfasis en helmintos parásitos de peces de agua dulce y otros animales silvestres de México. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Salgado-Maldonado G, Aguilar-Aguilar R, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Mendoza-Palmero C (2005) Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico. *Parasitology Research* 96: 69-89. DOI: 10.1007/s00436-005-1315-9
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Brailovsky D, Báez-Valé R (2001a) Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Balsas River Drainage Basin of Southwestern Mexico. *Comparative Parasitology* 196-208.
- Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López RF, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, Mercado-Silva N (2004) Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Panuco River Basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71: 190-202.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera, Caspeta-Mandujano JM, Moreno-Navarrete RG, Sánchez-Nava P, Aguilar-Aguilar R (2001b) A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 204-218.

Salgado-Maldonado G, Caspeta-Mandujano JM, Martínez-Ramírez E, Montoya-Mendoza J, Mendoza-Franco EF (2020) Dataset on the diversity of helminth parasites of freshwater fish in the headwaters of the Coatzacoalcos river, in Oaxaca, Mexico. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 12: 142-149. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.05.008>

Salgado-Maldonado G, Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Soto-Galera E, Rodiles-Hernández R, Cabañas-Carranza G, Montoya-Mendoza J (2011a) Helminth parasites of freshwater fish in Chiapas, Mexico. *Parasitology* 108: 31-59.

Salgado-Maldonado G, Caspeta-Mandujano JM, Ramírez-Martínez C, Lozano Vilano L, García-Ramírez ME, Mendoza-Franco EF (2014) Helmintos parásitos de los peces del Río Lacantún en la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas. Universidad Autónoma de Nuevo León, 147 p.

Salgado-Maldonado G, Mendoza-Franco EF, Caspeta-Mandujano JM, Ramírez-Martínez C (2019) Aggregation and negative interactions in low-diversity and unsaturated monogenean (Platyhelminthes) communities in *Astyanax aeneus* (Teleostei) populations in a neotropical river of Mexico. *Parasites and Wildlife* 8: 203-215.

Salgado-Maldonado G, Novelo-Turcotte MR, Vázquez G, Caspeta-Mandujano JM, Quiroz-Martínez B, Favila M (2014b) The communities of helminth parasites of *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) from the upper Río La Antigua basin, east-central Mexico show a predictable structure. *Parasitology* 141: 970-980. DOI: [doi:10.1017/S0031182014000122](https://doi.org/10.1017/S0031182014000122)

Salgado-Maldonado G, Novelo-Turcotte MT, Caspeta-Mandujago JM, Vazquez-Hurtado G, Quiroz-Martínez B, Mercado-Silva N, Favila M (2016) Host specificity and the

structure of helminth parasite communities of fishes in a Neotropical river in Mexico. *Parasite* 23. DOI: 10.1051/parasite/2016073

Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano JM, Moravec F, Soto-Galera E, Cabañas-Carranza G, Rodiles-Hernández R (2011b) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de Chiapas. Pp 185-207. In Chiapas, estudios sobre su diversidad biológica. Álvarez-Noguera F (Ed) Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología 518 p.

Schmitter-Soto JJ (1998) Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. Guías científicas. Ecosur. México. 239 p

Scholz T, Choudhury A (2014) Parasites of freshwater fishes in North America: Why so neglected? *Journal of Parasitology* 100: 26 - 4.

Scholz T, Vargas-Vázquez J, Morevac F, Rodríguez C, Mendoza-Franco E (1995) Cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico, as a habitat of adult trematodes of fish. *Folia Parasitologica* 42: 37-47.

Sereno-Uribe A, García-Varela M, Pinacho-Pinacho CD, Pérez-Ponce de León G (2018) Three new species of *Clinostomum* Leidy, 1856 (Trematoda) from Middle American fish-eating birds. *Parasitology Research*
<https://doi.org/10.1007/s00436-018-5905-8>.

Sereno-Uribe AL, Pinacho-Pinacho CD, García-Varela M, Pérez-Ponce de León G (2013) Using mitochondrial and ribosomal DNA sequences to test the taxonomic validity of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 in fish-eating birds and freshwater fishes in Mexico, with the description of a new species. *Parasitology Research* 112:2855–2870.

Silva de Souza AM, Brito-Porto D, De Oliveira-Malta JC (2017) *Diplostomum (austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes, Digenea) free metacercariae in the eyes of fishes from the floodplain lakes to the lower solimões river, Brazil. *Neotropical Helminthology* 11: 9-16.

Smithsonian Tropical Research Institute (2008) Bocas del Toro: Base de datos de especies.

https://biogeodb.stri.si.edu/bocas_database/search/species/1243?lang=es.

Consultado el 4 de noviembre del 2019.

Southwood TRE (1978) Ecological methods. Halsted Press, Chapman and Hall. London. 525 p.

Stapf AN, Kavetska KM, Ptak PP, Rząd I (2013) Morphometrical and ecological analysis of nematodes of the family Capillariidae (Neveu-Lemaire, 1936) in wild ducks (Anatinae) from the north-western Poland. *Annals of Parasitology* 59: 195-201.

Takemoto RM, Pavanelli GC, Lizama MA, Luque JL, Poulin R (2005) Host population density as the major determinant of endoparasite species richness in floodplain fishes of the upper Paraná River, Brazil. *Journal of Helminthology* 79: 75-84 DOI: <http://dx.doi.org/10.1079/JOH2004264>.

Tkach VV, Curran SS (2015) *Prosthenydera oonastica* n. sp. (Digenea: Callodistomidae) from ictalurid catfishes in southeastern United States and molecular evidence differentiating species in the genus across Americas. *Systematic Parasitology* 90: 39-51.

Velázquez-Velázquez E, López-Vila JM, Ruiz Velasco JC (2010) Peces de la Reserva Ecológica. “El Canelar”, Chiapas, México. Colección Jaguar, UNICACH. México. 55p.

Vieira-Menezes FG, Correia-Costa DP, Brasil-Sato MC (2017) Nematodes of *Astyanax fasciatus* (Actinopterygii: Characidae) and their parasitic indices in the São Francisco river, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 26: 10 - 16. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-29612016074>

Vieira-Menezes FG, Correia-Costa DP, Brasil-Sato MC (2017) Nematodes of *Astyanax fasciatus* (Actinopterygii: Characidae) and their parasitic indices in the

São Francisco river, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 26: 10-16. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-29612016074>

Violante-González J, Aguirre-Macedo L, Mendoza-Franco EF (2007) A checklist of metazoan parasites of fish from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. *Parasitology Research* 102: 151-161.

Vitone ND, Altizer S, Nunn CL (2004) Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research* 6: 183-199.

Waikagul J, Wongsaroj T, Radomyos P, Meesomboon V, Praewanich R, Jongsuntikul D (1997) Human infection of *Centrocestus formosanus* in Thailand, Southeast Asian. *Journal Tropical Medicine and Public Health* 28: 831-835.

Yamaguti S (1971) Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Vol. 1. Kiegaku Publishing. Tokio, Japa, 648-668 p.

Zhokhov AE (2012) Metacercariae of trematodes (Plathelminthes: Trematoda) of *Garra dembecha* (Actinopterygii: Cyprinidae) from Lake Tana, Ethiopia. *Zoosystematica Rossica* 21: 193–203.

Apéndice I: Localidades

- Puente La Luz
- Ojo de Agua
- San Francisco
- Río Francés

El apéndice I tiene información acerca de cómo se realizó el muestro, especificaciones de cada localidad como: coordenadas geográficas, la cuenca a la que pertenece, las características de la estructura del hábitat y fisicoquímicas.

El grupo de trabajo para este muestreo integró investigadores de varias instituciones: los ictiólogos Dr. Ernesto Velázquez Velázquez, Dr. Wilfredo Matamoros y el M. en C. Manuel Anzueto Calvo de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) y helmintólogos, Dr. Juan Manuel Caspeta Mandujano de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) y el Dr. Jesús Montoya Mendoza del Instituto Tecnológico de Boca del Río, así como, de la Biól. Vianey Rodríguez Alvarado estudiante de Maestría en el Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, del Biól. Manuel Matus; y del coordinador del grupo de investigación y responsable del proyecto, Dr. Guillermo Salgado Maldonado. Las actividades se llevaron a cabo en los cuerpos de agua aledaños a la ciudad de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, y en el laboratorio de Ictiología de la UNICACH, del Dr. Ernesto Velázquez Velázquez.

En general, se realizó el muestreo en cuatro localidades en ríos aledaños al río Grijalva, las localidades muestreadas pertenecen a la cuenca del río Grijalva-Tuxtla-Gutiérrez, y estas a su vez pertenecen a tres subcuencas diferentes, las cuales son: río Alto Grijalva, ríos Santo Domingo y El Chapopote (Fig. 13).

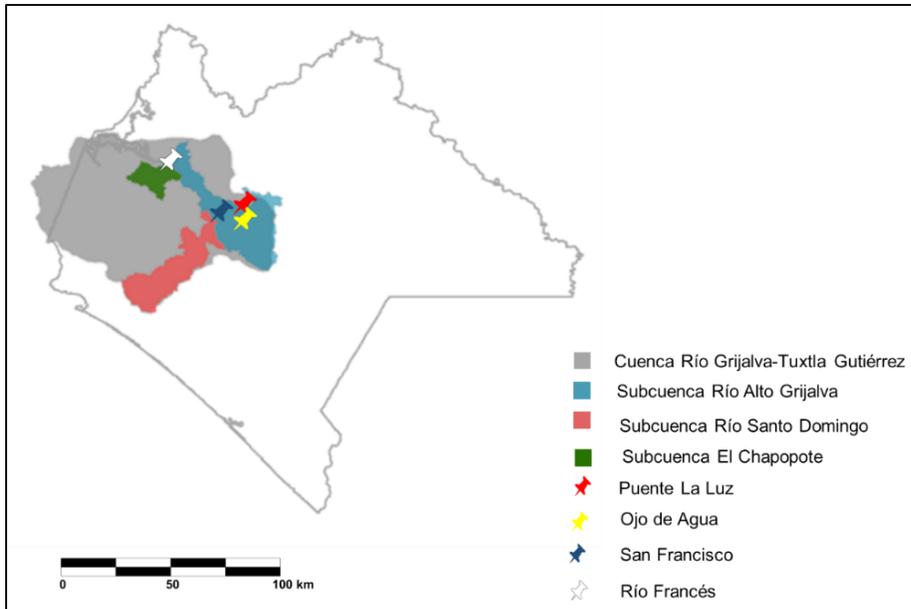


Figura 13. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece las cuatro localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva.

En cada una de las localidades se implementó un transecto de 150 m, en el cual se midieron los parámetros limnológicos, estructura del hábitat y se realizó la captura de los hospederos. Las variables se registraron en hojas de campo que fueron proporcionadas por el Dr. Wilfredo Matamoros y el M. en C. Manuel Anzueto Calvo, la cual se presentan a continuación.

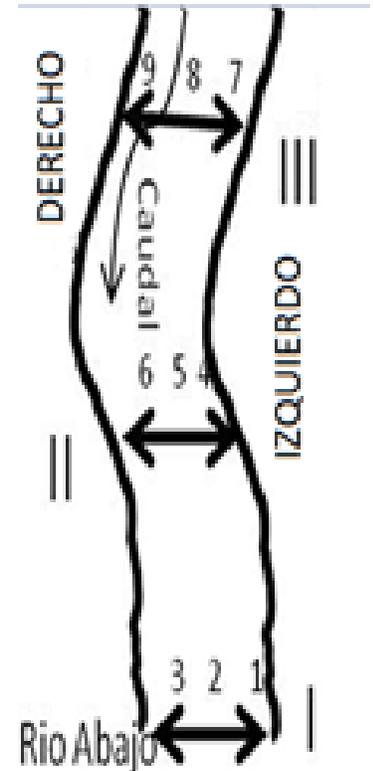
No. Campo _____ Fecha _____ Nombre (1) _____
 Nombre (2) _____
 Hora: Inicio _____ Término _____ Nombre (3) _____
 Nombre (4) _____
 Vertiente _____ Cuenca _____ Río _____ Tributario 1 _____
 Tributario 2 _____ Orden del tributario _____
 Latitud _____ Longitud _____
 País _____ Estado _____
 Municipio _____ Ciudad o Pueblos Cercanos _____

Localidad

Distancia en kilómetros del punto de muestreo a la boca del río _____
 A.S.N.M.(m) en el punto _____ A.S.N.M.(m) 500 m río arriba _____
 A.S.N.M.(m) 500 m río abajo _____

Atarraya _____ Red de arrastre _____ Electropesca _____

	Parámetro	MEDIDAS EN CADA TRANSECTO		
		I	II	III
100 %	Corriente (%)			
	Pequeños rápidos (%)			
	Rápidos (%)			
	Remansos (%)			
	Pozas (%)			
	Ancho del río (m)			
	Dosel (%)			
	Estructura de hábitat (%)			
	Vegetación en el agua (%)			
	Erosión (derecho %)			
	Erosión (izquierdo %)			
	Pequeñas partes de árboles (%)			
	Partes de árboles grandes (%)			
	Temperatura (°C)			
	Conductividad (µS/cm).			
	STD			
	Salinidad (‰)			
	DO (mg/L)			
	pH			
	Secchi/turbidez (cm)			



MEDIDAS EN CADA PUNTO DE LOS TRANSECTOS

Puente La Luz

La localidad Puente La Luz pertenece a la región hídrica Grijalva-Usumacinta y a la cuenca hídrica río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez que es abastecida por la subcuenca del río Alto Grijalva, el río muestreado de esta subcuenca fue el río Nanachare (Fig. 14).

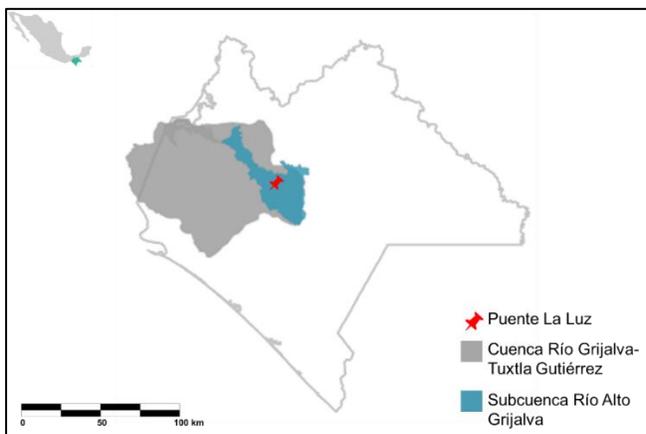


Figura 14. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Puente La Luz.

Esta localidad se encuentra a una altitud de 438 msnm, sus coordenadas en grados decimales son: latitud 16.5366967, longitud -92.8921459; en UTM: 15 Q 511508 11828306; y en grados, minutos y segundos: -16° -32' -12.108" S, 92° 53' 31.725" O. Estas coordenadas dan la geolocalización a la Carretera Tuxtla Gutiérrez-V. Carranza MEX-190, 20 de noviembre, Acala, Chiapas. Cerca de esta localidad se ubica la Secundaria Federal Emiliano Zapata. A 0.48 km se ubica el municipio 20 de noviembre.

- Características de la estructura del hábitat

El río muestreado es poco profundo (25.44 cm), caudaloso (0.95 m/s) y tiene pocos metros de ancho (4.17 m). Tiene una alta turbidez ya que, el disco de Secchi deja de ser visible a los 11 cm de profundidad. En las dos orillas del río se podía ver a simple vista las raíces de los árboles, por lo tanto, se consideró una erosión del 100% en ambas orillas del río. Se presentó una considerable cobertura vegetal en los alrededores del río, por lo que se consideró un 65% de dosel en la zona. El río tuvo una amplia variedad de sustrato destacando cantos rodados (53.33 %), seguido por lodo (33.33 %), arena y grava (6.67 %). El río presentó una baja cantidad de vegetación en el agua (2.97 %) (Fig. 15).



Figura 15. Localidad Puente La Luz. A: Representación del ancho del río. B: Tipo de sustrato (cantos rodados). C: Representación de la velocidad de la corriente.

- Características fisicoquímicas

En general los valores de los parámetros fisicoquímicos no presentaron variaciones considerables (Tabla 18).

Tabla 18. Características fisicoquímicas de la localidad Puente La Luz.

Características fisicoquímicas	Mínimo- Máximo (Promedio \pm SD)
Temperatura ($^{\circ}$ C)	25.43 - 25.45 (25.44 \pm 0.01)
Conductividad μ S/cm	496 - 552 (528.33 \pm 28.99)
% de saturación de oxígeno disuelto	46.1 - 54.1 (50.3 \pm 4.01)
pH	8.04 - 8.64 (8.25 \pm 0.34)

Ojo de Agua

La localidad Ojo de Agua pertenece a la región hídrica Grijalva-Usumacinta y a la cuenca hídrica río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez que es abastecida por la subcuenca río Alto Grijalva, el río muestreado de esta subcuenca fue el río Nanachare (Fig. 16).

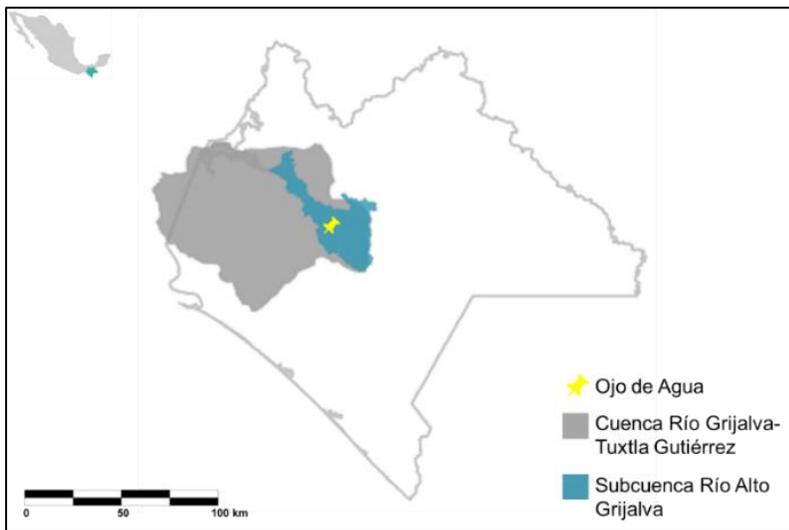


Figura 16. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Ojo de Agua.

Esta localidad se encuentra a una altitud de 455 msnm, sus coordenadas en grados decimales son: latitud 16.53982, longitud -92.91245; en UTM: 15 Q 509342 11828651; y en grados, minutos y segundos: -16° -32' -23.352" S, 92° 54' 44.82" O. Cerca de la localidad se encuentra el Centro Ecoturístico El Ojo de Agua. A 2.18 km del municipio 20 de noviembre.

- Caracterización de la estructura del hábitat.

El río muestreado en esta localidad es relativamente pequeño, ya que tiene pocos metros de ancho (5.72 m) y es poco profundo (30.38 cm). Es un río poco caudaloso (7.41 m/s) y el agua es turbia (10 cm). En los dos lados del río se podían observar las raíces de algunos árboles y plantas, además era evidente el deslave de la tierra, por lo tanto, se consideró una erosión del 100 % en ambos lados. Alrededor del río no había una cobertura vegetal considerable (5%). Principalmente el sustrato era lodoso (63.33 %) y en ciertas partes del río había grava (30%) (Fig. 17).



Figura 17. Localidad Ojo de Agua. A: Representación del ancho del río. B. Erosión. C: Tipo de vegetación y cobertura vegetal.

- Características de los parámetros fisicoquímicos

Los parámetros fisicoquímicos en esta localidad no presentaron cambios considerables (Tabla 19).

Tabla 19. Parámetros fisicoquímicos de la localidad Ojo de Agua.

Características fisicoquímicas	Mínimo- Máximo (Promedio \pm SD)
Temperatura (°C)	27.86 - 28.15 (28.03 \pm 0.15)
Conductividad μ S/cm	1 059 -1 068 (1 062.67 \pm 4.73)
% de saturación de oxígeno disuelto	67.1 - 83.7 (74.17 \pm 8.57)
pH	7.91 - 8.19 (8.03 \pm 0.15)

San Francisco

La localidad San Francisco pertenece a la región hídrica Grijalva-Usumacinta y a la cuenca hídrica río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez que es abastecida por la subcuenca río Santo Domingo, el río muestreado tiene el mismo nombre de la subcuenca (Fig. 18).

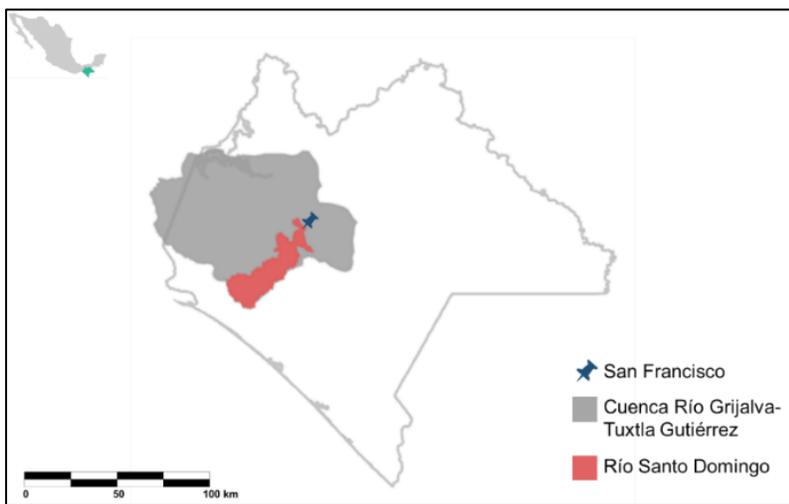


Figura 18. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad San Francisco.

Esta localidad se encuentra a una altitud de 458 msnm, sus coordenadas en grados decimales son: latitud 16.59624, longitud 92.96179; en UTM: 15 Q 504076 11834890; y en grados, minutos y segundos: S $-16^{\circ} -35' -46.464''$, O $92^{\circ} 57' 42.444''$. Estas coordenadas llevan a la Carretera Tuxtla Gutiérrez-V. Carranza, Chiapa de Corzo, Chiapas. El río pasa por el Balneario San Francisco (El Zapote). La localidad se encuentra a una distancia aproximada de 0.66 km del Rancho María Enriqueta, Balneario los Otates. A 2.67 km del municipio Cruz Chiquita.

- Caracterización de la estructura del hábitat.

El río de la localidad San Francisco es de mayor tamaño, es decir, presenta un mayor ancho (7.9 m) y profundidad (50.61 cm). Presenta una menor turbidez (24 cm) y es un río más caudaloso (27.73 m/s.). En este río había una mayor cobertura vegetal (90%). En ambos lados del río era perceptible el grado de erosión con un 100 %. El tipo de sustrato que predominó fueron los bloques (33.33 %), seguido por la arena (26.67 %) (Fig. 19).

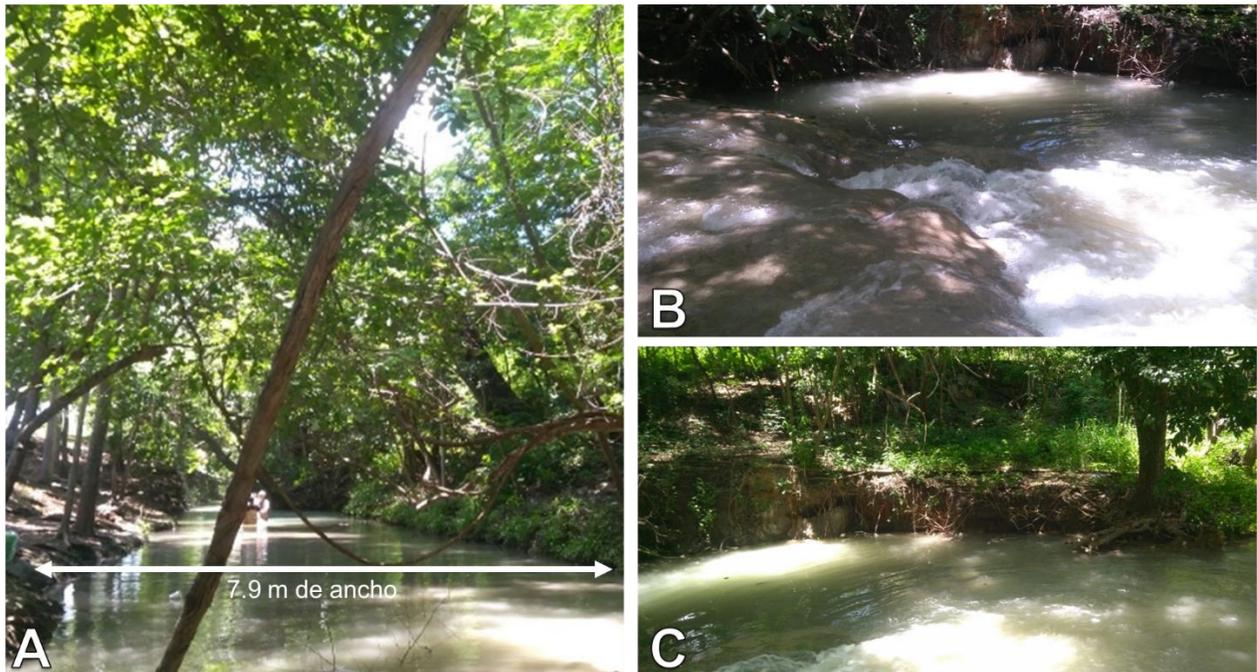


Figura 19. Localidad San Francisco. A: Representación del ancho del río. B: Sustrato (bloques). D: Erosión.

- Características de los parámetros fisicoquímicos

Uno de los parámetros fisicoquímicos registrados en la localidad presentó una variación considerable, este parámetro fue la conductividad. Los otros parámetros no presentaron cambios tan drásticos en la localidad (Tabla 20).

Tabla 20. Características fisicoquímicas de la localidad San Francisco.

Características fisicoquímicas	Mínimo- Máximo (Promedio \pm SD)
Temperatura ($^{\circ}$ C)	30.56 - 31.18 (30.88 \pm 0.31)
Conductividad μ S/cm	3 096 – 3 956 (3 463.33 \pm 449.80)
% de saturación de oxígeno disuelto	75.3 - 86.6 (80.43 \pm 5.72)
pH	7.99 - 8.10 (8.03 \pm 0.06)

Río Francés

La localidad Río Francés pertenece a la región hídrica Grijalva-Usumacinta y a la cuenca hídrica río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez y a su vez pertenece a la subcuenca El Chapopote, el río muestreado fue el río El Achilote (Fig. 20).

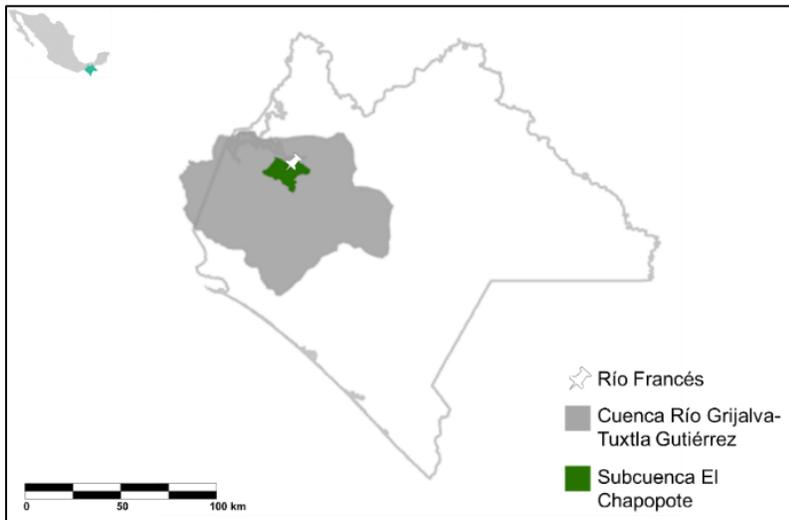


Figura 20. Cuenca y subcuenca hídrica a la que pertenece la localidad Río Francés.

Esta localidad se encuentra a una altitud de 665 msnm, sus coordenadas en grados decimales son: latitud 16.95297, longitud -93.42188; en UTM: 15 Q 455082 11874401; y en grados, minutos y segundos: -16° -57' -10.692" S, 93° 25' 18.768" O. Las coordenadas dan la geolocalización a la Carretera Ocuilapa-America Libre CHIS-83. El municipio más cercano a esta localidad es Las Pimientas a una distancia de 7.42 km.

- Caracterización de la estructura del hábitat.

De los ríos muestreados este es el de mayor tamaño, es decir, tiene un ancho (17.33 m) y una profundidad (62.22 cm) mayor. Es el río con una menor turbidez (52.67 cm), la corriente de agua no es muy rápida (4.61 m/s). Alrededor del río se presentó una considerable cobertura vegetal (43.33 %). En este río había una mayor cantidad de refugios para los peces (73.33 %). El tipo de sustrato predominante fueron los bloques (10.56 %), seguida por cantos rodados (6.11 %) y en menor medida la grava (2.22 %) (Fig. 21).

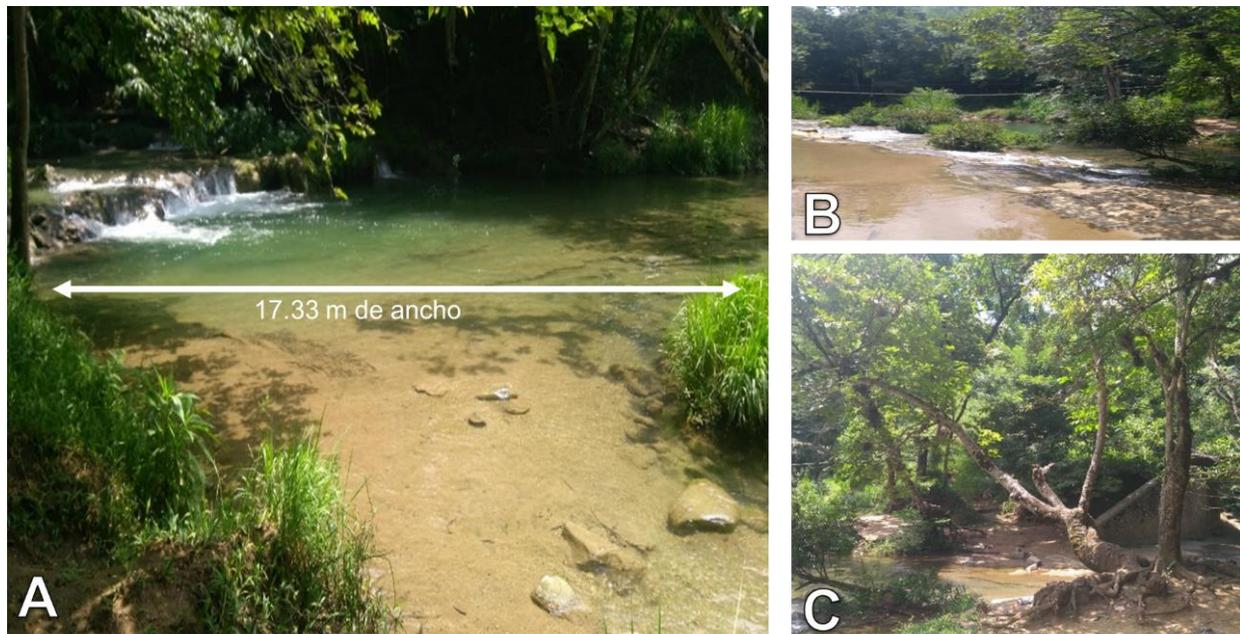


Figura 21. Localidad Río Francés. A: Representación del ancho del río. B: Sustrato (bloques). C: Dosel.

- Características de los parámetros fisicoquímicos

Los valores de los parámetros registrados en este río fueron consistentes en los diferentes puntos en los que se tomaron las mediciones (Tabla 21).

Tabla 21. Características fisicoquímicas de la localidad Río Francés.

Características fisicoquímicas	Mínimo- Máximo (Promedio \pm SD)
Temperatura ($^{\circ}$ C)	22.1 - 22.8 (22.37 \pm 0.38)
Conductividad μ S/cm	265 - 362 (304 \pm 51.22)
% de saturación de oxígeno disuelto	82.3 - 85.2 (83.93 \pm 5.72)
pH	8.4 - 8.6 (8.53 \pm 0.12)

Apéndice II: Biología del hospedero

Astyanax aeneus (Günther,
1860)

En el apéndice 2 se abordan temas relacionados con la biología del hospedero (*Astyanax aeneus*), como su alimentación, tipo de hábitat en el que se puede encontrar, distribución geográfica y las características morfológicas para su identificación.

Astyanax aeneus



Figura 22. *Astyanax aeneus* (Tomado de Smithsonian 2008).

Astyanax aeneus (Fig. 22) pertenece a la familia Characidae es la única familia del orden en México, comprende alrededor de 165 géneros y 962 especies. Es una de las familias más importantes de la ictiofauna tropical en términos de biomasa y número de especies. *A. aeneus* presenta la más amplia distribución de los carácidos de América, se distribuye en la vertiente del Atlántico, en cenotes, estanques y arroyos de tierras bajas desde el río Papaloapan, México, hasta Costa Rica. En la vertiente del Pacífico, del río Armería, México, hasta Colombia (Fig. 23). *A. aeneus* es uno de los peces mesoamericanos más ubicuos, pero ausente en altitudes superiores a los 1 100 msnm (Miller 2009).



Figura 23. Distribución en México y general (recuadro) de *Astyanax aeneus*.

A. aeneus se encuentra en aguas lénticas o lóxicas de tierras bajas, es decir, tolera una amplia variedad de hábitat, ríos, arroyos, lagos y lagunas costeras. Prefieren estar cerca de la superficie o sobre bancos con vegetación. Se les puede observar en el fondo, ramoneando el perifiton con medios giros del cuerpo para arrancar trozos de alimento. Se les encuentra también en cuevas, entre raíces de mangle o a media agua. Son omnívoros, con mayor tendencia a ser planctívoros cuando jóvenes y carnívoros de adultos; consumen plantas, insectos, semillas, copépodos, ostrácodos y peces, con un gran componente de canibalismo (Schmitter-Soto 1998; Miller, 2009).

Tienen el cuerpo fusiforme, alto y comprimido; cabeza robusta; boca pequeña y oblicua; presenta dos aletas dorsales, la primera con 11 radios y la segunda, pequeña de tipo adiposa; aletas pectorales cortas con 13 radios, aletas pélvicas en posición abdominal, aleta anal de 24 a 26 radios, la aleta caudal es isocerca. Posee de 35 a 40 escamas cicloideas en una serie longitudinal; de 12 a 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Dos series de dientes pequeños, la serie anterior

corresponde a dientes multicúspides. El diámetro ocular da 2.6 a 3.5 veces en la longitud cefálica (Velázquez-Velázquez et al. 2010).

Se diferencia de las otras especies del género por su mancha humeral vertical, que es bien definida. La coloración general es plateada con una línea lateral muy marcada color verde pastel en los costados del cuerpo; en la base del pedúnculo caudal se localiza una mancha oscura en forma de rombo alargado; la aleta caudal, anal y pélvica presentan un color amarillo con pigmentación naranja. Se han reportado tallas de hasta 130 mm de longitud total (Velázquez-Velázquez et al. 2010).

Apéndice III: Procedimiento de elaboración de preparaciones permanentes totales

En el apéndice III se presenta información sobre las técnicas de tinción utilizadas para la identificación morfológica de los helmintos parásitos de *A. aeneus*.

Para su identificación taxonómica los ejemplares de los grupos de tremátodos y monogéneos, se tiñeron utilizando dos técnicas: Paracarmín de Mayer y Tricrómica de Gomori. Estas técnicas de tinción conllevan diferentes pasos: lavado, teñido, deshidratación, aclaración y montaje, en las cuales se utilizaron diferentes sustancias. Se siguieron las técnicas del Manual de prácticas de parasitología con énfasis en helmintos parásitos de peces de agua dulce y otros animales silvestres de México (Salgado-Maldonado 2009). A continuación, se describen estas técnicas.

Lavado: Los helmintos se encontraban fijados con formol al 4% por lo que antes de iniciar el procedimiento de tinción se lavaron con varios cambios de alcohol etílico 70% para eliminar todo el fijador.

Teñido: Se utilizaron técnicas de tinción alcohólica y acuosa usando colorantes como Paracarmín de Mayer y Tricrómica de Gomori.

Paracarmín de Mayer

1. Los ejemplares estarán en alcohol etílico al 70% lavados ya del fijador.
2. Alcohol etílico 96%, dos cambios, 10 minutos cada uno.
3. Teñir en Paracarmín de Mayer, por lo general el tiempo varía de dos a tres o hasta 10 a 15 minutos.
4. Lavar en alcohol etílico 96% para quitar el exceso de colorante.
5. Diferenciar en alcohol de 96% acidulado al 2% con ácido clorhídrico, hasta que los bordes del cuerpo queden más pálidos que el resto y los órganos internos sean visibles por transparencia.
6. Lavar en alcohol de 96% para evitar que el ácido clorhídrico siga decolorado el ejemplar.
7. Deshidratar, dos cambios de alcohol de 96% 15 minutos cada uno.
8. Alcohol etílico absoluto (100%), dos cambios de 20 minutos cada uno.
9. Aclarar en aceite de clavo
10. Montar en Bálsamo de Canadá.

Tricrómica de Gomori

1. Los ejemplares estarán en alcohol etílico al 70% lavados ya del fijador.
2. Hidratar hasta agua destilada, alcohol 50%, 25% por 15 minutos en cada uno.
3. Teñir en Hematoxilina de Weigert durante 10 minutos.
4. Lavar en agua corriente por 10 minutos.
5. Diferenciar en agua acidulada al 0.5% con ácido acético.
6. Deshidratar, dos cambios de alcohol de 96% 15 minutos cada uno.
7. Alcohol etílico absoluto (100%), dos cambios de 20 minutos cada uno.
8. Aclarar en aceite de clavo
9. Montar en Bálsamo de Canadá.

Deshidratación: Se utilizó etanol, empleando alcoholes graduales de 30%, 50%, 70%, 96% hasta alcohol etílico absoluto. Los alcoholes graduales se prepararon a partir de alcohol etílico del 96%, siguiendo el Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres (Lamothe-Argumedo 1997).

Aclaramiento: Se utilizó aceite de clavo para que le impartiera transparencia a los ejemplares.

Montaje: El medio que se utilizó fue el Bálsamo de Canadá ya que da mayor transparencia a los ejemplares, un índice de refracción muy próximo al del vidrio de los portaobjetos y cubreobjetos y su durabilidad.

Apéndice IV: Base de datos

En el apéndice IV se encuentran la base de datos que se generó a partir de la información obtenida del muestreo en la cuenca media del río Grijalva. La captura de la información se realizó en el programa Excel. La base está estructurada con datos fisicoquímicos, estructura del hábitat, morfometría de los hospederos y las especies de helmintos parásitos por cada localidad.

La base de *A. aeneus* se derivó de la "Base general" realizada los días 12-13 y del 15-16 de agosto del 2019. Dicha base fue elaborada por Vianey Rodríguez Alvarado e Ivonne López del Monte. A partir de las hojas de campo con seriación del 011901-0119208. El archivo de Excel tiene diferentes hojas, en la tabla 22 se describe la información de cada hoja; y en la tabla 23 se presentan las unidades en que se registraron las variables.

Tabla 22. Descripción de la información que contiene cada hoja de Excel de la base de datos.

Nombre de la hoja	Descripción
Nivel infracomunidad	Se presenta información de los helmintos de cada <i>A. aeneus</i> en las cuatro localidades muestreadas
Nivel componente de comunidad	Se presenta información a nivel componente de comunidad, es decir, la suma de los individuos de cada especie de helminto que hay en cada <i>A. aeneus</i> colectado y examinado por localidad

Nombre de la hoja	Descripción
Características localidad	Se presenta información sobre la caracterización de la estructura del hábitat y de los parámetros limnológicos de cada localidad.
Coordenadas localidad	Se presenta información sobre la geolocalización de las localidades. Número de peces examinados por localidad. Fecha de colecta de los peces y fecha de examen helmintológico.
Todos los datos	Es una recopilación de toda la información de las hojas anteriores

Tabla 23. Unidades de las variables que se registraron en campo.

Variable	Unidades	Abreviatura
Latitud	Grados decimales	
Longitud	Grados decimales	
Altitud	Metros	
Longitud total_pez	Milímetros	LT_pez
Longitud patron	Milímetros	LP_pez
Altura	Milímetros	
Peso	Gramos	
Transecto	Metros	
Ancho del río	Metros	
Profundidad promedio	Centímetros	
Velocidad del agua	Metros sobre segundo	
Secchi	Centímetros	
Hábitat	%	
Dosel	%	
Estructura del hábitat	%	
Vegetación en el agua	%	
Erosión izquierdo	%	
Erosión derecho	%	
Pequeñas partes de árboles	%	
Grandes partes de árboles	%	
Temperatura	Grados centígrados	
Conductividad	microSiemens/cm (μ S/cm)	
% de saturación de oxígeno disuelto		
pH		

Tabla 24. Datos registrados a nivel infracomunidad de las poblaciones de helmintos de *A. aeneus* recolectados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenhystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contraecaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

N° hoja de campo	Localidad	Fecha de colecta	# Pez	LT pez	LP pez	Altura	Peso	Sexo pez	MASI	PROB	CEFO	CLIN	DIPLO	CHCO	DIKA	PRNE	SPIR	CONT	CAPI
11904	Puente La Luz	11-ago-19	P_1	41	32	7			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11905	Puente La Luz	11-ago-19	P_2	31	24	6			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11921	Puente La Luz	11-ago-19	P_3	91	75	25	8.9	Hembra	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0
11924	Puente La Luz	11-ago-19	P_4	60	50	15	4.7	Hembra	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
11925	Puente La Luz	11-ago-19	P_5	56	47	10	3.1	Macho	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
11926	Puente La Luz	11-ago-19	P_6	58	48	12	1.8	Hembra	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11928	Puente La Luz	11-ago-19	P_7	44	38	11	1.3	Macho	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
11929	Puente La Luz	11-ago-19	P_8	65	50	20	2.5		0	0	0	0	50	3	0	1	3	0	0
11930	Puente La Luz	11-ago-19	P_9	50	40	12	1.2	Macho	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
11931	Puente La Luz	11-ago-19	P_10	50	40	12	1.1	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11933	Puente La Luz	11-ago-19	P_11	82	72	20	4.1	Hembra	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
11913	Ojo de Agua	11-ago-19	O_1	78	64	17	3.5	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11914	Ojo de Agua	11-ago-19	O_2	79	65	18	4	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11915	Ojo de Agua	11-ago-19	O_3	78	64	17	3.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11920	Ojo de Agua	11-ago-19	O_4	55	46	12	1.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11922	Ojo de Agua	11-ago-19	O_5	52	61	13	1.2	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11932	Ojo de Agua	11-ago-19	O_6	72	59	20	4.6	Macho	0	3	2	0	0	2	0	0	0	0	0

N° hoja de campo	Localidad	Fecha de colecta	# Pez	LT pez	LP pez	Altura	Peso	Sexo pez	MASI	PROB	CEFO	CLIN	DIPL	CHCO	DIKA	PRNE	SPIR	CONT	CAPI
11934	Ojo de Agua	11-ago-19	O_7	83	69	30	8.4		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11935	Ojo de Agua	11-ago-19	O_8	80	70	25	8.1	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11936	Ojo de Agua	11-ago-19	O_9	62	52	19		Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11937	Ojo de Agua	11-ago-19	O_10	67	57	19	3.7	Macho	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
11939	Ojo de Agua	11-ago-19	O_11	72	60	20			0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
11941	Ojo de Agua	11-ago-19	O_12	71	60	20	4.9	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11943	Ojo de Agua	11-ago-19	O_14	85	69	20	7.4	Macho	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
11944	Ojo de Agua	11-ago-19	O_15	74	60	25	2.8		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11945	Ojo de Agua	11-ago-19	O_16	65	54	19	3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11946	Ojo de Agua	11-ago-19	O_17	75	60	20	4.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11947	Ojo de Agua	11-ago-19	O_18	67	50	19	3.4	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11949	Ojo de Agua	11-ago-19	O_19	74	60	20	4.6	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11950	Ojo de Agua	11-ago-19	O_20	64	50	18	2.9	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11951	Ojo de Agua	11-ago-19	O_21	69	57	25	2.2	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11952	Ojo de Agua	11-ago-19	O_22	64	52	19	2.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11953	Ojo de Agua	11-ago-19	O_23	80	65	20	6.3	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11954	Ojo de Agua	11-ago-19	O_24	60	48	12	2.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11955	Ojo de Agua	11-ago-19	O_25	67	52	15	3.2	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11956	Ojo de Agua	11-ago-19	O_26	66	54	16	4.1	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11958	Ojo de Agua	11-ago-19	O_27	83	70	20	4.9	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11960	Ojo de Agua	11-ago-19	O_28	80	64	21	5.1	Macho	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
11963	Ojo de Agua	11-ago-19	O_29	58	48	18	2.2	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11969	San Francisco	11-ago-19	S_1	105	84	35	10.9		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
11973	San Francisco	11-ago-19	S_2	78	68	18	4.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11974	San Francisco	11-ago-19	S_3	80	69	19	4.8	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
11975	San Francisco	11-ago-19	S_4	68	55	16	3.3	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11977	San Francisco	11-ago-19	S_5	52	42	13	1.6	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11978	San Francisco	11-ago-19	S_6	53	44	11	1.6	Macho	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
11980	San Francisco	11-ago-19	S_7	77	61	19	5.4	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

N° hoja de campo	Localidad	Fecha de colecta	# Pez	LT pez	LP pez	Altura	Peso	Sexo pez	MASI	PROB	CEFO	CLIN	DIPL	CHCO	DIKA	PRNE	SPIR	CONT	CAPI
119115	Río Francés	14-ago-19	R_1	49	40	12	1.6	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119120	Río Francés	14-ago-19	R_2	60	51	23	3	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119125	Río Francés	14-ago-19	R_3	58	52	21	1.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119127	Río Francés	14-ago-19	R_4	83	76	29	6.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119131	Río Francés	14-ago-19	R_5	77	66	24	3.8	Macho	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0
119141	Río Francés	14-ago-19	R_6	60	50	12	3.1	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119142	Río Francés	14-ago-19	R_7	48	37	10	1.3	Macho	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
119143	Río Francés	14-ago-19	R_8	56	50	20	1.4	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119145	Río Francés	14-ago-19	R_9	50	40	10	1.3	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119146	Río Francés	14-ago-19	R_10	60	49	12	2.1	Macho	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119147	Río Francés	14-ago-19	R_11	45	35	10	1.1	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119149	Río Francés	14-ago-19	R_12	47	37	10	1.4	Hembra	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119151	Río Francés	14-ago-19	R_13	46	35	10	1	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119153	Río Francés	14-ago-19	R_14	63	50	18	3.2	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119155	Río Francés	14-ago-19	R_15	56	46	10	1.9	Hembra	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119156	Río Francés	14-ago-19	R_16	50	40	10	1.8	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119158	Río Francés	14-ago-19	R_17	50	40	10	1.5	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119160	Río Francés	14-ago-19	R_18				3.4		0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
119162	Río Francés	14-ago-19	R_19	40	30	9	1	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119164	Río Francés	14-ago-19	R_20	46	36	11	1.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119165	Río Francés	14-ago-19	R_21	55	49	22	1.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119166	Río Francés	14-ago-19	R_22	55	45	12	2.2	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119167	Río Francés	14-ago-19	R_23	70	58	20	4	Hembra	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
119168	Río Francés	14-ago-19	R_24	75	59	26	3.7	Hembra	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
119171	Río Francés	14-ago-19	R_25	50	40	10	1.8	Hembra	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
119173	Río Francés	14-ago-19	R_26	57	48	14	2.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119176	Río Francés	14-ago-19	R_27	50	40	10	1.7	Hembra	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
119177	Río Francés	14-ago-19	R_28	71	64	25	3.8	Macho	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
119179	Río Francés	14-ago-19	R_29	51	40	12	1.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

N° hoja de campo	Localidad	Fecha de colecta	# Pez	LT pez	LP pez	Altura	Peso	Sexo pez	MASI	PROB	CEFO	CLIN	DIPL	CHCO	DIKA	PRNE	SPIR	CONT	CAPI
119180	Río Francés	14-ago-19	R_30	36	29	11	1	Hembra	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119181	Río Francés	14-ago-19	R_31	50	43	11	1.7	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119182	Río Francés	14-ago-19	R_32	50	43	12	1.5	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	7
119183	Río Francés	14-ago-19	R_33	50	40	13	1.6	Macho	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
119184	Río Francés	14-ago-19	R_34	54	45	10	1.1	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119185	Río Francés	14-ago-19	R_35	57	53	13	1.7	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119186	Río Francés	14-ago-19	R_36	52	42	13	1.7	Macho	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
119187	Río Francés	14-ago-19	R_37	65	53	14	2.9	Hembra	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119188	Río Francés	14-ago-19	R_38	63	57	13	2.1	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119189	Río Francés	14-ago-19	R_39	63	55	22	2.1	Macho	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
119190	Río Francés	14-ago-19	R_40	46	36	9	1.4	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119192	Río Francés	14-ago-19	R_41	50	42	10	1.6	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119193	Río Francés	14-ago-19	R_42	56	48	10	1.9	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119194	Río Francés	14-ago-19	R_43	49	45	15	1.2	Macho	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119195	Río Francés	14-ago-19	R_44	60	50	15	2.8	Hembra	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
119198	Río Francés	14-ago-19	R_45	52	42	12	1.6	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119199	Río Francés	14-ago-19	R_46	48	39	10	1.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119200	Río Francés	14-ago-19	R_47	74	64	22	1.8	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119205	Río Francés	14-ago-19	R_48	51	40	11	1.4	Hembra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119206	Río Francés	14-ago-19	R_49	57	51	13	1.5	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119207	Río Francés	14-ago-19	R_50	71	61	23	2.6	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
119208	Río Francés	14-ago-19	R_51	54	47	12	1.3	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 25. Datos registrados a nivel componente de comunidad de los helmintos de *A. aeneus* recolectados en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas. Los acrónimos utilizados fueron los siguientes: CHCO = *Characithecium costaricensis*, DIKA = *Diaphorocleidus kabatai*, MASI = *Magnivitellinum simplex*, PROB = *Prosthenthystera obesa*, CEFO = *Centrocestus formosanus*, CLINO = *Clinostomum* sp., DIPLO = *Diplostomum* sp., PRNE = *Procamallanus neocaballeroi*, CONT = *Contracaecum* sp., SPIR = *Spiroxys* sp. y CAPI = Capillariidae gen. sp.

Localidad	MASI	PROB	CEFO	CLIN	DIPL	CHCA	DIKA	PRNE	SPIR	CONT	CAPI	Total de helmintos	<i>A. aeneus</i> examinados
Puente la luz	0	5	4	0	52	6	0	5	4	0	0	76	11
Ojo de agua	0	3	2	0	0	4	5	0	0	0	0	14	29
San Francisco	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	4	7
Río Francés	1	3	0	32	0	0	10	0	0	1	7	54	51

Tabla 26. Promedio de los datos de los parámetros fisicoquímicos y de la estructura del hábitat de las cuatro localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva.

VARIABLES	Puente la Luz	Ojo de Agua	San Francisco	Río Francés
Transecto	150	150	150	150
Ancho del río	4.17	5.72	7.9	17.33
Profundidad promedio	25.56	30.38	50.61	62.22
Velocidad del agua	0.95	7.41	27.73	4.61
Secchi	11	10	24	52.67
Corriente	33.33	50	96.67	63.33
Pequeños rápidos	33.33	10	0	0
Rápidos	0	6.67	3.33	33.33
Remansos	33.33	0	0	0
Pozas	0	33.33	3.33	3.33
Dosel	65	5	90	43.33
Estructura de hábitat	55	46.67	3.33	73.33
Vegetación en el agua	2.67	35	0	8.33
Erosión derecho	100	100	100	33.33
Erosión izquierdo	100	100	100	23.33
Pequeñas partes de árboles	0	0	0	6.67
Grandes partes de árboles	0	0	0	3.33
Detritus	0	0	0	0
Arcilla	0	0	0	3.89
Lodo	33.33	63.33	10	2.78
Arena	6.67	6.67	26.67	7.78
Grava	6.67	30	0	2.22
Cantos rodados	53.33	0	30	6.11
Bloques	0	0	33.33	10.56
Temperatura	25.44	28.03	30.88	22.37
Conductividad	528.33	1062.67	3463.33	304
% de saturación de oxígeno disuelto	50.3	74.17	80.43	83.93
pH	8.25	8.03	8.03	8.53

Tabla 27. Geolocalización de las localidades muestreadas en la cuenca media del río Grijalva, fecha de colecta de los hospederos, fecha de examen helmintológico.

Localidad	Puente la luz	Ojo de agua	San Francisco	Río Francés
Latitud	16.536973	16.53982	16.59624	16.95297
Longitud	-92.89243	-92.91245	-92.96179	-93.42188
Altitud_metros	438	455	458	665
# peces examinados	11	29	7	51
Fecha de colecta	11-ago-19	11-ago-19	11-ago-19	14-ago-19
Fecha de examen	12-ago-19	12-ago-19	12-ago-19	15-ago-19

Apéndice V: Taxonomía

Phylum: Platyhelminthes
Monogenea
Trematoda

Phylum: Nematoda

Phylum: Platyhelminthes
Trematoda

Phylum: Platyhelminthes Minon, 1876

Clase: Trematoda Rudolphi, 1808

Subclase: Digenea Carus, 1863

Superfamilia: Gymnophalloidea Odhner, 1905

Familia: Callodistomidae Odhner, 1910

Subfamilia: Callodistominae Odhner, 1911

Género: *Prosthenhystera* Travassos, 1922

***Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1856) Travassos, 1920**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Vesícula biliar

Localidad: Puente La Luz (latitud 16.536973, longitud -92.89243), Ojo de Agua (latitud 16.53982, longitud -92.91245) y Río Francés (latitud 16.95297, longitud -93.42188)

Fechas de colecta: 11 y 14 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Prosthenhystera obesa se registró en tres localidades, Puente La Luz, Ojo de Agua y Secc Francés. En Puente La Luz se realizó el examen helmintológico a 11 hospederos, de los cuales tres estuvieron parasitados. Los parámetros parasitológicos en esta localidad son los siguientes: prevalencia de 27.27 %, intensidad media de 1.67 (\pm SD = 0.58) y una abundancia de 0.45 (\pm SD = 0.82). En Ojo de Agua se realizó el examen helmintológico a 29 hospederos, de estos uno estuvo parasitado. Obteniendo una prevalencia de 3.45 %, una intensidad media de 3.0 y una abundancia de 0.10 (\pm SD = 0.56). Mientras que en Río Francés se realizó el examen helmintológico a 51 hospederos estando parasitados tres hospederos. Obteniendo una prevalencia de 5.88 %, una intensidad media de 1.0 (\pm SD = 0) y una abundancia de 0.06 (\pm SD = 0.24).

Descripción:

Cuerpo de forma elipsoidal y aplanado, redondeado en la parte posterior del cuerpo. Ventosa oral terminal, grande y ovoide. Acetábulo muscular, se encuentra ecuatorialmente. Presenta faringe pequeña y cilíndrica, esófago largo; los ciegos intestinales son largos y gruesos, llegan hasta la parte posterior del cuerpo. Los testículos son más pequeños que el ovario, se encuentran en los extremos laterales del cuerpo. Ovario ovoide, posterolateral al acetábulo. Las medidas de los ejemplares se encuentran en la Tabla 28.

Tabla 28. Datos morfométricos (mm) de *Prosthenhystera obesa*.

		Mínimo - Máximo (Promedio \pm SD)
Cuerpo	Largo	0.55 - 2.03 (1.42 \pm 0.49)
	Ancho	0.26 - 0.79 (0.51 \pm 0.19)
Faringe	Largo	0.08 - 0.39 (0.23 \pm 0.13)
	Ancho	0.08 - 0.37 (0.22 \pm 0.12)
Ventosa oral	Largo	0.16 - 0.29 (0.23 \pm 0.05)
	Ancho	0.15 - 0.24 (0.21 \pm 0.03)
Acetábulo	Largo	0.11 - 0.20 (0.16 \pm 0.04)
	Ancho	0.11 - 0.19 (0.16 \pm 0.03)
Ovario	Largo	-0.40 (0.18 \pm 0.20)
	Ancho	-0.47 (0.20 \pm 0.24)
Huevo	Largo	0.002 - 0.11 (0.04 \pm 0.06)
	Ancho	0.005 - 0.16 (0.06 \pm 0.09)

Comentarios

La identificación de la especie *Prosthenhystera obesa* se fundamentó en las características señaladas por Bray (2002) como la forma del cuerpo que es aplanado a cilíndrico. Ventosa oral terminal. El acetábulo se encuentra en la parte anterior del cuerpo. Prefaringe corta o aparentemente ausente. Faringe ovalada. Esófago distintivo. Bifurcación intestinal en la parte anterior del cuerpo. Los ciegos intestinales alcanzan la parte posterior del cuerpo. Testículos presentes, uno en la parte delantera y el otro en la

parte posterior, este último simétrico a oblicuo. Saco del cirrus presente. Vesícula seminal interna enrollada, tubular. Conducto eyaculatorio distintivo, enrollado. Poro genital mediano, en la parte delantera. Ovario pre o post-testicular, en el cuerpo posterior. Receptáculo seminal presente. Canal de Laurer's presente. El útero extenso, principalmente en la parte posterior del cuerpo, se extiende después de los testículos. Huevos de cáscara delgada, que contienen embriones con distintivos puntos oculares. Vitelo en los dos campos laterales del cuerpo en la parte anterior o posterior del cuerpo. Vesícula excretora en forma de I.

Específicamente esta especie ha sido reportada con una amplia variación morfométrica, por ejemplo, Kohn et al. (1997) presentaron la variabilidad morfométrica de ejemplares de *Prosthenhystera obesa* en varios hospederos. A pesar de esta investigación morfológica, la familia Callodistomidae fue considerado e incluido por Bray (2002) en la superfamilia Gymnophalloidea, debido a la taxonómica basada en el análisis morfológico de adultos. Esta variación morfométrica es evidente con los ejemplares analizados en este estudio y con lo reportado por Caballero-Caballero y Jiménez-Guzmán (1969) y Jiménez-Guzmán (1973) (Tabla 29). Pavanelli et al. (1992) reportan una amplia variación en el tamaño de *P. obesa* en tres especímenes de *Salminus maxillosus* Cuvier, 1816 que midieron 8.46 a 18.64 mm de largo por 5.65 a 9.88 de ancho.

En México *Prosthenhystera obesa* se registra en 13 especies de peces de las familias Ariidae, Centropomidae, Characidae, Cichlidae e Ictaluridae. Específicamente para la familia de los carácidos en las especies *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) en Quintana Roo, *Brycon guatemalensis* Regan, 1908 en el Río Usumacinta.

La familia Callodistomidae es una pequeña familia de digéneos cuyas historias de vida son desconocidas. Dado que los análisis filogenéticos demuestran que los miembros de esta familia están más estrechamente relacionados con las familias Allocreadiidae y Gorgoderidae, familias que usan bivalvos como primeros hospederos intermediarios, se puede suponer que los miembros de la familia Callodistomidae también pueden pasar por los bivalvos (Tkach y Curran, 2015). Para *P. obesa* se sabe que la etapa adulta parasita la vesícula biliar de los peces de agua dulce (Nascimento et al. 2012). De acuerdo con Pavanelli et al. (1992) la patología causada por *P. obesa*

en los peces ocurre por la ruptura de la vesícula biliar, provocando una reducción en el almacenamiento de la bilis por el hospedero y la posible ingesta de pigmentos hematínicos por el parásito.

Por otra parte, la identificación de los ejemplares reportados como *P. obesa* en el sur de México debe reevaluarse utilizando otras herramientas, porque existe la posibilidad de que *P. oonastica* puede superponerse geográficamente con *P. obesa*, que son muy similares desde el punto de vista morfológico (Tkach y Curran, 2015).

Tabla 29. Comparación morfométrica de *Prosthenhystera obesa* del presente estudio con otros autores.

		Presente estudio	Nascimento-Martins et al. (2012)	Jiménez-Guzmán (1973)	Caballero-Caballero y Jiménez-Guzmán (1969)
Cuerpo	Largo	1.42	2.00	2.4	5.53
	Ancho	0.51	1.50	0.96	3.56
Faringe	Largo	0.23	0.18	0.10	0.26
	Ancho	0.22	0.20	0.10	0.28
Ventosa oral	Largo	0.23	0.45	0.29	0.75
	Ancho	0.21	0.40	0.28	0.66
Acetábulo	Largo	0.16	0.40	0.18	0.67
	Ancho	0.16	0.50	0.19	0.67
Ovario	Largo	0.18		0.26	
	Ancho	0.20		0.19	
Huevo	Largo	0.04		0.005	0.006
	Ancho	0.06		0.002	0.028

Superfamilia: Plagiorchioidea Lühe, 1914

Familia: Macroderoididae McMullen, 1937

Subfamilia: Macroderoidinae (McMullen, 1937) Odening, 1964

Género: *Magnivitellinum* Kloss, 1966

***Magnivitellinum simplex* Kloss, 1966**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Vesícula biliar

Localidad: Río Francés (latitud 16.95297, longitud -93.42188)

Fecha de colecta: 15 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Magnivitellinum simplex se registró en Río Francés, en esta localidad se les realizó el examen helmintológico a 51 hospederos de los cuales solamente uno estuvo parasitado con esta especie. Dando como resultado una prevalencia de 1.96 %, una intensidad media de 1.0 y una abundancia de 0.02 (\pm SD = 0.14).

Comentarios

La identificación de *M. simplex* se realizó en campo y no se trajeron los organismos al laboratorio. Las características morfométricas de esta especie son las siguientes: cuerpo alargado, típicamente presenta espinas tegumentales. Ventosa oral redonda, subterminal, raramente en forma de embudo, terminal. Acetábulo redondo, típicamente en la parte anterior del cuerpo. Prefaringe presente o ausente. Faringe presente. Esófago corto. Bifurcación intestinal en la parte anterior del cuerpo. Ciegos intestinales alargados, usualmente se extienden cerca de la parte posterior del cuerpo. Tiene dos testículos, uno detrás de otro o diagonales, en la parte posterior del cuerpo. Saco del cirrus presente, totalmente anterior o superpuesto al acetábulo. Vesícula seminal interna, a menudo bipartita. Cirrus débilmente desarrollado a robusto. Poro

genital mediano a submediano, inmediatamente anterior al acetábulo. Ovario mediano a submediano, entre el acetábulo y los testículos. Glándula de Mehlí's y canal de Laurer's usualmente presentes. Receptáculo seminal generalmente uterino. Presenta numerosos huevos pequeños. Folículos vitelinos se encuentran en los costados del cuerpo. Típicamente desde la bifurcación intestinal y hasta los testículos. Vesícula excretora en forma de I, raramente en forma de Y (Font y Lotz, 2002).

Magnivitellinum simplex se describió originalmente parasitando *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) en el Río Mogi-Guassu, en Sao Paulo, Brasil (Kloss, 1966). Lunaschi (1989) registro esta especie en Argentina en la familia Characidae en las especies *A. bimaculatus*, *A. eigenmanniorum* (Cope, 1894), *A. fasciatus* y *Oligosarcus jenynsii* (Günther, 1864). También se tiene el registro de *M. simplex* en Nicaragua y México (Aguirre-Macedo et al. 2001; Violante-González et al. 2007). Específicamente en México se tiene el registro en las familias Ariidae en Río Hondo at El Ramonal, Quintana Roo; Characidae, en las especies de *A. fasciatus* en Cenote Nochoncunchey, Yucatán, Cenote Dos Bocas, Quintana Roo, Río Cuyotepeji, Oaxaca, Río Gallinas at Arroyo Canoas, San Luis Potosí; *A. mexicanus* en Río Tempoal at Atlapexco, Afluente del Río Acamaluco, Río Amajac at Río Venados, Hidalgo; *Ilyodon furcidens* (Jordan y Gilbert, 1882) en Río Ayuquila at Arroyo Ahuacápan, Jalisco y en *A. aeneus* en Los Tuxtlas Río La Palma, Los Tuxtlas Río Máquinas, Los Tuxtlas Lago Escondido, Veracruz, Río Ayuquila at Achacales, Jalisco y en la Presa Rodrigo Gómez (La Boca), Nuevo León (Salgado-Maldonado, 2006; Scholz et al. 1995).

Superfamilia: Clinostomoidea Lühe, 1901

Familia: Diplostomatidae Poirier, 1886

Subfamilia: Clinostominae Lühe, 1901

***Clinostomum* sp. Leidy, 1856**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Cavidad branquial y boca

Localidad: Río Francés (latitud 16.95297, longitud -93.42188)

Fecha de colecta: 14 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

En esta localidad se realizó el examen helmintológico a 51 hospederos, de los cuales 15 estuvieron parasitados por *Clinostomum* sp., teniendo un total de 31 ejemplares de esta especie de tremátodo. Los parámetros parasitológicos dieron como resultado una prevalencia de 29.45%, intensidad media de 2.07 (\pm SD=1.58) y una abundancia de 0.61 (\pm SD=1.27).

Descripción:

Cuerpo lingüiforme. En la parte anterior del cuerpo tiene un pliegue que rodea la ventosa oral. Le ventosa oral es pequeña en comparación con el acetábulo. El acetábulo es grande, y se ubica cerca de la parte anterior del cuerpo. Los ciegos intestinales llegan hasta la parte posterior del cuerpo. Los testículos se encuentran uno detrás de otro en la parte posterior del cuerpo. Los dos testículos tienen forma triangular. El saco del cirrus se encuentra laterodorsalmente, rodeando el margen derecho del testículo anterior. El poro genital se encuentra lateral al testículo anterior. El ovario tiene forma de ovalo, intertesticular. El útero se extiende a lo largo del margen izquierdo del testículo anterior, y ocupa casi toda el área del cuerpo entre el acetábulo y el testículo anterior. Los conductos vitelinos se encuentran en las regiones laterales del cuerpo y comienzan desde el acetábulo (Fig. 24). Las medidas de los ejemplares se encuentran en la Tabla 30.

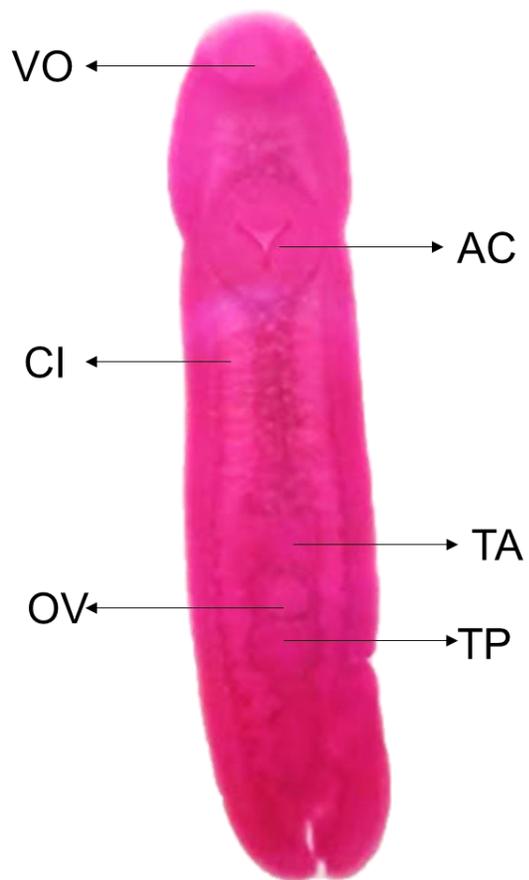


Figura 24. Fotografía de *Clinostomum* sp.: VO - ventosa oral, AC - acetábulo, CI - ciegos intestinales, OV - ovario, TA - testículo anterior, TP – testículo posterior.

Tabla 30. Datos morfométricos (mm) de *Clinostomum* sp.

		Mínimo - Máximo (Promedio ± SD)
Cuerpo	Largo	2.84 - 5.74 (4.73 ± 0.82)
	Ancho	0.57 - 1.26 (0.98 ± 0.17)
Ventosa oral	Largo	0.17 - 0.33 (0.23 ± 0.04)
	Ancho	0.16 - 0.34 (0.23 ± 0.04)
Acetábulo	Largo	0.48 - 0.80 (0.66 ± 0.09)
	Ancho	0.46 - 0.76 (0.63 ± 0.07)
Testículo anterior	Largo	0.12 - 0.39 (0.26 ± 0.08)
	Ancho	0.16 - 0.35 (0.28 ± 0.05)
Testículo posterior	Largo	0.15 - 0.36 (0.25 ± 0.05)
	Ancho	0.19 - 0.44 (0.31 ± 0.07)
Ovario	Largo	0.14 - 0.32 (0.24 ± 0.04)
	Ancho	0.21 - 0.37 (0.30 ± 0.05)
Distancia entre ventosas		0.37 - 0.74 (0.57 ± 0.11)

Comentarios

La identificación de las metacercarias de *Clinostomum* sp. se hizo con base a las características señaladas por Kanev et al. (2002) como son la forma del cuerpo que es alargado, convexo dorsalmente y cóncavo ventralmente. No presentan espinas tegumentarias. La ventosa oral es pequeña, tiene un pliegue en forma de collar, característico de la familia. Los ciegos intestinales son largos con divertículos laterales y llegan hasta la parte posterior del cuerpo. Otras características que definen al género son la ausencia de la faringe, la forma de los testículos en forma triangular, el saco del cirrus es ovalado, que se encuentra entre el ciego intestinal derecho y el testículo anterior. El poro genital se encuentra lateral al testículo anterior. El ovario es ovalado y

se encuentra intertesticular (Lunaschi y Drago, 2009; Caffara et al. 2011; Davies et al. 2016; Rosser et al. 2017).

Yamaguti (1971) registra 43 especies de *Clinostomum* en varias partes del mundo, es decir, tiene una distribución cosmopolita, teniendo registros en América (Canadá, Estados Unidos, México, Brasil), Europa (Italia), Asia (India, Japón), África (Nigeria) y Australia. Se tiene el registro en aves ictiófagas perteneciente a los géneros *Ardea*, *Ardeola*, *Egretta*, *Butorides*, entre otras. En México se tiene el registro de *Clinostomum* sp. en 46 especies de peces de las familias Ariidae, Cichlidae, Eleotridae, Poeciliidae. Específicamente en la familia de los carácidos en las especies de *Astyanax fasciatus* en Yucatán y Morelos, *Astyanax mexicanus* en San Luis Potosí, *Bramocharax caballeroi* Contreras-Balderas & Rivera-Teillery, 1985 en el Lago de Catemaco, Veracruz (Salgado-Maldonado, 2006). En este estudio se tiene el reporte para otra especie de carácidos (*Astyanax aeneus*).

Las especies de *Clinostomum* al tener una distribución tan amplia, han sido sometidos a varias revisiones taxonómicas por la variabilidad morfológica dentro de las especies y similitud entre diferentes especies. Específicamente la sinonimia entre dos especies de *Clinostomum* que son ampliamente reportadas; *C. complanatum* (Rudolphi, 1814) y *C. marginatum* (Rudolphi, 1819) han sido enfoque de diferentes estudios (Caffara et al. 2011). Estas dos especies son comúnmente usadas para nombrar a la “larva amarilla” y no es claro cuál es el nombre correcto. Algunos autores prefieren dar el nombre de *C. marginatum* en América y *C. complanatum* en Europa (Dowsett y Lubinsky, 1980; Miller, 1966). Caffara et al. (2011) al combinar datos genéticos y morfológicos de dos etapas del ciclo de vida (adultos y metacercarias) encontraron diferencias morfológicas entre las dos especies, específicamente en el sistema reproductor. Estas diferencias entre las especies fueron más evidentes al comparar las secuencias de ADN, llevando a la conclusión que *C. marginatum* solo se encuentra en América y *C. complanatum* es una especie europea y que no está presente en América. Por otro lado, Sereno-Uribe et al. (2013) determinaron que la especie *C. marginatum* se encuentra en México y esta a su vez se diferencia genética y morfológicamente de *C. tataxumui* Sereno-Uribe, 2013, la cual ubican al sur de América Central.

Por lo tanto, los ejemplares analizados en este estudio pueden considerarse como *C. marginatum*, no solo por esta determinación de la ubicación de las especies, sino también, por las características morfométricas entre los ejemplares de este estudio y con las de Lunaschi y Drago (2009), Davies et al. (2016) y Rosser et al. (2017) (Tabla 31).

El ciclo de vida de *Clinostomum* comprende como hospedero definitivo a aves ictiófagas, que por medio de sus heces fecales dispersan a los huevos. El huevo da origen a los miracidio cubiertos de cilios que nada libremente e infecta a un caracol, dando lugar a un esporocisto que migra al intestino o el hígado del caracol. Una vez que el esporocisto madura da lugar a cercaría que sale del caracol, para penetrar y enquistarse en un pez transformándose a metacercaria. El ciclo se completa cuando el pez es ingerido por algún ave ictiófaga, en donde la metacercaria se desenquista y migra al esófago y se aloja en la cavidad bucal para completar su maduración en aproximadamente tres días (Olsen 1986).

Tabla 31. Comparación de la morfometría de *Clinostomum* sp. del presente estudio con otros autores.

		Presente estudio	Lunaschi y Drago (2009)	Davies et al. (2016)	Davies et al. (2016)
Cuerpo	Largo	4.73	4.7	3.66	3.54
	Ancho	0.98	1.1	1.01	1.23
Ventosa oral	Largo	0.23	0.23	0.22	0.22
	Ancho	0.23	0.29	0.35	0.33
Acetábulo	Largo	0.66	0.67	0.61	0.68
	Ancho	0.63	0.66	0.60	0.66
Testículo anterior	Largo	0.26	0.38	0.29	0.27
	Ancho	0.28	0.44	0.30	0.35
Testículo posterior	Largo	0.25	0.36	0.27	0.22
	Ancho	0.31	0.46	0.33	0.37
Ovario	Largo	0.24	0.15	0.15	0.13
	Ancho	0.30	0.12	0.20	0.12
Distancia entre ventosas		0.57		0.18	0.55

Superfamilia: Diplostomoidea Poirier 1886

Familia: Diplostomatidae Poirier 1886

Subfamilia: Diplostominae Poirier 1886

***Diplostomum* sp. von Nordmann, 1832**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Musculatura

Localidad: Puente La Luz

Fecha de colecta: 11 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Diplostomum sp. es un género que se registró en la localidad Puente La Luz, en esta localidad se realizó el examen helmintológico a 11 hospederos, de los cuales tres estuvieron parasitados por este género. Obteniendo una prevalencia de 27.27%, una intensidad media de 17.33 (\pm SD = 28.29) y una abundancia de 4.73 (\pm SD = 15.02).

***Diplostomum* sp. 1**

Descripción:

El cuerpo se encuentra dividido en dos partes. La parte anterior del cuerpo es elongada y cóncava. La parte anterior del cuerpo es más grande que la posterior. La parte posterior del cuerpo es cónica. La ventosa oral es subterminal. No presenta prefaringe, la faringe es ovalada, elongada. El acetábulo está en la parte anterior del cuerpo y es muscular. El órgano tribocítico se encuentra debajo del acetábulo, es elongado con una apertura longitudinal, enseguida se encuentran las glándulas proteolíticas. Los ciegos intestinales llegan hasta la parte posterior del cuerpo. Sistema reproductivo esta poco desarrollado, presentado primordio de dos testículos y del ovario. El ovario se encuentra al mismo nivel del testículo anterior (Fig.25). Las medidas de los ejemplares se encuentran en la Tabla 32.

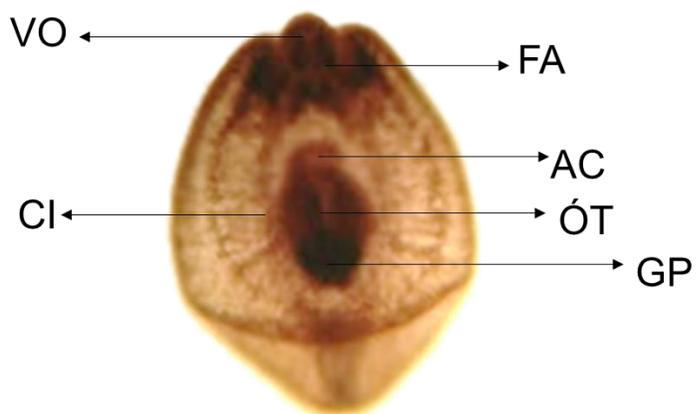


Figura 25. Fotografía de *Diplostomum* sp.1: VO - ventosa oral, FA - faringe, CI - ciegos intestinales, AC - acetábulo, ÓT - órgano tribocítico, GP - glándulas proteolíticas.

Tabla 32. Datos morfométricos (mm) de *Diplostomum* sp. 1.

		Mínimo - Máximo (Promedio \pm SD)
Longitud total del cuerpo		0.50 - 0.71 (0.63 \pm 0.052)
Parte del cuerpo anterior	Largo	0.43 - 0.68 (0.53 \pm 0.062)
	Ancho	0.20 - 0.65 (0.46 \pm 0.085)
Parte del cuerpo posterior	Largo	0.12 - 0.19 (0.14 \pm 0.020)
	Ancho	0.15 - 0.24 (0.20 \pm 0.032)
Ventosa oral	Largo	0.012 - 0.024 (0.02 \pm 0.004)
	Ancho	0.009 - 0.019 (0.02 \pm 0.004)
Acetábulo	Largo	0.014 - 0.06 (0.02 \pm 0.010)
	Ancho	0.021 - 0.064 (0.03 \pm 0.010)
Órgano tribocítico	Largo	0.005 - 0.064 (0.05 \pm 0.014)
	Ancho	0.047 - 0.068 (0.06 \pm 0.006)

***Diplostomum* sp. 2**

El cuerpo se encuentra dividido en dos partes. La parte anterior del cuerpo es elongada y ovalada, siendo la parte anterior más grande que la parte posterior del cuerpo. Ventosa oral es subterminal. No presenta prefaringe y la faringe es ovalada y elongada. Los ciegos intestinales llegan hasta la parte posterior del cuerpo. El acetábulo se encuentra en la parte anterior del cuerpo y es muscular, enseguida se encuentra el órgano tribocítico, que es redondo, debajo se encuentran las glándulas proteolíticas. El sistema reproductivo está poco desarrollado (Fig. 26). Las medidas de los ejemplares se encuentran en la Tabla 33.

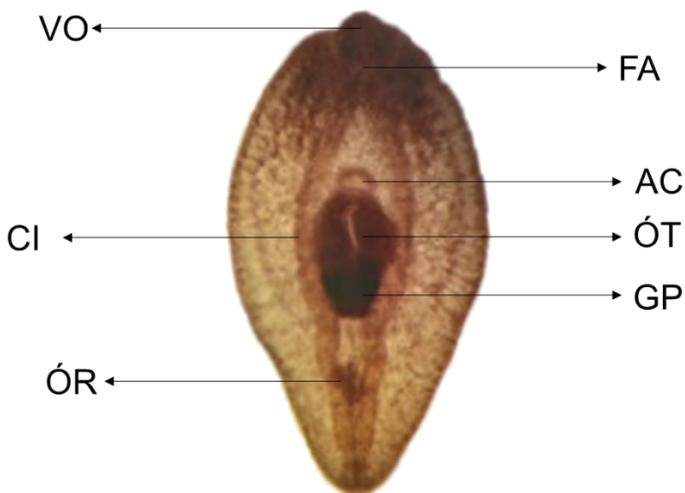


Figura 26. Fotografía de *Diplostomum* sp.2: VO - ventosa oral, FA - faringe, CI – ciegos intestinales, AC - acetábulo, ÓT – órgano tribocítico, GP – glándulas proteolíticas, ÓR – primordios de órganos reproductores.

Tabla 33. Datos morfométricos (mm) de *Diplostomum* sp. 2.

		Mínimo - Máximo (Promedio ± SD)
Longitud total del cuerpo		0.64 - 0.84 (0.75 ± 0.07)
Parte del cuerpo anterior	Largo	0.46 - 0.73 (0.60 ± 0.07)
	Ancho	0.39 - 0.45 (0.42 ± 0.02)
Parte del cuerpo posterior	Largo	0.13 - 0.23 (0.16 ± 0.03)
	Ancho	0.12 - 0.25 (0.20 ± 0.04)
Ventosa oral	Largo	0.02 - 0.024 (0.02 ± 0.00)
	Ancho	0.018 - 0.021 (0.02 ± 0.001)

		Mínimo - Máximo (Promedio ± SD)
Acetábulo	Largo	0.015 - 0.020 (0.02 ± 0.001)
	Ancho	0.022 - 0.028 (0.02 ± 0.002)
Órgano tribocítico	Largo	0.05 - 0.067 (0.06 ± 0.004)
	Ancho	0.05 - 0.068 (0.05 ± 0.005)

Comentarios

La identificación de la familia Diplostomidae se realizó con base a la descripción de Niewiadowska, (2002). Esta familia se distingue por tres características principales: (1) Presencia de un órgano adhesivo único dentro de los Digeneos (“holdfast organ” en la literatura en inglés), también denominado órgano tribocítico o de Brandes (por ejemplo, en Yamaguti, 1971). Este es un órgano parecido a una ventosa y en algunos de los ejemplares se presenta como una estructura bilobulada, está situada en la superficie ventral del cuerpo, post-acetabularmente. (2) El cuerpo se encuentra dividido en dos partes, que pueden ser del mismo tamaño o la parte anterior ser más grande que la parte posterior. La parte anterior de algunos ejemplares se presenta en forma de cáliz, en tanto que en otros se presenta como foliosa, plana o lanceolada; en todos los casos en la parte anterior se observa la ventosa oral y el órgano adhesivo. La parte posterior del cuerpo puede ser cónica, cilíndrica o subcilíndrica y contiene las estructuras reproductoras, un ovario pre-testicular y un par de testículos uno debajo del otro. (3) Presencia de un aparato copulador muy característico en la parte posterior del cuerpo donde se observa una “bursa” copulatriz típica.

El género *Diplostomum* sp. es relativamente grande y ampliamente distribuido, en estado adulto fue descrito por primera vez por Nordmann en 1832 y en estado larval (metacercaria) en 1929 por Hughes (Yamaguti 1971).

Yamaguti (1971) reporta a 52 especies en diversas partes del mundo como Europa, África, Asia central, Australia y Norteamérica; las especies que se pueden encontrar en Norteamérica son: *D. ardeae* Dubois, 1969, *D. brevisegmentatum* (Vigueras, 1944), *D. flexicauda* (Van Haitisma 1931), *D. gaviium* (Guberlet 1922), *D. huronense* (La Rue 1927) Hughes, 1929, *D. indistinctum* (Guberlet 1923), *D. scheuringi* (Hughes, 1929). En México se han reportado a especies del género *Diplostomum* en aves del Lago de Pátzcuaro, Michoacán y Veracruz. Las metacercarias se han registrado en peces dulceacuícolas de los géneros *Cichlasoma* Swainson, 1839, *Oreochromis* Günther 1889, *Petenia* Günther 1862, *Vieja* Fernández-Yépes 1969, entre otros, en diversos embalses de los estados de Campeche, Yucatán, Tabasco, Chiapas, Veracruz, Michoacán, Oaxaca, Jalisco, San Luis Potosí e Hidalgo. En específico en la familia Characidae se tiene el reporte en las especies *Astyanax aeneus* en Jalisco y Oaxaca. (Vidal-Martínez et al. 2001; Salgado Maldonado 2006).

Sereno-Urbe et al. (2018) realizaron el análisis morfológico de *Hysteromorpha triloba* (Rudolphi 1819) Lutz 1931. Esta especie parasita el intestino de aves ictiófagas del género *Phalacrocorax*, *Ardea* y *Nyctanassa*. En América la metacercaria ha sido reportada principalmente en Cyprinidae, pero también se ha reportado en otras cuatro familias: Ictaluridae, Catostomidae, Ariidae y Pimelodidae (Drago et al. 2011; Locke et al. 2011). En el trabajo de Sereno-Urbe et al. (2018) reportan la metacercaria de *H. triloba* en una especie de la familia Characidae (*Astyanax mexicanus*). La morfometría de las metacercarias analizadas en su estudio coinciden con la morfometría propuesta en el presente estudio (Tabla 34), por lo que, se le podría considerar a *Diplostomum* sp. 1 como *Hysteromorpha triloba*,

Tabla 34. Comparación de la morfometría de *Diplostomum* sp. 1 y 2 del presente estudio con otros autores.

		<i>Diplostomum</i> sp. 1	<i>Diplostomum</i> sp. 2	Sereno-Uribe et al. (2018)	Zhokhov (2012)
Longitud total del cuerpo		0.63	0.75	0.64	
Parte del cuerpo anterior	Largo	0.53	0.6	0.45	0.72
	Ancho	0.46	0.42	0.49	0.36
Parte del cuerpo posterior	Largo	0.14	0.16	0.13	0.07
	Ancho	0.2	0.2	0.2	
Ventosa oral	Largo	0.02	0.02	0.05	0.05
	Ancho	0.02	0.02	0.04	0.04
Acetábulo	Largo	0.02	0.02	0.04	0.05
	Ancho	0.03	0.02	0.06	0.05
Órgano tribocítico	Largo	0.05	0.06	0.14	0.22
	Ancho	0.06	0.05	0.13	0.22

Superfamilia: Opisthorchioidea Looss 1899

Familia: Heterophyidae Leiper 1909

Género: *Centrocestus*

***Centrocestus formosanus* (Nishigori 1924)**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Arcos branquiales

Localidades: Puente La Luz (latitud 16.5366967, longitud -92.8921459) y San Francisco (latitud 16.59624, longitud 92.96179).

Fecha de colecta: 12 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Centrocestus formosanus se registró en Puente La Luz y San Francisco. En la localidad Puente La Luz se les realizó a 11 hospederos el examen helmintológico de los cuales uno estuvo parasitado con esta especie. Los resultados de los parámetros parasitológicos son una prevalencia de 9.09 %, una intensidad media de 2.0 y una abundancia de 0.18 (\pm SD = 0.60). En San Francisco se les realizó el examen helmintológico a siete hospederos de los cuales uno estuvo parasitado, teniendo una prevalencia de 14.29 %, una intensidad media de 2.0 y una abundancia de 0.29 (\pm SD = 0.76).

Comentarios

La identificación de la especie se realizó en campo y los ejemplares no se trajeron al laboratorio. Las características de las especies de la familia Heterophyidae son las siguientes como: longitud promedio, de 900 a 2 300 μ m (rango de 200 a 7 000 μ m). El tegumento está armado con escamas ctenoides, con menos frecuencia espinas; las escamas se convierten en espinas en la parte posterior del cuerpo. Ventosa oral con o sin cresta dorsal, lóbulo dorsal, prolongación posterior o un círculo de espinas. El acetábulo siempre está presente y nucleado. Sin modificar y con eje de simetría dorsoventral, o modificado con eje inclinado, y uno o más de: cavidad reducida o

ausente, asimetría, musculatura reducida, armadura de espinas o escleritos. La prefaringe usualmente es pequeña, la faringe está presente. El esófago puede ser corto o largo. Los ciegos intestinales son cortos o largos, raramente con divertículo anterior. Tiene uno o dos testículos, usualmente son simétricos, enteros o lobulados. Saco del cirrus ausente. Ovario completo o lobulado, se encuentra usualmente anterior a los testículos, raramente entre el testículo posterior (Pearson 2002).

Waikagul et al. (1997) clasificaron al género *Centrocestus* en tres grupos dependiendo del número de espinas en la ventosa oral, el primer grupo formado por las especies *C. yokogawai* (Kobayasi, 1942), *C. caninus* (Lieper 1913), *C. formosanus* (Nishigori 1924), *C. cuspidatus* (Leiper 1913) y *C. asadai* (Mishima, 1959) con 26 a 36 espinas; el segundo grupo por *C. armatus* (Tanabe 1922) con 38 a 48 espinas y el tercer grupo con la especie *C. polyspinus* (Kobayashi 1942) con 50 a 60 espinas. Se sabe que *C. formosanus* tiene una amplia distribución por el mundo, por ejemplo, se tiene el registro de esta especie en Taiwán, China, Japón, Filipinas, Tailandia, India, Hawái, Vietnam, Croacia, Estados Unidos, México y Colombia.

En México, se tiene dos teorías sobre la presencia de *C. formosanus*: la primera de acuerdo con López-Jiménez (1987) el parásito fue introducido en 1979 cuando se importó la carpa negra *Mylopharyngodon piceus* (Richardso, 1846) de China; y la segunda, Amaya-Huerta y Almeyda-Artigas (1994) sugirieron que esta especie de parásito era una consecuencia de la introducción de los esporoquistes o redias en *Melanoides tuberculata* (Müller 1774) que fue importada como alimento para peces. El primer informe de la presencia de *C. formosanus* en el país fue en 1985 (López-Jiménez 1987). Desde entonces, el parásito se ha extendido a varias regiones del país.

C. formosanus es una especie que se ha reportado en diferentes familias de peces en México como, Atherinopsidae (Nayarit y Veracruz); Cichlidae (Morelos, Tabasco, Oaxaca, Hidalgo y Veracruz); Centrarchidae (Nayarit); Cyprinidae (Guanajuato, Hidalgo); Eleotridae (Jalisco, Veracruz y Tabasco); Goodeidae (Guanajuato, Jalisco, Morelos), Gobiidae (Jalisco, Veracruz, Hidalgo); Heptapteridae (Jalisco, Tabasco); Ictaluridae (Jalisco, Veracruz, Hidalgo); Poeciliidae (Hidalgo, Veracruz, Oaxaca, Guanajuato); y en Characidae en las especies *A. aeneus* (Veracruz,

Oaxaca, Tabasco y Jalisco), *A. mexicanus* (Hidalgo), *A. fasciatus* (Morelos) y en *Bramocharax caballeroi* (Veracruz).

C. formosanus tiene un ciclo de vida complejo, durante el cual utiliza un caracol como el primer hospedero intermediario y varias especies de peces como el segundo. El ciclo se completa cuando un pez parasitado con metacercarias es comido por un hospedero definitivo como, aves piscívoras o mamíferos que se alimentan de peces, en cuyo tracto digestivo se desarrolla el trematodo adulto (Gjurčević et al. 2007).

Phylum: Nematoda

Phylum: Nematoda Rudolphi, 1808

Clase: Chromadorea

Subclase: Chromadoria

Superfamilia: Camallanoidea Travassos, 1920

Familia: Camallanidae Railliet & Henry, 1915

Género: *Procamallanus* Baylis, 1923

Subgénero: *Spirocamallanus* Olsen, 1952

***Procamallanus neocaballerai* (Caballero-Deloya, 1977)**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Ciegos pilóricos e intestino

Localidad: Puente La Luz (latitud 16.5366967, longitud -92.8921459)

Fechas de colecta: 12 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Esta especie solo se registró en una localidad (Puente La Luz) en la cual se les realizó el examen helmintológico a 11 hospederos de estos, cuatro hospederos estuvieron parasitados. Dando una prevalencia 36.36 %, una intensidad media de 1.25 (\pm SD = 0.50) y una abundancia de 0.45 (\pm SD = 0.69).

Comentarios

Las características morfológicas de *Procamallanus neocaballerai* son las siguientes: tamaño mediano con la cutícula lisa. Abertura oral circular, rodeada por cuatro pequeños platos esclerosados sublaterales, ocho papilas distribuidas en dos círculos y dos anfidios laterales. Cápsula bucal de color naranja-café de aproximadamente el mismo largo y ancho (por lo general ligeramente más ancha que larga), de pared delgada y superficie interna provista de 15-19 surcos espirales delgados (en vista lateral) que se extienden a las partes anterior y posterior de la cápsula. El anillo basal de la cápsula es simple y desarrollado completamente. Esófago

glandular tres o más veces largo que el esófago muscular, esófago glandular cilíndrico y no se expande cerca de su terminación posterior. El poro excretor se sitúa por debajo ligeramente del anillo nervioso y los deiridios al nivel del borde anterior del anillo nervioso (Caspeta-Mandujano, 2010).

Procamallanus (Spirocamallanus) neocaballeri es un nemátodo intestinal específico de los carácidos (*Astyanax*) en México. Originalmente se registró y describió en el lago de Catemaco, Veracruz en *Astyanax fasciatus*, y después se registró en cenotes de la región costera de Quintana Roo y de la península de Yucatán (Moravec et al. 1995).

El género *Procamallanus* incluye parásitos de especies de peces de agua dulce y marinos. Basándose en la morfología de la cápsula bucal, *Procamallanus* tiene representantes de cinco subgéneros: *Procamallanus* Baylis, 1923, *Denticamallanus* Moravec y Thatcher 1997, *Spirocamallanus* Olsen, 1952, *Punctocamallanus* Moravec y Scholz, 1991, y *Spirocamallanoides* Moravec y Sey, 1988. En específico el subgénero *Spirocamallanus* se caracteriza por la presencia de una cápsula bucal de paredes gruesas en la que la superficie interna está provista por un número variable de crestas cuticulares espirales en machos y hembras. La mayoría de las especies conocidas se describen en peces sudamericanos, y es habitual la presencia de más de una especie en el mismo huésped (Moravec y Thatcher 1997; Giese et al. 2009).

En México, se tiene el registro de *P. neocaballeri* en las familias de peces Heptapteridae: *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864) (Veracruz); y Characidae: *A. fasciatus* (Veracruz, Quintana Roo y Tabasco), *A. mexicanus* (Hidalgo), *Bramocharax caballeri* (Veracruz) (Salgado-Maldonado, 2006).

Superfamilia: Gnathostomatoidea Railliet, 1895

Familia: Gnathostomatidae Railliet, 1895

Género: *Spiroxys* sp. Schneider, 1866

***Spiroxys* sp. Schneider, 1866**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Mesenterio e intestino

Localidad: Puente La Luz (latitud 16.5366967, longitud -92.8921459).

Fechas de colecta: 12 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Esta especie se registró en una sola localidad (Puente La Luz) en la cual se les realizó el examen helmintológico a 11 hospederos de los cuales, dos estuvieron parasitados por esta especie. Dando como resultado una prevalencia de 18.18 %, una intensidad media de 2.0 (\pm SD = 1.41) y una abundancia de 0.36 (\pm SD = 0.92).

Comentarios

De acuerdo con Caspeta-Mandujano, 2010, las características morfológicas de este nemátodo son cuerpo pequeño, cutícula con fina estriación transversalmente. Terminación cefálica provista con dos pseudolabios laterales triangulares, cada uno con dos depresiones hendidas en la base del pseudolabio. Estoma poco desarrollada y muy corta. Esófago dividido en parte anterior muscular y parte posterior glandular que es más ancha que la parte anterior muscular. Los deiridios son relativamente largos y se localizan posteriores al poro excretor. El intestino es color oscuro y recto; el recto es un tubo hialino. Cauda cónica con terminación redondeada. Un par de papilas relativamente grandes y laterales semejantes a los fasmidios están presentes por debajo del nivel de la abertura anal.

La primera descripción del nemátodo perteneciente al género actual de *Spiroxys* fue hecha por Rudolphi en 1819 bajo el nombre de *Spiroptera contorta* del estómago de *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (Hedrick, 1935). Los nemátodos adultos del género

Spiroxys sp. ocurren comúnmente en el tracto digestivo de las tortugas de agua dulce de América Central y del Norte, las especies que se han reportado en México son: *S. contortus* (Rudolphi, 1819), *S. corti* Caballero, 1935, *S. susanae* Caballero, 1941 y *S. triretrodens* Caballero y Zerecero, 1943; pero también puede parasitar ranas, salamandras y serpientes (Hedrick, 1935; Berry, 1985; Moravec, 1998; Roca y García, 2008). Sus larvas se encuentran generalmente en varios copépodos, peces y renacuajos de agua dulce (Hedrick 1935). Hasta la fecha, se han reportado un total de 18 especies reconocidas de *Spiroxys* de todas las regiones zoogeográficas del mundo (Berry, 1985; Roca y García, 2008).

En México, *Spiroxys* sp. se ha registrado en 13 familias de peces las cuales son: Atherinopsidae, Characidae, Cichlidae, Centrarchidae, Cyprinidae, Eleotridae, Goodeidae, Heptapteridae, Ictaluridae, Lepisosteidae, Mugilidae, Poeciliidae, Synbranchidae; con un amplio registro entre los estados del país como: Veracruz, Hidalgo, Quintana Roo, Oaxaca, Querétaro, Michoacán, Durango, Campeche, Guanajuato, entre otros. En específico para los carácidos se ha reportado en las especies, *A. aeneus* (Jalisco, Oaxaca y Veracruz), *A. fasciatus* (Tabasco, Quintana Roo, Yucatán, Michoacán), *A. mexicanus* (Querétaro y San Luis Potosí) (Salgado-Maldonado, 2006).

Superfamilia: Ascaridoidea Baird, 1853

Familia: Heterocheilidae Railliet & Henry, 1915

Subfamilia: Goeziinae Travassos, 1919

Género: *Contracaecum* sp.

***Contracaecum* sp. Railliet y Henry, 1912**

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Mesenterio e intestino

Localidad: San Francisco (latitud 16.59624, longitud 92.96179) y Río Francés (latitud 16.95297, longitud -93.42188)

Fechas de colecta: 12 y 15 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Esta especie fue registrada en dos localidades. En San Francisco se realizó el examen helmintológico a siete hospederos de los cuales dos estuvieron parasitados. Dando como resultado una prevalencia de 28.57 %, una intensidad media de 1 (\pm SD = 0) y una abundancia de 0.29 (\pm SD = 0.49). Mientras que, para Río Francés, se le realizó el examen a 51 hospederos estando parasitados un hospedero y el resultado de los parámetros parasitológicos son los siguientes, prevalencia de 1.96 %, intensidad media de 1 y una abundancia de 0.02 (\pm SD = 0.14).

Comentarios

Caspeta-Mandujano (2010) menciona las características morfológicas de *Contracaecum* sp. las cuales son: cutícula estriada transversal, longitud de las estrías a la mitad del cuerpo. Terminación anterior redondeada, con un diente ventral pequeño; primordios de los labios poco desarrollados. Poro excretor cerca del diente del diente cefálico. Esófago angosto. Ventrículo pequeño; apéndice ventricular posterior. Ciego intestinal ancho y se extiende anteriormente hasta cerca del anillo nervioso.

Contracaecum sp. es un parásito nemátodo que se ubica en tracto digestivo de peces, aves y mamíferos piscívoros, tiene alrededor de 50 especies de nemátodos. Estos nemátodos tienen ciclos de vida complejos, ya que, involucran invertebrados

acuáticos y peces como hospederos intermediarios o como paraténicos, en los cuales las etapas larvales se encuentran comúnmente encapsuladas en los mesenterios y órganos viscerales. Cuando están en el agua, los huevos de los parásitos eclosionan para producir larvas de segunda (L2) o tercera etapa (L3) que son consumidas por los artrópodos acuáticos, por ejemplo, copépodos, anfípodos o larvas de insectos acuáticos, que sirven como hospederos intermedios o paraténicos; los hospedadores definitivos son parasitados por los nematodos L3 que viven en la cavidad corporal de los peces de agua dulce y marinos; estos últimos funcionan como hospederos paraténicos o intermedios de los parásitos (Huizinga 1967; D'Amelio et al. 2007; Dziekonska-Rynko y Rokicki 2007).

Contracaecum sp. tiene una amplia distribución en el país, parasita a 18 familias de peces de agua dulce, las cuales son Anguillidae, Ariidae, Atherinopsidae, Characidae, Cichlidae, Centrarchidae, Centropomidae, Clupeidae, Cyprinidae, Eleotridae, Gobiidae, Goodeidae, Heptapteridae, Ictaluridae, Lepisosteidae, Poeciliidae, Sciaenidae, Synbranchidae. Específicamente para los carácidos se tiene el registro que parasita a las especies *A. aeneus* (Oaxaca y Veracruz), *A. fasciatus* (Yucatán, Quintana Roo y Michoacán), *A. mexicanus* (Hidalgo y San Luis Potosí) y *Bramocharax caballeroi* (Veracruz) (Salgado-Maldonado 2006).

Superfamilia: Trichinelloidea Ward, 1907

Familia: Capillariidae Railliet, 1915

Subfamilia: Capillariinae Railliet, 1915

Capillariidae gen. sp. Railliet, 1915

Hospedero: *Astyanax aeneus*

Sitio de infección: Intestino

Localidad: Río Francés (latitud 16.95297, longitud -93.42188)

Fechas de colecta: 16 de agosto del 2019

Datos ecológicos:

Esta familia se registró en una localidad (Río Francés), en la cual se les realizó el examen helmintológico a 51 hospederos de los cuales uno estuvo parasitado por esta especie. Dando como resultado una prevalencia de 1.96 %, intensidad media de 7.0 y una abundancia de 0.14 (\pm SD = 0.98).

Comentarios

La familia Capillariidae es una de las cinco familias pertenecientes a la superfamilia Trichinellidae y comprende más de 300 especies conocidas de nemátodos parásitos de todas las clases de vertebrados en todo el mundo. La diversidad morfológica de la familia Capillariidae y la falta de conocimiento especializado de la morfología y la morfometría de sus componentes son la causa de muchas dificultades para estructurar su árbol filogenético. La taxonomía actualmente aceptada 17 géneros dentro de la familia Capillariidae, por ejemplo, *Amphibiocapillaria* (Diesing, 1851); *Aonchotheca* López-Neyra, 1947; *Pseudocapillaria* Freitas, 1959; *Calodium* Dujardin, 1845; *Capillaria* Zeder, 1800; *Echinocoleus* López-Neyra, 1947; *Eucoleus* Dujardin, 1845 (Moravec, 1982; Moravec et al. 1987; Stapf et al. 2013).

Capillariidae gen. sp. se ha registrado en México en la familia Goodeidae en la especie *Goodea atripinnis* Jordan, 1880 (México y Guanajuato). La especie que se ha registrado de esta familia de helminto parásito en carácidos es *Capillaria*

cyprinodonticola Huffman & Bullock, 1973 en *A. fasciatus* (Morelos) (Salgado-Maldonado, 2006).

Apéndice VI: Ciclos de vida

En el apéndice VI se presenta información relacionada con los ciclos de vida del grupo de los monogéneos, tremátodos y nemátodos.

Los helmintos parásitos reportados en este estudio tienen diferentes vías por las cuales parasitan a *A. aeneus*. Los monogéneos tienen ciclos de vida directos, es decir, presentan una alta especificidad hospedatoria, el parásito requiere la presencia obligatoria de su hospedero para concluir su ciclo de vida. El huevo del parásito que sale del pez libera una forma infectiva (oncomiracidio) que colonizará a peces de la misma especie o invadirá especies filogenéticamente cercanas a su hospedero original (Rosado-Tun y Mendoza-Franco 2016) (Fig. 27).

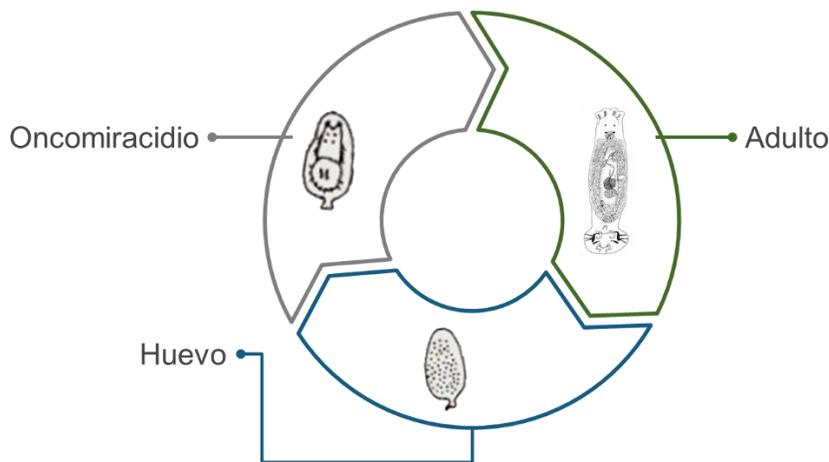


Figura 27. Modelo del ciclo de vida de monogéneos (Modificado de Rosado-Tun y Mendoza-Franco 2016).

Los tremátodos tienen ciclos de vida heteroxeno, puede tener tres hospederos. El hospedero definitivo es generalmente, un vertebrado en el cual alcanza la madurez sexual; en el primer hospedero intermediario se produce la reproducción sexual y es por el que exhiben mayor especificidad; este hospedero intermediario puede ser un molusco gasterópodo. De hábitos acuáticos o terrestres, o algunas familias en bivalvos; y un segundo hospedero intermediario (vertebrado o invertebrado), puede actuar como un vehículo para la transferencia al hospedero definitivo (Fig. 28) (Lunaschi 2017).



Figura 28. Modelo del ciclo de vida de tremátodos (Modificado de Ramírez-Bautista y Pineda-Flores 2018).

Al igual que los tremátodos los nemátodos también tienen ciclos de vida heteroxenos. Su ciclo de vida tiene dos fases, la fase parasitaria se lleva a cabo en el interior del hospedador definitivo, mientras la fase pre-parasitaria ocurre como una fase libre en el ambiente exterior o en el interior de un hospedador intermediario. El ciclo consta de diferentes etapas: huevo, cuatro etapas larvarias (L1, L2, L3, L4) y dos etapas de adultos con sexos separados. A veces la etapa de adulto es inmadura sexualmente es llamada L5 (Fig. 29) (Guerrero et al. 1998).

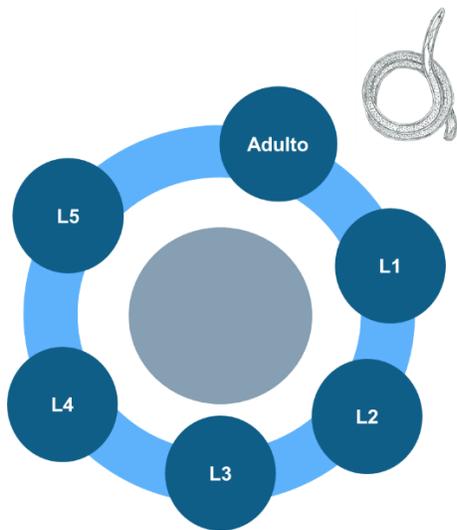


Figura 29. Modelo del ciclo de vida de nemátodos (Modificado de Guerrero et al. 1998).