



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**Análisis de las comunidades de peces y
parásitos en la Cuenca del Pánuco**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

PRESENTA

Ana Ofelia Santacruz Vázquez

Dirigida por

Dr. Raúl F. Pineda López

Santiago de Querétaro, Querétaro

2013

**“La evolución depende completamente de
accidentes históricos o contingencias en la evolución”**

Gould, 1989

RESUMEN

La introducción de nuevos parásitos puede ocurrir cuando sus hospederos son transportados a nuevos hábitats. Lo que constituye un mecanismo importante de dispersión de las especies, superando sus barreras naturales. En este estudio, se analizaron las especies de parásitos de peces nativos e introducidos de agua dulce en la cuenca del Pánuco, haciendo un análisis de la composición y estructura de los parásitos a nivel regional, comunidad componente e infracomunidad. Se analizaron un total de 29 localidades distribuidas en 13 subcuencas, donde se colectaron 518 hospederos de 12 especies de peces, dos exóticos, tres translocados y el resto especies nativas. En estos hospederos se identificaron 29 especies de parásitos: tres monogéneos, diez tremátodos, diez nemátodos, tres céstodos, dos copépodos y un hirudineo. Tres de estos parásitos son especies exóticas, originarias de África y Asia, que se encontraron en cinco especies de hospederos en 10 localidades. Los parásitos más abundantes fueron el grupo de los tremátodos, donde las especies más numerosas fueron las metacercarias *P. mínimum* y *C. formosanus*. En las comunidades componentes e infracomunidades hubo correspondencia entre la diversidad y dominancia en las combinaciones de hospedero-localidad. Finalmente, existen especies de peces de agua dulce que están siendo transformadas por la presencia de especies exóticas tanto de peces como de parásitos, a lo largo de todo su rango de distribución, mientras que otras poblaciones de hospederos han sido menos afectadas o bien, no han sido impactadas.

Palabras clave: parásitos, peces, especies exóticas, Pánuco.

SUMMARY

The invasion of new parasites could happen when their hosts are released in new habitats. This is an important dispersion mechanism of the species, crossing their natural barriers. In this study, we analyzed the parasites of freshwater fishes native and exotic from the Panuco basin, this was done analyzing the composition and structure of the parasites at the level of region, component community and infracommunities. We examined 29 localities across 13 sub-basins, where we collected 518 hosts from 12 species of fishes, two exotics, three translocated and the others were native. In this hosts we found 29 species of parasites: three monogeneans, ten trematodes, ten nematodes, two cestods, two copepods and one hirudinea. Three of these parasites were introduced to the region from Africa and Asia, they were found in five species of hosts in ten localities. The parasites with the biggest abundance were the metacercariae *P. minimum* and *C. formosanus*. In component communities we found correspondence with the diversity and dominance of the infracommunities in the combinations of host-locality. Finally, we conclude that some populations of hosts are being replaced and impacted for the exotic species of parasites and fishes, while other hosts species are less or nothing impacted.

Keywords: parasites, fishes, exotic species, Panuco.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
SUMMARY	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
CONTENIDO.....	vi
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	ix
Códigos de identificación de las localidades y los parásitos	x
INTRODUCCIÓN	1
El intercambio de parásitos exóticos y nativos	5
¿Cómo se ensamblan las comunidades de parásitos?	6
Los peces en México y el Pánuco	7
Los parásitos de peces en el Pánuco	8
El parasitismo y los parásitos en peces de agua dulce	9
• Monogenea	11
• Trematoda	11
• Cestoda.....	12
• Nemátodos	13
• Acantocéfalos	13
• Parásitos copépodos.....	14
• Hirudinea	15
Área de estudio	16
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Colecta de los hospederos	18

Examen parasitológico de los hospederos	20
Identificación morfológica de los parásitos	21
Análisis de los datos	22
RESULTADOS	25
Composición de la fauna de helmintos	25
Análisis de las comunidades componentes de parásitos	30
Comparación de la riqueza regional y local.....	40
Análisis de las infracomunidades de parásitos.....	42
Especies de parásitos introducidas en poblaciones de peces de agua dulce en la cuenca del Pánuco.....	45
<i>Lernaea cyprinacea</i>	46
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	48
<i>Centrocestus formosanus</i>	49
DISCUSIÓN	51
CONCLUSIONES	57
ANEXO 1: Listado parásito-hospedero	60
ANEXO 2: Ubicación geográfica de los sitios de muestreo	64
ANEXO 3: Resultados estadísticos de las especies de parásitos exóticos.....	65
ANEXO 4: Técnicas de fijación y tinción de parásitos.	66
ANEXO 5: Esquemas y fotografías de algunas especies de parásitos identificadas	67
ANEXO 6: Curvas de acumulación de especies.	73
REFERENCIAS CITADAS	80

Lista de figuras

Figura 1. Cuenca del Pánuco. Área de estudio en la que se señalan las subcuencas que integran la región hidrológica del Pánuco, así como los ríos y límites estatales. 17

Figura 2. Muestreo de peces con diferentes artes de pesca. A) Electropesca, B) chinchorro, C) red tipo cuchara y D) red en embudo. 18

Figura 3. Localidades muestreadas en la Región Hidrológica del Pánuco. 19

Figura 4. Riqueza nativa y exótica de peces en las localidades muestreadas en la Cuenca del Pánuco. 26

Figura 5. Abundancia relativa de los grupos de parásitos analizados. 28

Figura 6. Número de parásitos por localidad. 32

Figura 7. Dendograma de similitud desarrollado con el índice de Jaccard. Basado en datos de presencia-ausencia de especies parásitas por cada localidad. Coeficiente de correlación cofenético: 0.9201. 39

Figura 8. Dendograma de similitud obtenido con el índice de Sorensen. Coeficiente de correlación cofenético: 0.8555. 40

Figura 9. Mapa de presencia y abundancia de especies de parásitos introducidos en la Cuenca del Pánuco. 45

Figura 10. Histograma de la frecuencia de distribución de *L. cyprinacea* en los hospederos analizados. 50

Figura 11. Histograma de la frecuencia de distribución de *C. formosanus* en los hospederos analizados. 50

Figura 12. Histograma de la frecuencia de distribución de *B. acheilognathi* en los hospederos analizados. 50

Figura 13. Aclaramiento de nemátodos. A Plancha de calentamiento para tratamiento con glicerina B) Aclaramiento gradual con ácido láctico. 67

Figura 14. *Rhabdochona xiphophori*. A) Región posterior del macho, B) espícula derecha, C) región de la vulva, D) terminación posterior hembra. Dibujo hecho con nemátodos de hospederos de *P. mexicana* en la localidad de Santa Catarina. 68

Figura 15. *Rhabdochona kidderi*. A) Región anterior, B) cauda de la hembra, C) región posterior macho, D) región de la vulva y E) huevo. Se encontró en el pez *C. labridens* de El Sabinal. 69

Figura 16. *Procamallanus neocaballeroi*. Nemátodo identificado en *A. mexicanus*. A) Espículas, B) región posterior de una hembra, C) vulva-vagina D) región anterior. 69

Figura 17. *Rhabdochona xiphophori*. Nemátodo identificado en *P. mexicana*. A) Región anterior, B) vulva-vagina y C) poro excretor. 70

Figura 18. *Rhabdochona sp.* Nemátodo identificado en *P. mexicana*. A) Región anterior y B) vulva-vagina. 70

Figura 19. Larva de nemátodo *Spiroxys sp.* A) Región anterior, B) región posterior. 70

Figura 20. Monogéneo recuperado de la cavidad anal de *A. mexicanus*. 71

Figura 21. Tremátodos parásitos de peces. A, B y C) *Posthodiplostomum minimum*, metacercaria de *P. mexicana* en el sitio de colecta el Geiser, D) familia Proterostomidae, colectado de la cavidad abdominal de *Xhiphophorus sp.* en la localidad de El Sabinal. F) *Creptotrematina spp.*, obtenido de *A. mexicanus* en la localidad de Tambaca y G) *Saccocoleoides sogandaresi*, obtenido de *A. mexicanus* colectado en Puente Ojo de Agua. 71

Figura 22. Curvas de acumulación de *Heterandria bimaculata*. A) Geiser 88, B) Canal 88, C) Geiser 87, D) Canal después Taxhido 87, E) Arcos del Geiser 88 y F) El Arrozal 90. 72

Figura 23. Curvas de acumulación de las especies del género *Oreochromis*. A) Taxhido 87, B) Taxhido 88 y C) Aguacate 92. 73

Figura 24. Curva de acumulación de *Xhiphophorus spp.* en El Sabinal 90. 74

Figura 25. Curvas de acumulación de las especies de *Poecilia spp.* A) Geiser 87, B) Canal 87, C) Canal 88, D) Puente 90, E) Llanitos 91, F) Santa Catarina 91, G) El Tule H) San Antonio 91 y I) Laborcilla 91. 74

Figura 26. Curvas de acumulación de las especies de *Poeciliopsis gracilis*. A) Geiser 87, B) Arcos del Geiser 88, C) Aguacate 92 y D) Realito 92. 76

Figura 27. Curvas de acumulación de especies de *Astyanax spp.* A) Rascón 1, B) Oasis 1, C) Micos 1, D) Vereda 1, E) Canoas 1, F) Cueva Tinaja 2, G) Cueva Pachón 2, H) Cueva Chica 2, I) Puente Ojo de Agua 90, J) El Sabinal 90, K) Axtla de Terrazas 90 y L) Aguacate 92. 77

Figura 28. Curva de acumulación de *Cichlasoma cyanoguttatum* en Taxhido 88. 79

Lista de tablas

- Tabla 1.** Composición de la ictiofauna analizada en la Cuenca del Pánuco. 25
- Tabla 2.** Especies de parásitos identificadas en peces de la Cuenca del Pánuco, sitio de infección, carácter de colonización y estatus generalista o especialista. 26
- Tabla 3.** Características de las comunidades componentes de parásitos de *Astyanax*.33
- Tabla 4.** Características de las comunidades componentes de parásitos de *H. bimaculata*. 34
- Tabla 5.** Características de las comunidades componentes de parásitos de *P. mexicana*. 35
- Tabla 6.** Características de las comunidades componentes de *Poeciliopsis* y *Pez* .36
- Tabla 7.** Características de las comunidades componentes de parásitos de *Oreochromis spp.*37
- Tabla 8.** Características de las comunidades componentes de parásitos de *C. cyanoguttatum*, *C. labridens*, *Xiphophorus sp.* y *G. atripinnis*. 38
- Tabla 9.** Características de las infracomunidades de parásitos de *Astyanax mexicanus*. 42
- Tabla 10.** Características de las infracomunidades de parásitos de *P. mexicana*, *H. bimaculata* y *P. gracilis*.43
- Tabla 11.** Características de las infracomunidades de parásitos de *Oreochromis spp.*, *Xiphophorus sp.*, *Pez 1*, *G. atripinnis*, *C. cyanoguttatum* y *C. labridens*. 44
- Tabla 12.** *L. cyprinacea*. PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio(IP) seguida de la desviación estándar (SD). 47
- Tabla 13.** *B. acheilognathi*. PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio (IP). 48
- Tabla 14.** *Centrocestus formosanus*. PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio(IP) seguida de la desviación estándar (SD). 49
- Tabla 15.** Localización geográfica de los sitios muestreados en subcuencas de la cuenca del Pánuco. 64
- Tabla 16.** Resultados del ANOVA del MLG de las especies de parásitos exóticas. 65

Códigos de identificación de las localidades y los parásitos

Localidad	Clave	Parásito	Clave
Oasis	OAS	Monogéneo 1	MON1
Tambaca	TAM	<i>Gyrodactylus sp.</i>	GYR
Rascón	RAS	<i>Urocleidoides sp.</i>	URO
Tinaja	TIN	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	PMIN
Chica	CHI	<i>Creptotrematina sp.</i>	CRE
Pachón	PAC	<i>Prosthenyстера sp.</i>	PROS
La Guerita	GUE	Familia Proterostomidae	PROT
Puente Ojo de Agua	POA	<i>Prosthenyстера caballeroi</i>	PCAB
El Sabinal	SAB	<i>Tetracotyle sp.</i>	TETR
Axtla de terrazas	AXT	<i>Centrocestus formosanus</i>	CFOR
Aguacate	AGU	<i>Saccoceloides songandaresi</i>	SSO
Después Presa Realito	DPR	Familia Cryptogonomidae	CRY
Organitos Mezquital	ORM	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	BAC
Canoas	CAN	Plerocercos 1	PLE1
Vereda	VER	<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	RLI
Micos	MIC	<i>Rhabdochona sp.</i>	RHAB
Los Arcos del Geiser 88	ARG	<i>Rhabdochona kidderi kidderi</i>	RKID
Canal después Taxhido 87	CDT	<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	PNE
Geiser 87	GEI7	<i>Rhabdochona xiphophori</i>	RXHI
Llanitos 91	LLA	<i>Rhabdochona mexicana</i>	RMEX
Santa Catarina 91	SCA	Hirudineo	HIR
El Tule 91	TUL	<i>Lernaea cyprinacea</i>	LER
San Antonio 91	SAN	<i>Spiroxys sp.</i>	SPI
Laborcilla 91	LAB	<i>Contracecum sp.</i> Tipo 1	CON1
Taxhido 87	TAX	<i>Contracecum sp.</i> Tipo 2	CON2
El Arrozal	ARR	<i>Eustrongylides sp.</i>	EUS
Paso de Guillermo	PGU		
Charco Azul	AZU		
Manantial Amealco	AME		
Canal después Taxhido 88	CDT8		
Geiser 87	GEI8		

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una de las interacciones biológicas más extendidas entre los organismos (Lafferty *et al*, 2008), que se ha originado independientemente en múltiples fila a lo largo de la evolución. Los parásitos ejercen un papel fundamental en la historia de vida de los peces, ya que pueden alterar su eficacia biológica, modificar su comportamiento y patrones migratorios, regular las poblaciones y alterar la estructura de sus comunidades (Barber y Poulin, 2002; Luque y Poulin, 2008; Raissy y Ansari, 2012), dando como resultado una importante presión selectiva sobre sus hospederos (Barber, 2007).

Los límites de expansión de un parásito dependen de la disponibilidad de su hospedero, y por lo tanto, existe una relación estrecha entre la diversidad de hospederos con la diversidad de parásitos. En el ensamblaje de esta riqueza, intervienen múltiples factores, desde bióticos y abióticos, la fisiología y sistemática del hospedero, la introducción de nuevos hospederos y parásitos, la interacción intra-específica e inter-específica entre los parásitos y la biogeografía (Jacobsen, 2011).

Los peces albergan menor número y diversidad de parásitos en relación a las aves y mamíferos, los cuales por lo general fungen como hospederos definitivos, este número está asociado a su carácter ectotérmico (Kennedy *et al*, 1986), menor vagilidad dada su restricción a los cuerpos de agua, su rango de distribución, historia de vida, menor complejidad del tracto digestivo y un rango de presas más estrecho que pudieran transmitir los parásitos (Schmid-Hempel, 2011).

El impacto por las especies invasoras en ecosistemas acuáticos debido al intercambio de especies en todo el mundo, ha sido identificado como una de las principales consecuencias de pérdida de la biodiversidad a la que se enfrentan las especies nativas en los hábitats acuáticos (Hopkins, 2001), siendo los sistemas de agua dulce los más invadidos en el mundo (Ricciardi y Mac ISAAC, 2011). La introducción de especies exóticas ha estado asociada a la pérdida del 54% de la fauna acuática nativa mundial, de

70% de los peces de Norteamérica y 60% de los peces mexicanos (Aguirre y Mendoza, 2009).

Las especies invasoras afectan a las especies nativas por medio de diferentes mecanismos: desplazamiento por competencia directa, depredación, transmisión de enfermedades, modificación del hábitat, alteración de la estructura de los niveles tróficos (Light y Machetti, 2007; Raissy y Ansari, 2012) y sus condiciones biofísicas (CONABIO *et al*, 2006).

Las invasiones ocurren cuando los organismos son transportados a nuevas áreas donde sus descendientes se reproducen, dispersan y permanecen (Mack *et al*, 2000), debido a que llegan a un ambiente donde carecen de enemigos naturales (depredadores, patógenos y competidores) (Torchin *et al*, 2003) o bien, a factores como la capacidad de dispersión y colonización de las especies recién llegadas (Daszak *et al*, 2000).

En la ecología se estudian a los parásitos en diferentes niveles jerárquicos, propuestos por Bush *et al* (1997); la supracomunidad incluye a todas las especies de parásitos junto con todas sus especies de hospederos; la comunidad componente a los parásitos de una población de hospederos, y la infracomunidad se refiere a todas las especies de parásitos en el mismo hospedero.

De acuerdo a Poulin (1997), la comunidad componente se forma en una escala evolutiva, mediante procesos de especiación, extinción, colonización o cambio de hospedero, permitiendo investigar los eventos evolutivos actuando a lo largo de todo el rango geográfico de su hospedero, mientras que la infracomunidades son afectadas por escalas ecológicas, lo que permite estudiar los procesos locales actuando en un corto periodo de tiempo.

Las especies de parásitos comúnmente son clasificadas de acuerdo a su forma de dispersión y especificidad hospedatoria. El modo de dispersión de los parásitos de peces de agua dulce se define como autogénico cuando el ciclo de vida se completa dentro de un cuerpo de agua y los peces son los hospederos finales, y alogénico cuando

los parásitos infectan mamíferos o aves como hospederos definitivos, y por lo tanto su maduración, ocurre fuera del cuerpo de agua. La especificidad hospedatoria por su parte, varía de acuerdo a la especie de parásito y el estadio en el ciclo de vida, los altamente especialistas parasitan solo una especie de hospedero, mientras que se denominan generalistas cuando son capaces de infectar un rango mayor (Poulin y Morand, 2004).

En México se han registrado especies de parásitos que fueron introducidos junto con sus hospederos; el céstodo *Bothriocephalus acheilognathi* introducido con la carpa *C. idellus*, por ejemplo, es uno de los parásitos más ampliamente distribuidos en el país (Salgado y Pineda, 2002), y por otro lado, el tremátodo *Centrocestus formosanus* que es considerada como una afectación grave a las poblaciones de peces (Scholtz y Salgado-Maldonado, 2000).

La cuenca del Pánuco es una eco-región con un gran número de endemismos, en el caso de peces, al menos el 60% de las especies son únicas en esta área, en las que se destacan el género *Dionda* y *Xhiphophorus* y algunas especies trogloditas del género *Astyanax* y *Prietella* (Contreras, 2009). En el Pánuco se ha observado que la diversidad de parásitos está asociada a la presencia de sus hospederos (Salgado-Maldonado, 2004), ya que las características del hospedero son piezas clave en la probabilidad de adquirir parásitos (Luque y Poulin, 2008).

En estudios desarrollados en regiones templadas en que se incluyen los sistemas del Lerma, Pánuco y Balsas se ha visto un alto porcentaje de especies alogénicas generalistas y similitud alta entre comunidades (Aguilar, 2008; Hernández, 2000), además, una riqueza de parásitos menor en comparación con zonas tropicales (Salgado-Maldonado, 2003), que puede deberse a la geología de cada una de estas regiones y a la composición de la ictiofauna (Salgado-Maldonado *et al*, 2005).

Conocer la estructura y composición de parásitos a lo largo de varios puntos de su rango de distribución, es un paso importante para determinar patrones en el ensamblaje de la riqueza de sus comunidades, y entender los procesos que ocurren en la región. Los parásitos debido a que tienen ciclos de vida complejos interactúan en varios

niveles de las cadenas tróficas, por lo cual, son buenos indicadores de los cambios en sus en sus hospederos y en el ambiente (Vidal-Martínez *et al*, 2009).

Además, para entender la ecología de las invasiones se necesitan conocer los procesos ecológicos del modelo que se está estudiando antes de que las invasiones ocurran, y por lo tanto, conocer los posibles efectos de las especies invasoras (Kalogirou, 2011; Ricciardi y MacISAAC, 2011).

Es por esto, que es importante un estudio como éste, que nos permita conocer la diversidad y estructura de las poblaciones de los peces y sus parásitos. Así, en suma con otros estudios similares ayuden a conformar un conocimiento completo de la región, para determinar si existen patrones que estén interviniendo en el ensamblaje de la riqueza, conocer las áreas más afectadas por las invasiones y las zonas en que se conserva mejor la estructura de la comunidad, utilizando a los parásitos como indicadores de estabilidad.

El objetivo principal de este estudio fue caracterizar la composición de especies de parásitos en peces exóticos y nativos distribuidos en la cuenca del Pánuco. Como objetivos particulares fueron los siguientes:

- *Comparar las comunidades de parásitos a nivel de comunidad componente e infracomunidad.

- *Analizar las comunidades de parásitos de poblaciones de peces nativas y exóticas, en relación a su riqueza y abundancia, para estudiar el efecto de las introducciones de hospederos y parásitos.

- *Determinar si existe intercambio de especies de parásitos entre los hospederos nativos y exóticos o pérdida de patógenos en las poblaciones exóticas.

El intercambio de parásitos exóticos y nativos

Las especies no nativas son definidas en general como especies introducidas, exóticas o nuevas especies. El término introducida se refiere a especies que han sido transportadas por las actividades humanas y superaron sus barreras geográficas naturales. El estatus de las invasiones se clasifica en varias categorías: establecida o naturalizada, especies que son capaces de reproducirse en el nuevo ambiente y mantener su población, casual cuando se reproducen pero solo son raramente encontradas e invasoras cuando se encuentran de manera abundante y tienen un efecto negativo en las poblaciones nativas (Richardson *et al*, 2000).

Existen numerosas vías por las cuales una especie no nativa puede introducir parásitos a una nueva área, siendo el intercambio de especies en todo el mundo una de los principales (Smith *et al*, 2008). Algunos estudios, han mostrado que al llegar a un nuevo ambiente los hospederos pierden gradualmente a los parásitos de su lugar de origen, comenzando con los especialistas, dando lugar a un proceso que es explicado por lo que se conoce como la “hipótesis de la liberación del enemigo” (Elton, 1958), e incorporan parásitos de peces más relacionados filogenéticamente, o bien, parásitos generalistas (Ricciardi y MacISAAC, 2011). Sin embargo, la pérdida de parásitos puede estar asociada a la ausencia de hospederos adecuados para completar el ciclo de vida, o un efecto fundador insuficiente (Torchin y Mitchell, 2004 en Smith *et al*, 2008). La especificidad hospedatoria afecta la posibilidad de los parásitos de colonizar nuevas áreas, ya que los generalistas tienen un rango de hospederos más amplio y por tal, mayor posibilidad de encontrar un hospedero adecuado, y por lo tanto, son más capaces de colonizar y afrontar extinciones locales, a diferencia de los parásitos especialistas (Poulin y Morand, 2004). Por medio de mecanismos semejantes, existe la posibilidad de transmitir parásitos de las especies introducidas a las especies nativas.

El éxito de las invasiones también depende de la ausencia de depredadores y parásitos (Diamant, 2010), y procesos como disponibilidad de nicho, es decir, entre menos

especies haya en el ecosistema hay más recursos o hábitats disponibles para nuevos colonizadores (Levine y Adler, 2004).

¿Cómo se ensamblan las comunidades de parásitos?

Esta es una de las preguntas centrales en los estudios de la ecología de los parásitos, y existen múltiples perspectivas y escalas desde las cuales se puede abordar. Se ha tratado de entender si son ensamblajes al azar o bien, si existen patrones que puedan explicar tal distribución o riqueza, por ejemplo, desde el punto de vista de la historia evolutiva de la interacción parásito-hospedero, la introducción de hospederos, las interacciones entre los parásitos, la saturación de las comunidades, la biogeografía, entre muchos otros (Holmes, 1987; Guégan *et al*, 2004).

Uno de los patrones observados ha sido la relación especie-área (Sasal *et al*, 1997; Morand, 2000), la cual menciona que los hospederos con mayor distribución tienden a tener más parásitos o enfermedades infecciosas que sus contrapartes con un rango más restringido, quizá porque se aumentan las posibilidades de incorporar más especies. Factores asociados a este patrón, son la vagilidad y tasa de dispersión del hospedero, distancia filogenética entre las poblaciones, eventos estocásticos, gradientes ambientales o fragmentación del hábitat (Timi *et al*, 2010).

A nivel intrínseco, la evolución de las faunas de parásitos es dependiente de la respuesta inmunitaria que suceda tanto en el hospedero y el parásito por la interacción entre ambos, y si el parásito puede hacer frente a esta respuesta (Sitjà-Bobadilla, 2008). Los parásitos nativos tienen un tiempo de adaptación mucho mayor con el hospedero que los parásitos recién introducidos, y por tal, en muchos casos se ha visto que los efectos de los invasores se exacerban en las especies nativas, es decir, presentan una virulencia más alta. El tamaño del hospedero también puede tener un efecto, por ejemplo en la presencia de endoparásitos, sin embargo, se ha visto que cuando se incluye el factor filogenético ésta asociación desaparece (Luque y Poulin, 2008).

La similitud entre las comunidades de parásitos en peces de agua dulce es a menudo explicada por la distancia geográfica entre ellas (Poulin y Morand, 1999), en que las comunidades más cercanas geográficamente comparten una mayor biodiversidad (Poulin, 2003), por ejemplo, lo que se mostró en un estudio a gran escala de parásitos de peces marinos en el cual encontraron que la riqueza varía en función de la latitud (Rohde, 2005; Timi *et al*, 2010).

Estudiar la riqueza de parásitos desde una escala regional permite evaluar patrones biogeográficos y ambientales que tal vez determinan lo que ocurre a una escala local. En el caso de la riqueza de parásitos, el número total de especies en la región constituye el límite a partir del cual se dibuja cualquier riqueza local, ya que de acuerdo a este supuesto, la riqueza local no excederá a la que existe en toda la región. De acuerdo a Guégan y Kennedy (1984) basado en esta premisa, una relación positiva entre la riqueza regional y local, implica una comunidad saturada, que sin embargo, depende del tiempo de colonización en ambas escalas, es decir, el tiempo en que un hospedero ha estado disponible para la colonización por parásitos.

La región desde el punto de vista de cuencas es una zona delimitada por las barreras naturales y el flujo de sus corrientes. Los procesos hidrológicos y ecológicos que ocurran en la región, afectan a todas las poblaciones asociadas a los cuerpos de agua que se conectan en un mismo flujo de agua (Abell *et al*, 2008).

Los peces en México y el Pánuco

México tiene una enorme diversidad de peces, se han registrado 508 especies distribuidas en 48 familias, que constituyen el 6% de las especies conocidas en el mundo, mientras para sistemas de agua dulce se han descrito al menos 375 especies (De la Vega, 2003).

La ictiofauna del Pánuco consiste de 46 especies distribuidas en 13 familias de peces, incluyendo seis especies introducidas (ENCB, IPN). 20 especies son consideradas

endémicas de la cuenca, como *Herichthys labridens* y ciertas especies del género *Xiphophorus*. Otras especies están catalogadas como “amenazadas”; tal es el caso de *Astyanax jordani* “sardinita ciega” y *Cichlasoma labridens* “mojarra huasteca” (NOM-059, 2010), mientras que *Oreochromis mossambicus* que pese a que en México es una especie introducida, es considerada como “casi amenazada” debido a su alta hibridación con *O. niloticus* (IUCN, 2012).

Los parásitos de peces en el Pánuco

México ha sido considerado como un hotspot de la diversidad de parásitos de peces de agua dulce (Luque y Poulin, 2007), sin embargo, aunque es uno de los grupos mejor estudiados en el país, existen muchas áreas geográficas en las que el conocimiento es nulo.

El primer estudio que se hizo sobre los helmintos parásitos del Pánuco fue el efectuado por Salgado-Maldonado *et al* (2004), con datos de colecta de los años 1997-1998, y posteriormente, la publicación de la lista de registros de parásitos de peces de agua dulce de todo México (Salgado-Maldonado, 2006), esto dio como resultado el reconocimiento de 31 especies de helmintos para esta zona.

La mayoría de las especies reportadas son compartidas con otras áreas de México, incluyendo especies neotropicales autogénicas y alogénicas (Salgado *et al*, 2004b), además, se observa una clara diferenciación entre la diversidad neotropical (autogénicas y especialistas) y neártica.

Las familias de peces mejor estudiadas han sido los Goodeidae, Cichlidae y Poeciliidae, siendo las especies de *Goodea atripinnis* con 24 especies de parásitos y *Poecilia mexicana* con 28 especies las que mayor diversidad han registrado (Salgado-Maldonado, 2006). De acuerdo a todo este compilado de información, existen muchas áreas en las cuales el conocimiento de los parásitos es nulo, ya que los mayores esfuerzos se han hecho en zonas del sur del país (Pineda, 1994; Mendoza-Franco, 1999. La

introducción de especies exóticas de parásitos ha estado asociada a la introducción de carpas y tilapias de otros países (Pineda *et al*, 2005).

El parasitismo y los parásitos en peces de agua dulce

El parasitismo es una de las formas de vida más extendidas sobre la Tierra, quizás porque la mayoría de los organismos son hospederos para ciertos parásitos (Guernier *et al*, 2004), es por tal que se dice que “probablemente hay más especies de parásitos que todas las especies no parásitas combinadas” (Price, 1976). Existen varias definiciones de parasitismo, y con base en cada una de ellas se agregan o excluyen grupos de organismos. De acuerdo a Poulin (2011), se puede entender como un tipo de simbiosis, en que un organismo que presenta cierto grado de adaptación estructural tiene una asociación física obligada hacia un hospedero, del cual obtiene un recurso crítico para su desarrollo, por lo general nutrientes, lo cual se refleja en un efecto negativo en la eficacia biológica del hospedero (Poulin, 2007).

El parasitismo como forma de vida ha surgido al menos 100 veces entre los eucariontes (Poulin, 2007), esto a través de diversos procesos y rutas evolutivas que han dado lugar a complejas adaptaciones y convergencias entre grupos en términos de su morfología, fisiología, ciclos de vida y patrones de transmisión. Debido a que el parasitismo es por definición propia dependiente de un hospedero, se asume que los parásitos debieron haber evolucionado a partir de ancestros de vida libre.

Entre los parásitos eucariontes se reconocen seis estrategias básicas de parasitismo, basadas en el número de hospederos utilizados, el efecto en la eficacia biológica sobre su hospedero y las rutas de transmisión. Esta clasificación corresponde a castradores, transmitidos directamente, parasitoides, transmitidos tróficamente, micropredadores y transmitidos por vector (Poulin, 2011).

Los parásitos también se clasifican de acuerdo al lugar que ocupan en su hospedero, la vía de dispersión y la especificidad hospedatoria. Los parásitos que viven

dentro del hospedero se definen como endoparásitos, mientras que los que se desarrollan sobre él, son ectoparásitos. Respecto a la vía de dispersión, los parásitos alogénicos son aquellos que maduran fuera del agua, por ejemplo en aves o mamíferos, donde el pez es su hospedero intermediario, y autogénicos si llevan a cabo todo su ciclo de vida dentro del agua. La especificidad hospedatoria se refiere al número de especies de hospederos que un parásito usa en una determinada etapa de su ciclo de vida, de tal manera, que un parásito altamente específico es aquel que está restringido a una sola especie de hospedero, y la especificidad decrece a medida que se incorporan más especies de hospederos posibles, los parásitos que tienden a ser más generalistas, pueden alternar entre hospederos y es más plausible que sobrevivan tras la extinción de alguno de sus hospederos (Poulin, 2007).

Los grupos de parásitos que tomamos en cuenta en este estudio fueron helmintos, nemátodos, hirudíneos y crustáceos. Helmintos no es un término taxonómico, solo hace referencia a animales “con forma de gusano” (Schmid-Hempel, 2011), es decir, platelmintos, nemátodos y céstodos, cada uno de los cuales presenta dentro del grupo o en grupos muy relacionados filogenéticamente especies parásitas y de vida libre.

Los helmintos agrupan a dos taxa distantes filogenéticamente desde su divergencia hace más de 600 millones de años (Maizels *et al*, 2004): los nemátodos y los platelmintos. Las especies de estos grupos de parásitos han evolucionado siendo capaces de ocupar un gran rango de nichos en sus hospederos, a través de diversas estrategias de infección (Maizels *et al*, 2004), y también mediante la evolución de complejos ciclos de vida a través de interacciones tróficas en las cadenas alimenticias (Parker *et al*, 2003). Las asociaciones de los helmintos con hospederos vertebrados se han establecido desde el Cámbrico tardío hasta el presente.

Los platelmintos parásitos de peces comprenden a los Trematoda (Digenea y Aspidogastrea), Monogenea y Cestoda (Cribb *et al*, 2002a).

- **Monogenea**

Son un grupo de parásitos altamente diversificados que infectan reptiles y anfibios, pero que han tenido su mayor diversificación dentro de los peces osteíctios (Cribb *et al*, 2002a). Los monogéneos se originaron en los gnatostomados con los cuales han coevolucionado, dando lugar a dos principales linajes: Monopisthocotylea y Polyopisthocotylea (Bentz *et al*, 2003).

Las dos familias con más especies en el mundo son Dactylogyridae y Gyrodactylidae que se diferencian sobre todo por ser ovíparos y vivíparos, respectivamente. Los monogéneos en general, se caracterizan por tener un órgano de fijación: el opistohaptor, por su tendencia a ser hospedero-específicos: cada especie de monogéneo infecta una sola especie de hospederos o muy pocas (Poulin, 2002) y por un ciclo de vida directo.

En México hasta el 2006 se habían registrado 192 especies de monogéneos de peces de agua dulce y marina (Kohn *et al*, 2006), de las cuales 49 especies corresponden a peces de agua dulce (Salgado-Maldonado, 2006; Flores y Flores, 2003). Sin embargo, los monogéneos son uno de los grupos en que mas nuevos descubrimientos se han hecho en los últimos años, por ejemplo, *Cacatuocotyle chajuli*, *Cacatuocotyle exiguum* y *Cacatuocotyle sp.* (Franco *et al*, 2013) en *Astyanax aeneus* de Chiapas. El nuevo registro de *Urocleidoides vaginoclastrum* (Mendoza-Palmero y Aguilar-Aguilar, 2012) en *Xiphophorus helleri* en Durango, además de numerosos nuevos registros y descripciones en sistemas costeros.

En el Pánuco se han encontrado cuatro especies de monogéneos: *Urocleidoides strombicirrus*, *Gyrodactylus sp.*, *Sciadicleithrum sp.* y *Dactylogyridae gen. sp.* parasitando tres especies de hospederos (Salgado-Maldonado *et al*, 2004).

- **Trematoda**

La mayoría de las familias de digeneos son parásitos intestinales, cuya mayor diversificación ha sido en los teleósteos (Cribb *et al*, 2002a). Se encuentran en todas las

clases de vertebrados, aunque son escasos en condriictios. En estado adulto infectan sobre todo el intestino, pero también se pueden localizar en otros tejidos. La variación morfológica característica es en la forma y posición de las ventosas, el tracto digestivo y el sistema reproductor (Cribb *et al*, 2003b).

El ciclo de vida se compone usualmente por estados de vida libre y parasíticos, con alternancia en reproducción sexual y asexual. Usualmente utiliza tres especies de hospederos, cada una alojando parásitos en diferentes estados de desarrollo. El primer hospedero intermediario, por lo general es un molusco, en el cual la larva esporocisto emplea una producción asexual de cercarías inmaduras, las cuales maduran dentro del paquete de esporocistos. Al madurar, la cercaría móvil emerge del hospedero para penetrar un segundo hospedero intermediario, donde se enquista como metacercaria. La metacercaria permanece enquistada hasta que el segundo hospedero intermediario es ingerido por el hospedero definitivo. Una vez en este último, se desarrolla en adulto maduro sexualmente. El ciclo de vida se completa cuando los huevos son liberados en las heces del hospedero y eclosionan al estado de vida libre miracidio, el cual infecta al primer hospedero intermediario (Donald *et al*, 2004).

Los trematodos registrados en México corresponden a 37 especies adultas y 52 metacercarias (Salgado-Maldonado, 2006). En el Pánuco se han encontrado cinco especies en estado adulto y siete metacercarias (Salgado-Maldonado *et al*, 2004).

- **Cestoda**

Los céstodos se cree que evolucionaron en peces y después radiaron para parasitar a otros grupos de vertebrados, encontrándose su mayor diversificación entre los tetrápodos (Olson *et al*, 2001). En este grupo de parásitos carecen de tracto digestivo o boca por lo que absorben los nutrientes a través de la pared del cuerpo (Schmid-Hempel, 2011). Presentan ciertas características morfológicas distintivas; un escólex en la porción anterior del cuerpo, provisto con ganchos ó ventosas, para sujetarse al hospedero. En continuación del escólex se encuentra un segmento diferenciado seguido de múltiples

segmentos repetitivos llamados proglótidos, cada uno de estos provisto con un órgano reproductor (Schmid-Hempel, 2011).

En el listado de Salgado-Maldonado (2006) se muestra el registro de 15 especies de adultos y 22 metacéstodos, de las cuales tres se han reportado para el Pánuco, una en estado adulto y dos como metacéstodos (Salgado-Maldonado *et al*, 2004).

Nemátodos

El parasitismo en este filo ha surgido por lo menos nueve veces, dando lugar a al menos seis grupos parásitos de animales y tres parásitos de plantas (Dorris *et al*, 1999; Stasiuk *et al*, 2012). Se ha propuesto que el modo de vida parasítico más temprano de los nemátodos fue en el lumen del intestino donde se alimentaban de la microflora, y que el modo de transmisión era a través de una penetración cutánea.

La descripción morfológica en este grupo, es llevada a cabo sobre todo con rasgos de las estructuras bucales y faríngeas, cutícula, región del labio, intestino, sistema reproductor, órganos de los sentidos y cauda, así como características de su historia de vida. Tienen un ciclo de vida compuesto por cuatro estados larvarios y un estado reproductivo adulto.

Para México se han reportado 56 especies adultas y 19 larvas (Salgado-Maldonado, 2006). Respecto al Pánuco, 11 especies han sido descritas, de las cuales siete corresponden a adultos y cuatro a larvas (Salgado-Maldonado *et al*, 2004).

Acantocéfalos

Los acantocéfalos son considerados un filo monofilético que tiene como grupo hermano a los rotíferos, dentro del clado de los Syndermata (García-Varela y Nadler, 2006).

Son endoparásitos obligados con un ciclo de vida complejo que comprende al menos un crustáceo o hexápodo como hospedero intermedio y un vertebrado como hospedero definitivo (Weber *et al*, 2013). Carecen de tracto alimenticio y se caracterizan

por la presencia de una probóscide retráctil armada con ganchos curvos, epidermis sincitial, sistema lacunar con canales circulatorios que permiten la absorción directa de los nutrientes a través de la pared del cuerpo (Near *et al*, 1998). Los acantocéfalos son buenos bioindicadores debido a que pueden acumular metales pesados (Weber *et al*, 2013).

Las especies de parásitos que se han descrito para peces de agua dulce en México constan de siete adultos y cinco cistacantos (Salgado-Maldonado, 2004). En el Pánuco se ha reportado un adulto de *Neoechinorhynchus golvani* parasitando hospederos de *Archocentrus nigrofasciatum* y *Herichthy labridens* (Salgado-Maldonado, 2006). En estudios más recientes, se describió *Acanthocephalus amini* en un cíclido en Campeche (Salgado-Maldonado y Novelo-Turcotte, 2009), y *Neoechinorhynchus chimalapasensis* en un gobiidae en Oaxaca (Salgado-Maldonado *et al*, 2010). Dentro del Pánuco se registró *Neoechinorhynchus panucensis* de *Herichthys labridens*, *Amatitlania nigrofasciata* y *Herichthys cyanoguttatus* del río Atlapexco, un río tributario del Pánuco (Salgado-Maldonado, 2013).

Parásitos copépodos

Son un grupo sumamente antiguo que se originó a partir de los artrópodos hace más de 522 millones de años (Bron *et al*, 2011). Tiempo en el cual, en este grupo el parasitismo ha surgido al menos nueve veces a partir de formas de vida libre (Poulin y Morand, 2004).

Son sumamente importantes en las cadenas tróficas debido a que son el alimento principal de numerosas especies de peces (Bron *et al*, 2011). Además, de que algunas especies, también son hospederos intermediarios de otros parásitos (p. ej. el céstodo *Diphyllbothrium latum* (Bron *et al*, 2011).

Se alimentan raspando la superficie del pez o succionando la sangre del mismo u otros fluidos (Schmid-Hempel, 2011), lo cual da paso al desarrollo de enfermedades

primarias (Johnson *et al*, 2004), y lesiones como hiperplasia, proliferación de fibroblastos, hinchazón e infiltración celular (Boxshall, 2005).

Los copépodos parásitos presentan una forma muy variada, algunos conservan características semejantes a sus contrapartes de vida libre, y otros, como los de la familia Lernaepodidae tienen un cuerpo altamente modificado, con un enorme dimorfismo sexual (Morales y Gómez, sin año). La mayoría de los copépodos parásitos han reducido el número de fases en su ciclo de vida, presentando tres fases como nauplios y cinco como copepoditos (Morales y Gómez, sin año). Casi todos son ectoparásitos con algunas excepciones. La forma básica del cuerpo de los copépodos consta de cefalotórax con seis pares de apéndices (anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas, maxilas y maxilípedos), un tronco postcefálico de 10 segmentos (llamados somitas), que tiene seis pares de patas, y un par de ramas caudales (Morales y Pérez, 2012). El tamaño varía de 1-5 mm, con algunas especies de hasta 20 mm o más (Morales y Pérez, 2012).

En México se han reportado 120 especies de copépodos parásitos (Morales *et al*, 2012), de las cuales solo cuatro especies corresponden a peces de agua dulce: *Lernaea cyprinacea*, *Ergasilus cerastes*, *Ergasilus versicolor* y *Neoergasilus japonicus* (Morales y Pérez, 2012).

- **Hirudinea**

Pertenecen al filo de los anélidos, son ubicados como un grupo monofilético cuyo ancestro fueron los oligochaetos (Arslan y Oktener, 2010). La familia Piscicolidae por lo general son parásitos de peces. Pueden servir como vectores para otros parásito, como tripanosomas (Schmid-Hempel, 2011).

Área de estudio

La cuenca del río Pánuco es una de las 320 cuencas hidrográficas que existen en México y es considerada una eco-región de Norteamérica con una alta diversidad biótica (Abell *et al*, 2000). Una cuenca hidrográfica está constituida por el territorio delimitado por los escurrimientos superficiales que convergen hacia un mismo cauce (Dourojeanni, 2000). La cuenca y sus subdivisiones tienen ciertos recursos que se han conformado con base a su geología, ubicación geográfica, por la acción de fenómenos naturales y de los organismos (Urquiza y Rosales, 2000). Esta región está compuesta por elementos, físicos, bióticos y humanos que interactúan, dando lugar a un conjunto único en constante cambio (Dourojeanni, 2002).

La región hidrológica del Pánuco está integrada por las cuencas de los ríos Pánuco, Moctezuma, Tamuín y Tamesi (figura 1). El río comprende parte de los estados de México, Hidalgo, Querétaro, Puebla, Veracruz, Guanajuato, San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León y además, el Distrito Federal, en el cual el río Pánuco artificialmente tiene su origen (Urquiza y Rosales, 2000). La cuenca está delimitada por las cuencas hidrológicas del río Soto la Marina y la región de El Salado, al norte; la Cuenca Lerma, al oeste; el río Balsas, al sur y la de los ríos Tuxpan, Cazones y Tecolutla, al este (CSVA, 2000).

La región del Alto Pánuco comprende las cuencas de los ríos Tula y San Juan del Río y por otro lado, las cuencas de Metztitlán y Amajac que originan el río Amajac. La zona del Bajo Pánuco comprende las cuencas de los ríos Extóraz, Bajo Amajac, Tempoal, Moctezuma, Tampaón y Pánuco (Urquiza y Rosales, 2000).

La cuenca está conformada por zonas funcionales; la parte alta corresponde a la zona donde se nace el río, en la parte media, hay un intercambio equilibrado entre el material sólido que ingresa y el que sale, y la parte baja, es la zona donde se deposita el material que se arrastró desde la parte alta.

La cuenca del río Pánuco ocupa una superficie de 84,956 km² y tiene un volumen de escurrimiento de 73, 549 mm³ al año. Corresponde a la vertiente del Golfo de

México y se ubica entre los 19° y 24° de latitud norte y los 97° 45' y 01° 20' de longitud oeste (CSVA, 2000). La cuenca del río Pánuco está influenciada por tres regiones climáticas: la zona subtropical -semiárida al norte, abarcando la mayor parte de la cuenca, y la zona subtropical-subhúmeda hacia el sur (Hudson, 1998). El promedio anual de precipitación va de los 1100 mm a 1600 mm (Contreras, 2009).

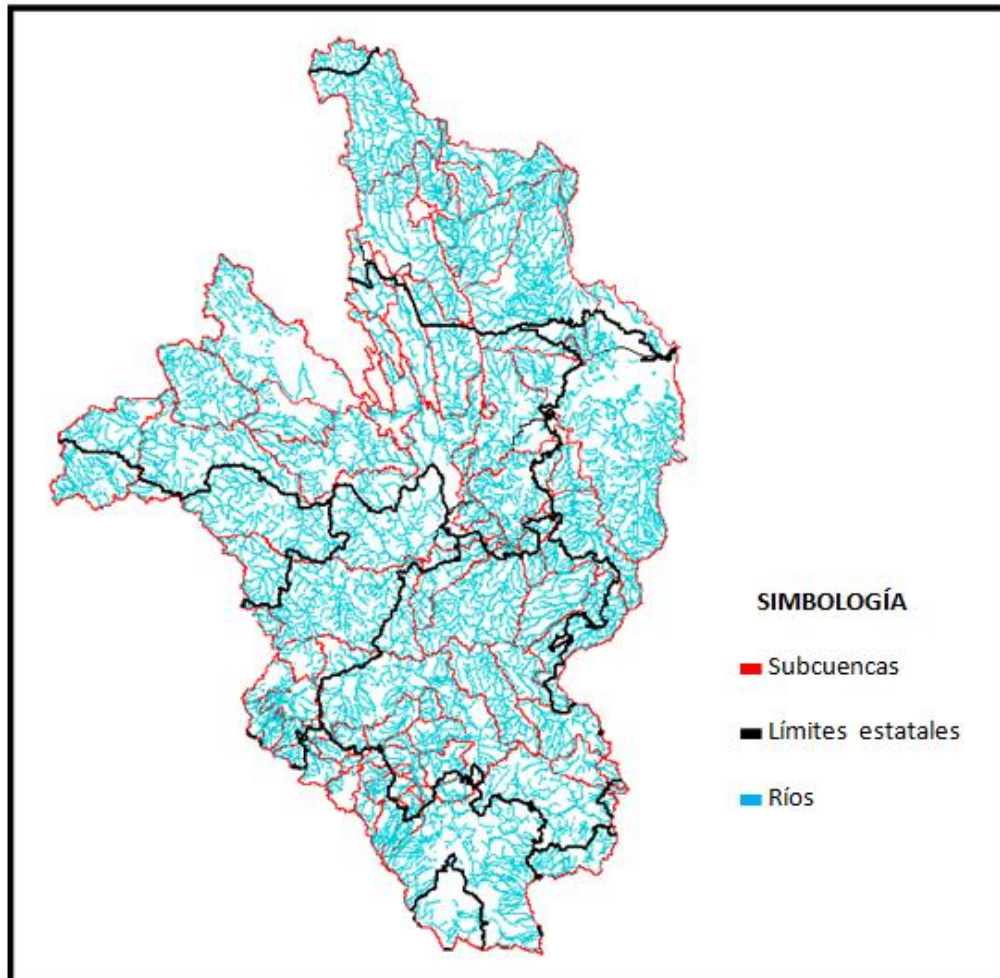


Figura 1. Cuenca del Pánuco. Área de estudio en la que se señalan las subcuencas que integran la región hidrológica del Pánuco, así como los ríos y límites estatales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de los hospederos

Los peces fueron colectados de 29 localidades correspondientes a 13 subcuencas dentro de la región hidrológica del Pánuco (figura 3). En cada sitio se muestrearon cada uno de los hábitats principales del cuerpo de agua, mediante diferentes artes de pesca como redes tipo cuchara, redes en embudo, atarrayas, electropesca y chinchorro (figura 2). En cada localidad, se registró la latitud y longitud mediante GPS. Los peces vivos se transportaron en contenedores al laboratorio donde fueron mantenidos vivos hasta su análisis.



Figura 2. Muestreo de peces con diferentes artes de pesca. A) Electropesca, B) chinchorro, C) red tipo cuchara y D) red en embudo.

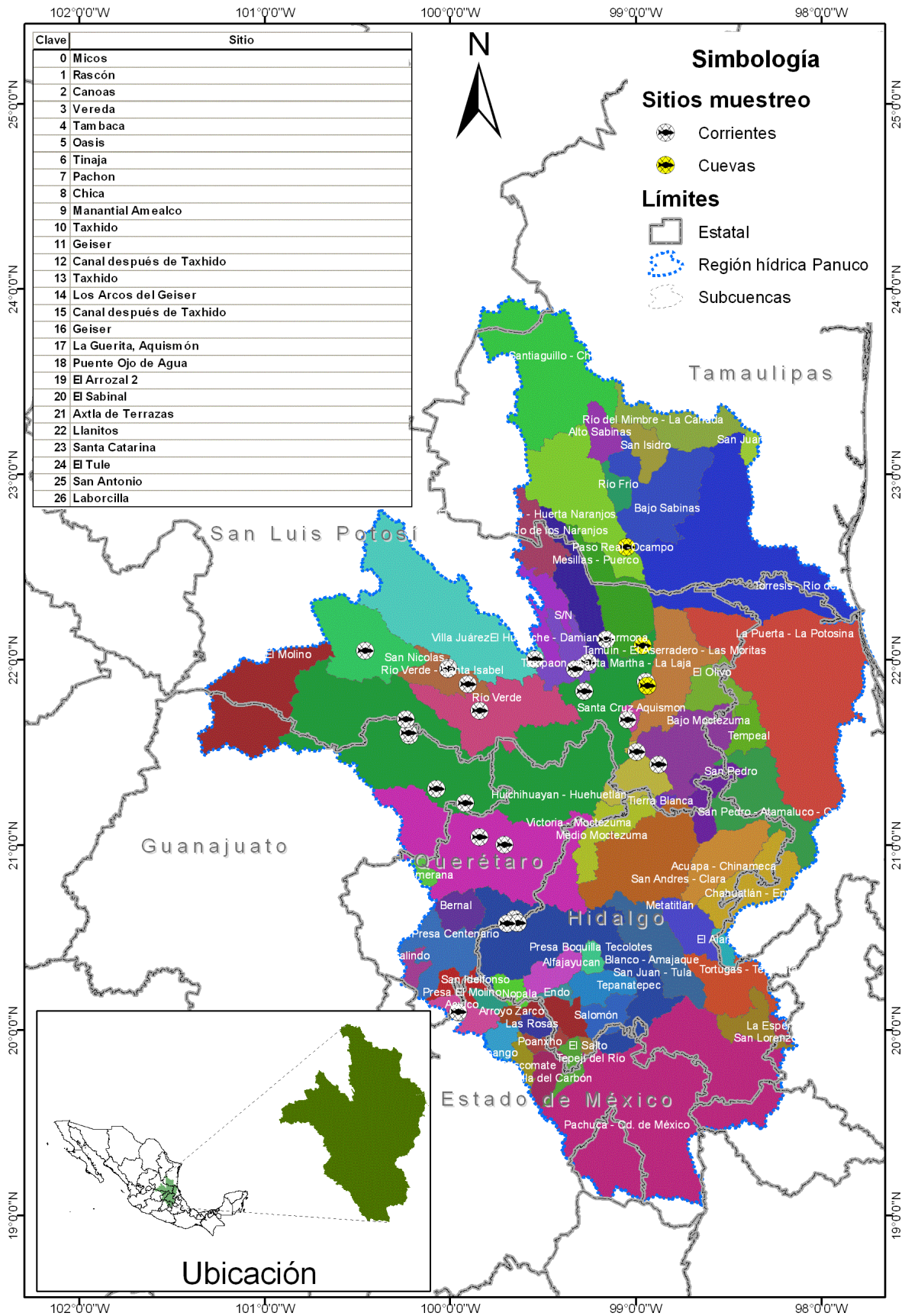


Figura 3. Localidades muestreadas en la Región Hidrológica del Pánuco.

Examen parasitológico de los hospederos

Los peces fueron sacrificados mediante una punción cerebral, posteriormente, se determinaron los datos biométricos de cada hospedero; longitud total, longitud patrón o sin aleta caudal, altura máxima y peso. En seguida, cada hospedero se colocó en solución salina, y mediante el uso de un microscopio estereoscópico, se analizaron la piel y las aletas. Después, las branquias fueron removidas y examinadas individualmente, y posteriormente, se analizaron el resto de los órganos y tejidos; ojos, músculo, hígado, riñones, vesícula biliar, gónadas y tracto digestivo. La identificación morfológica de los hospederos se efectuó con diferentes claves de identificación de peces para México (Miller, 2009; Díaz-Pardo *et al*, 2009; Álvarez, 1970).

Los parásitos encontrados fueron fijados de acuerdo a técnicas estándares para el grupo taxonómico en el que se clasifican:

Tremátodos y metacercarias: a las metacercarias enquistadas se les retiró la cubierta antes de la fijación, luego algunos individuos tanto adultos como larvas, se fijaron directamente en formol caliente al 4%, mientras que otros se fijaron por aplanamiento ligero, es decir, se colocaron entre porta-objetos y cubre-objetos, después por capilaridad se agregó líquido de Bouin y se mantuvieron en esta preparación por 12-24 horas, transcurrido el tiempo, se desmontaron y transfirieron a viales con alcohol al 70%.

Céstodos y metacéstodos: fueron desenquistados en caso de requerirlo, y después fijados en solución AFA entre porta-objetos y cubre-objetos para aplanarlos. Después de una hora, se transfirieron a viales con AFA.

Monogéneos: algunos especímenes fueron fijados en formol o alcohol caliente al 4%, y otros se trataron con líquido de Malmberg, esto es, se colocaron entre porta-objetos y cubre-objetos con solución salina, y mediante capilaridad se agregó el líquido de Malmberg. Posteriormente, se sellaron con esmalte.

Nemátodos: se fijaron agregando formol caliente al 4%, y después se transfirieron a viales con alcohol al 70% o con el mismo fijador.

Copépodos: se transfirieron a viales con alcohol al 70%.

Hirudinea: se hizo el procedimiento de aplanamiento con Bouin, mismo que con los tremátodos.

Los individuos de cada especie de parásito fueron colocados en tubos con alcohol al 70% y separados de acuerdo a la especie de hospedero y órgano en el que se encontró. Cada tubo fue etiquetado.

Identificación morfológica de los parásitos

Los parásitos fueron procesados de acuerdo a protocolos modificados de técnicas estándares para cada grupo taxonómico (Salgado-Maldonado, 2007; Caspeta *et al*, 2009). Las técnicas de tinción y aclaramiento para la identificación morfológica se detallan en el ANEXO 4.

Después fueron medidos y fotografiados con un microscopio de contraste de fases y algunos individuos con un microscopio electrónico de barrido, para obtener diferentes aproximaciones de cada muestra. En el caso de los nemátodos fueron dibujados a escala con un microscopio Nikon eclipse 80i. La información taxonómica para la identificación se obtuvo con base en claves de identificación taxonómica (Caspeta-Mandujano, 2010, Hoffman, 1967, Yamaguti, 1971, Vidal-Martínez *et al*, 2011) y artículos en la literatura sobre la descripción de las especies. Algunos especímenes fueron asignados como morfoespecies con base en el sitio de infección y morfología, cuando la identificación no fue posible al nivel de especie.

Al término de la identificación cada individuo parásito, y algunos ejemplares de hospederos, fueron clasificados y etiquetados para integrarse a la colección de parásitos del laboratorio de Integridad Biótica de la Universidad Autónoma de Querétaro.

Análisis de los datos

Se describieron las características de colonización, sitio de infección y grado de especificidad para todas las especies identificadas, así como la abundancia relativa de cada uno de los grupos de parásitos en este estudio.

Los términos utilizados para describir las comunidades de parásitos y las poblaciones fueron aplicados de acuerdo a las definiciones de Bush *et al*, (1997). Se obtuvieron valores de prevalencia e intensidad para cada uno de las combinaciones de especie de parásito por hospedero y localidad. Tomando como base los siguientes conceptos de estos parámetros:

Prevalencia: número de hospederos infectados por una especie en particular, dividido por el número total de hospederos examinados.

Intensidad promedio: número total de parásitos de una especie, entre el número de hospederos infectados.

Abundancia: número de parásitos de una especie en particular, encontrados en una especie de hospedero.

Así mismo, se analizó la intensidad de la infección por especie de hospedero para toda la región, con base en las categorías propuestas por Iregui y Donado (2008): 0 parásitos, 1-100 leve, 101-200 moderado y mayor a 200 severo.

La riqueza de especies y el número de parásitos fueron medidos en la comunidad componente e infracomunidad, donde también se analizó la dominancia y diversidad, respectivamente.

Los parámetros de la comunidad componente estuvieron basados en los datos de la abundancia total, con lo cual se calculó el índice de dominancia de Berger-Parker que se obtiene de la siguiente fórmula:

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

Donde: d= dominancia de Berger-Parker

N_{\max} = número de individuos en la especie más abundante

N = total de individuos muestreados

Los rangos de este índice van de cero a uno, siendo cero un indicador de diversidad alta, y dominancia compartida por varias especies. Entre más cercano sea el valor a uno, indica baja diversidad, y dominancia por menos especies.

Se construyeron curvas de acumulación de especies para determinar la riqueza esperada y compararla con la observada, y así determinar también el porcentaje que cubrió nuestro muestreo. Esto se hizo mediante los estimadores de Jackknife, Chao 1, Chao 2 y ACE (estimador de cobertura de la abundancia), los cuales fueron hechos con datos de abundancia de las especies de parásitos colectadas por especie de pez en cada localidad. Cada hospedero constituyó un muestreo. El programa utilizado para este análisis fue EstimateS 9.0.0 (Colwell, 2012).

Los índices de similitud de Jaccard y Sorensen se calcularon a partir de una matriz de presencia-ausencia de especies de parásitos por localidad, los resultados fueron usados para construir un dendograma con el programa PAST 2.17 (Hammer *et al*, 2001).

*Coeficiente de similitud de Jaccard

$$S_j = a / [a + b + c]$$

Donde: a= número de especies en ambas comunidades muestreadas A y B

b= número de especies en la comunidad A pero no en B

c= número de especies en la comunidad B pero no en A

* Sorensen

$$\text{Índice de Sorensen} = (2C) / (A+B) * 100$$

Donde: A=Número de especies de una de las muestras.

B= Número de especies de la otra muestra.

C= Número de especies comunes a ambas muestras.

En el análisis de la infracomunidad cada hospedero fue considerado como una unidad, en que cada individuo representa un hábitat para sus parásitos. Este nivel de organización fue analizado mediante el número promedio de especies, número promedio de individuos y el índice de Brillouin, el cual es recomendado cuando el muestreo no fue al azar o bien cuando se muestreó toda la comunidad. El índice fue calculado en el programa BIODIV 5.1 en base a la siguiente fórmula:

$$HB = \frac{\ln M - \sum_{i=1}^s \ln n_i!}{N}$$

Donde: N= Número total de individuos en la muestra

ni: número de individuos que pertenecen a la i especie

s= número de especies

Las especies exóticas de *L. cyprinacea*, *C. formosanus* y *B. acheilognathi*, fueron analizadas por separado en relación a su incidencia y prevalencia sobre las poblaciones de peces analizadas y su distribución en la cuenca. Además, mediante un modelo lineal generalizado se trató de inferir si existe cierta asociación al área, a la especie de hospedero ó su condición corporal, y el origen del mismo, que condicionen el establecimiento de estas especies. Los datos fueron transformados logarítmicamente y analizados mediante el programa R Statistics 3.0.0.

RESULTADOS

Composición de la fauna de helmintos

Se examinaron un total de 528 individuos de 12 especies diferentes de peces, listados en la Tabla 1, provenientes de 29 localidades de muestreo (ANEXO 2). En seis localidades se colectaron especies exóticas del género *Oreochromis* y tres especies translocadas de cuencas vecinas (figura 4). Una suma de 193 peces que constituyen el 36.55% de los peces analizados, estuvieron infectados con parásitos, de los cuales el 78.23% estuvieron infectados con una especie de parásito y el resto con dos o más especies, es decir, una intensidad de infección leve.

Tabla 1. Composición de la ictiofauna analizada en la Cuenca del Pánuco.

Familia	Especie de pez	Nombre común	Categoría	N
Goodeidae	<i>Goodea atripinnis</i>	tiro	Nativo	30
	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	mexcalpique	Nativo	10
Cichlidae	<i>Oreochromis sp.</i>	tilapia	Exótico	7
	<i>Oreochromis mossambicus</i>	tilapia mozámbrica	Exótico	64
	<i>Cichlasoma cyanoguttatum</i>	mojarra	Translocado	26
	<i>Cichlasoma labridens</i>	mojarra huasteca	Nativo	1
Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i>	sardinita	Nativo	140
Poeciliidae	<i>Heterandria bimaculata</i>	topote	Translocado	96
	<i>Poecilia mexicana</i>	molly mexicano	Nativo	106
	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	charal pinto	Translocado	51
	<i>Xiphophorus sp.</i>	cola de espada	Nativo	6

N: número de individuos analizados.

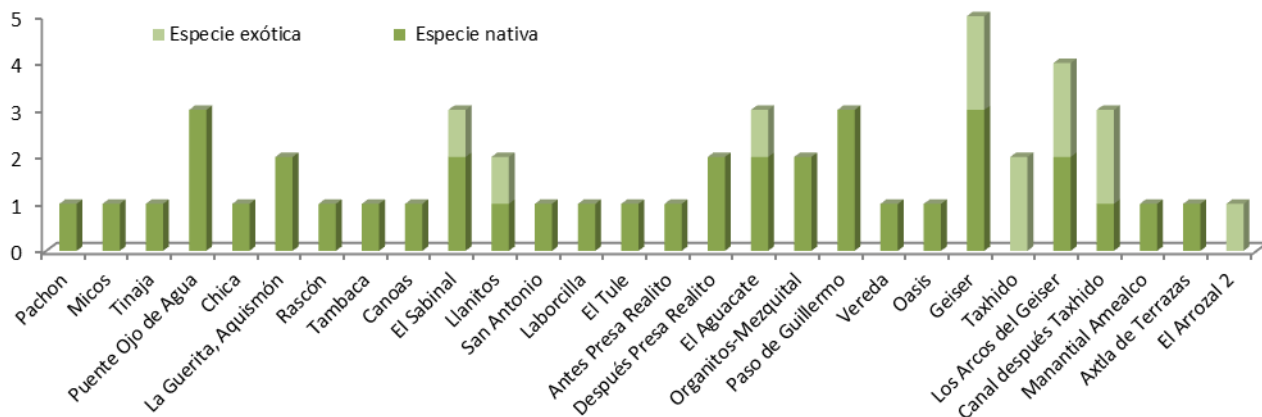


Figura 4. Riqueza nativa y exótica de peces en las localidades muestreadas en la Cuenca del Pánuco.

Se encontraron un total de 1387 individuos parásitos que pertenecen a 29 especies; tres especies de monogéneos, diez tremátodos, tres céstodos, diez nemátodos, dos copépodos y un hirudineo (Tabla 2).

El muestreo estuvo diseñado para detectar helmintos y artrópodos, por lo que los protozoarios, por ejemplo el ciliado *Trichodina sp.*, no se incluyeron en este estudio. Algunos parásitos no fue posible identificarlos hasta especie, pero presentaron diferencias morfológicas marcadas para considerarlos como especies diferentes.

Tabla 2. Especies de parásitos identificadas en peces de la Cuenca del Pánuco, sitio de infección, carácter de colonización y estatus generalista o especialista.

Especies de parásitos	Sitio de infección	Carácter de colonización	Estatus
MONOGENEA			
Monogéneo 1	Branquias	Autogénico	Especialista
<i>Gyrodactylus sp.</i>	Cavidad anal	Autogénico	Especialista
<i>Urocleidoides sp.</i>	Branquias	Autogénico	Especialista

TREMATODA

<i>Posthodiplostomum minimum</i>	Músculos, branquias, cerebro, riñón, mesenterios, hígado, ojos, aletas.	Alogénico	Generalista
<i>Creptotrematina sp.</i>	Intestino	Autogénico	-
<i>Prosthenhystera sp.</i>	Vesícula biliar	Autogénico	-
Familia Proterodiplostomidae	Mesenterio, cavidad abdominal, músculo, vejiga natatoria	Autogénico	-
<i>Prosthenystera caballeroi</i>	Vesícula biliar	Autogénico	-
<i>Tetracotyle sp.</i>	Hígado, mesenterios y riñón.	Alogénico	Generalista
<i>Centrocestus formosanus*</i>	Branquias	Alogénico	Generalista
<i>Saccocoloides songandaresi</i>	Intestino	Alogénico	Generalista
Familia Cryptogonimidae	Branquias, aletas, ojos, pared intestinal, vesícula biliar	Desconocido	
Tremátodo 1	Intestino	Desconocido	

CESTODA

<i>Botriocephalus acheilognathi*</i>	Intestino	Autogénico	Generalista
Plerocercóide 1	Intestino	-	-
Céstodo 1			

NEMATODA

<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i>	Intestino	Autogénico	Especialista
<i>Rhabdochona sp.</i>	Intestino	Autogénico	-
<i>Rhabdochona kidderi kidderi</i>	Intestino	Autogénico	Generalista
<i>Procamallanus neocaballeroi</i>	Intestino	Autogénico	-
<i>Spiroxys sp.</i>	Cavidad abdominal, mesenterios, pared intestinal	Autogénico	Generalista
<i>Contraecaecum sp.</i> Tipo 1	Mesenterio, cavidad abdominal, hígado.	Alogénico	Generalista
<i>Contraecaecum sp.</i> Tipo 2	Mesenterio, cavidad abdominal, hígado.	Alogénico	Generalista
<i>Eustrongylides sp.</i>	Músculos, mesenterio.	Alogénico	Generalista
<i>Rhabdochona xiphophori</i>	Intestino	Autogénico	Generalista
Nemátodo 1			

HIRUDINEA

Hirudineo	Piel	Autogénico	-
-----------	------	------------	---

CRUSTACEA

<i>Lernaea cyprinacea</i> *	Piel, músculo.	Autogénico	Generalista
Copépodo 1	Branquias	-	-

El * indica las especies de origen exótico.

Los 1387 individuos parásitos identificados incluyen a la mayoría de los grupos representativos de parásitos que infectan peces, excepto por los acantocéfalos (figura 5). El 53% de los parásitos pertenece a los tremátodos, 28.1% a los nemátodos, 14.9% a los monogéneos, 1.7 % a los cestodos al igual que a los copépodos, y el resto a hirudíneos. Del total de helmintos, 38.78% son endoparásitos que fueron encontrados en órganos internos como el tracto digestivo, la vesícula biliar, hígado, mesenterio y corazón. El 61.21% corresponde a ectoparásitos. La prevalencia de cada una de estas especies de parásitos por especie de hospedero se describe en el ANEXO 1.

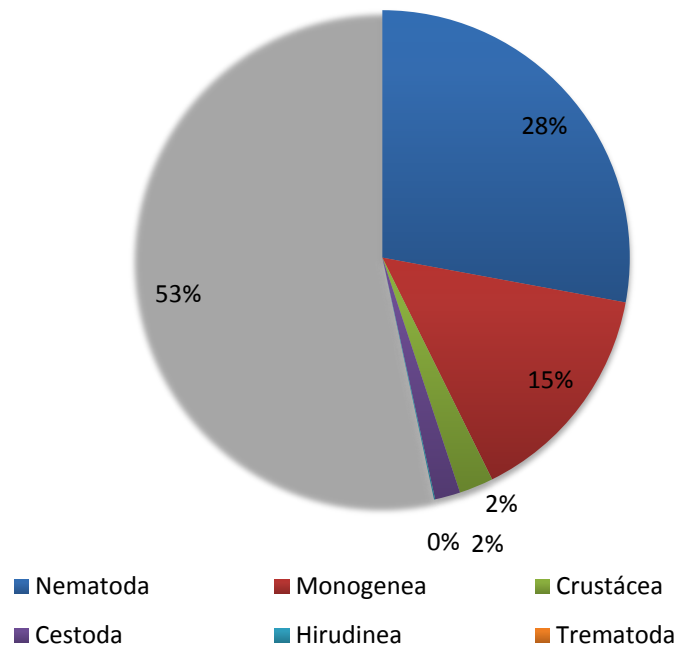


Figura 5. Abundancia relativa de los grupos de parásitos analizados.

Los monogéneos identificados fueron ectoparásitos localizados en branquias, a excepción de las especies de *Gyrodactylus* sp. que también se encontraron en la cavidad anal. En el caso de las especies de *Gyrodactylus* sp. la identificación taxonómica sigue en

proceso, ya que es probable que sean nuevas especies. Todos los monogéneos fueron encontrados en *Astyanax mexicanus* de cinco localidades.

Dos especies de tremátodos adultos fueron encontradas parasitando el tracto intestinal de su hospedero; *Saccocecoleoides sogandaresi* se encontró en dos localidades, Puente Ojo de Agua y Cueva Chica parasitando *A. mexicanus*, y así mismo el trematodo *Creptotrematina* sp. en la localidad de Tambaca. Las especies de metacercarias estuvieron alojadas en diversos tejidos del hospedero como branquias, piel, músculo, mesenterio, y en un rango mucho mayor de hospederos. *C. formosanus* fue la única especie exótica de tremátodos que se registró.

En el caso de los céstodos se encontró una especie adulta, *Bothriocephalus acheilognathi*, un parásito exótico, además, una especie de metacéstodo alojada en la vesícula biliar de *H. bimaculata* en dos localidades de la corriente del Río San Juan y un céstodo enquistado en branquias de *P. mexicana* en la localidad de Laborcilla.

Con respecto a los nemátodos, se encontraron cinco especies de adultos, cuatro del género *Rhabdochona* y una del género *Procamallanus*, todas parasitando el intestino. La especie de *Rhabdochona* de individuos de *P. mexicana* en la localidad de Geiser, no se identificó hasta especie debido a la ausencia de nematodos machos. La especie de *Rhabdochona lichtenfelsi* de la localidad de Paso de Guillermo en el estado de Guanajuato, sigue en proceso de identificación, ya que pese a que es muy semejante a la descripción para esta especie, tiene caracteres morfológicos que la sitúan posiblemente como una especie diferente. El resto de las especies de *Rhabdochona* se localizaron en especies de hospederos antes reportados para estas especies. *P. neocaballeroi* fue reportado en *A. mexicanus* en poblaciones de superficie y cueva. Los nemátodos en estado larvario; *Spiroxys* sp., *Eustrongylides* sp., y *Contracaecum* sp. tipo 1 y 2, fueron identificados hasta especie, ya que aún no tienen desarrollados órganos y tejidos necesarios para su identificación, además, hay poca información sobre su hospedero definitivo que nos permita ligarlas con el estado adulto. Los individuos copépodos identificados fueron

pertenecientes a adultos de *Lernaea cyprinacea* y estados larvarios de esta especie, se detectó en tres especies de hospederos: *P. gracilis*, *H. bimaculata*, y *P. mexicana*.

Dieciséis especies identificadas, el 61.53%, son autogénicas, es decir, llevan a cabo todo su ciclo de vida en el agua, mientras que siete especies, 26.92%, son alogénicas, esto es, completan su ciclo de fuera del agua, por lo general en un ave o mamífero piscívoro. El resto de las especies se desconocen las características de colonización.

Del total de especies identificadas, cuatro son consideradas como especialistas, tres de ellas pertenecen al grupo de los monogéneos, la cuarta especie es el nematodo *Rhabdochona lichtenfelsi*, sin embargo su estatus puede cambiar con el presente estudio.

Las curvas de acumulación de las especies para cada especie de pez, se muestran en el ANEXO. La examinación de estas curvas muestra que en la mayoría de los muestreos no se alcanzó la asíntota, por lo cual la riqueza de especies puede estar subestimada.

Análisis de las comunidades componentes de parásitos

El rango de especies de parásitos identificados por localidad fue de 0 a 7, con un promedio de 2.27 +/- 1.74. Mientras que el número promedio de parásitos por localidad fue de 4.24 +/- 7.01 (figura 6). En dos localidades no se registraron parásitos, estas fueron el Manantial de Amealco y Organitos-Mezquital. La localidad que presentó el mayor número de parásitos fue Tambaca, con siete especies, siendo una de ellas *C. formosanus* una especie exótica. Así mismo, en esta localidad se colectaron el mayor número de parásitos (Tabla 3).

El número de organismos hospederos colectados por especie varió de dos a 32 por localidad. *Astyanax mexicanus* fue la especie que se colectó en el mayor número de localidades, encontrándose en 16 de las 29 muestreadas, mientras que *C. labridens* fue la especie que menos abundancia obtuvo con sólo un individuo en una localidad, a pesar de

esto, en este hospedero se identificó una especie de nemátodo; *R. kidderi*, que fue dominante (Tabla 8).

El número de parásitos autogénicos y alogénicos varió a lo largo de las localidades, siendo mayor el número de especies alogénicas con un 59%, y similarmente, las especies generalistas con un 59.75%.

Las especies de hospederos translocados, es decir, *H. bimaculata*, *P. gracilis*, *Oreochromis spp.* y *C. cyanoguttatus* (Tabla 4 y 6-8) no mostraron especies de parásitos especialistas, y su especie dominante de acuerdo al índice de Berger-Parker fue en todas, a excepción de *H. bimaculata*, una especie de parásito exótica.

Las especies de hospederos *Xiphophorus sp.*, *G. atripinnis*, *C. labridens* (Tabla 8) fueron las únicas especies que sólo presentaron parásitos nativos en todas las combinaciones con las localidades en que fueron colectados.

En *P. mexicana* solo en tres localidades se presentaron únicamente especies nativas, en dos no se encontraron parásitos, y en el resto, hubo presencia de especies exóticas, por lo cual, fue el hospedero en que hubo mayor incidencia de especies exóticas con seis localidades positivas. Santa Catarina fue para este hospedero, la localidad con mayor riqueza; cinco especies, y en la cual no hubo presencia de especies exóticas (Tabla 5).

El índice de Berger-Parker presentó valores muy altos en la mayoría de las localidades, solo cinco puntos de muestreo: Puente Ojo de Agua, Micos, Rascón, Cueva Chica y Cueva Tinaja presentaron valores de este índice igual o menor a 0.5, indicando dominancia equilibrada de la riqueza de las especies, la característica compartida entre estos sitios fue la presencia de *A. mexicanus* y en tres localidades la especie dominante fueron tremátodos.

En total, en 15 combinaciones de localidad/hospedero fueron reportadas especies de parásitos exóticos. En las localidades donde estuvo presente *C. formosanus*, la dominancia fue cercana a uno, pero cuando estuvieron presentes otras especies de

parásitos exóticos, la dominancia fue compartida, como por ejemplo, en *H. bimaculata* de Canal después de Taxhido (Tabla4) en que también estuvieron *B. acheilognathi* y *L. cyprinacea* y la dominancia fue de 0.3 para cada una. Así mismo, ocurrió con *L. cyprinacea* en las localidades donde se registró, tal es el caso de *P. mexicana* en Geiser, cuya dominancia fue la misma que con la especie de céstodo exótico, *B. acheilognathi*.

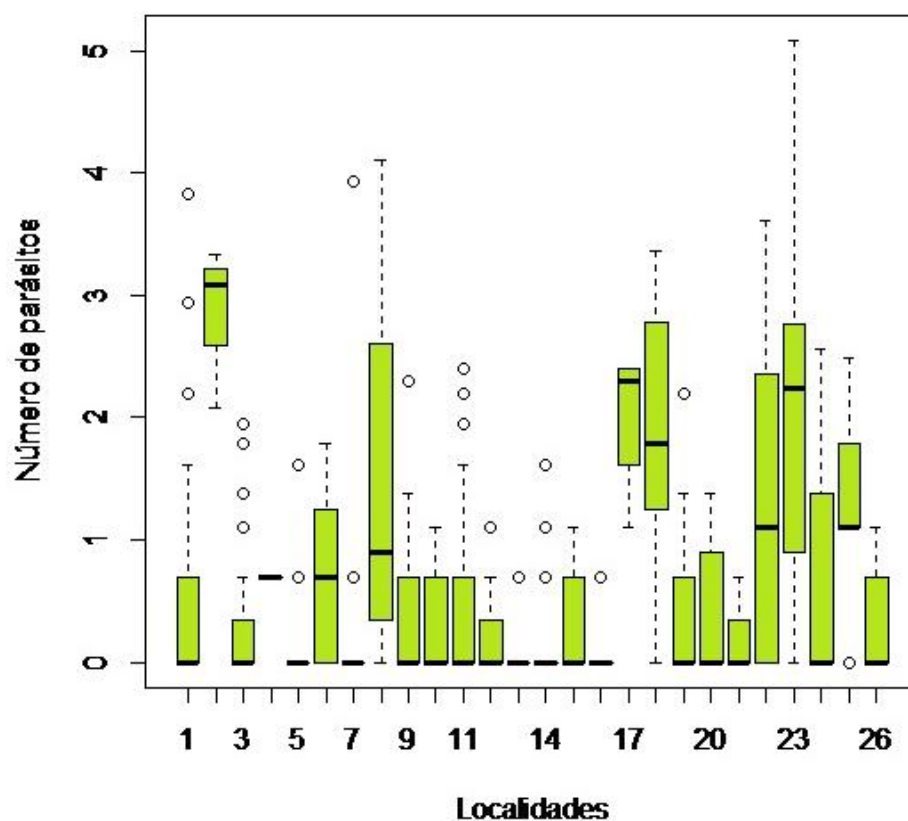


Figura 6. Número de parásitos por localidad.

Tabla 3. Características de las comunidades componentes de parásitos de *Astyanax*.

	Localidades																	
	GUE	POA	SAB	AXT	AGU	DPR	ORM	CAN	VER	TAM	MIC	RAS	OAS	CHI	PAC	TIN		
Hospederos examinados	1	7	10	3	19	1	1	2	8	16	18	15	7	11	5	5		
	N	N	N	N	N	N	T	N	N	T	N	E	N	N	N	N	N	
Número total de especies de parásitos	2	3	4	2	3	1	0	1	1	7	6	1	2	3	1	2	2	4
Especies generalistas	1	1	3	0	2	0	0	0	-	6	5	1	-	-	-	-	0	2
Especies especialistas	1	2	1	2	1	1	0	1	-	1	1	0	-	-	-	1	2	2
Especies alogénicas	1	2	1	0	-	0	0	0	-	3	-	1	-	2	0	0	0	1
Especies autógenicas	1	1	3	2	1	1	0	1	-	1	1	0	-	1	1	2	2	3
Número de individuos helmintos	2	11	13	55	90	50	0	2	4	771	454	317	6	13	1	18	35	20
Índice Berger-Parker	0.5	0.3	0.8	0.94	0.97	1	-	1	1	0.41	0.6	1	0.5	0.3	1	0.5	0.6	0.5
Especie dominante	MON1/SPI	SSO	TREM	CRY	URO	MON	-	RMEX	NEM	CFOR	PMIN	CFOR	TREM	PMIN	RMEX	PNE	MON2	GYR

T: todas, N: nativas, E: exóticas. Se omitió la columna T cuando solo hubo especies nativas o parasitas, así mismo se omitieron las columnas N y E en las cuales no se registraron individuos.

Tabla 4. Características de las comunidades componentes de parásitos de *H. bimaculata*

	Localidades											
	5	ARG		CDT7		GEI7		GEI8		CDT8		ARR
Hospederos analizados		27		7		17		30		14		4
		N	E	N	E	E	N	E	N	E	N	
Número total de especies de helmintos		2	2	1	3	1	2	1	1	2	1	
Especies generalistas		2	2	-	3	1	-	1	-	2	-	
Especies especialistas		0	0	-	0	0	-	0	-	0	-	
Especies alogénicas		2	1	1	2	0	1	0	1	0	-	
Especies autogénicas		0	1	0	1	1	1	1	0	2	-	
Número de individuos helmintos		2	6	1	3	2	8	8	1	13	63	
Índice Berger-Parker		0.5	0.6	1	0.3	1	0.75	1	1	0.53	1	
Especie dominante		EU5/PLE1	CFOR	PLE1	BAC/LER/CFOR	LER	88 107 01	LER	NEAS	BAC	90 13 01	

N: nativas, E: exóticas

Tabla 5. Características de las comunidades componentes de parásitos de *P. mexicana*

	Localidades												
	ARG	CDT7	GEI7	GEI8	CDT8	POA	LLA	SCA	TUL	SAN	LAB		
Hospederos analizados	2	2	32	3	2	7	15	16	16	8	8		
	N/E	E	N	E	N/E	E	N	E	N	E	E	N	
Número total de especies de helmintos	0	1	2	1	0	1	4	2	5	2	1	2	2
Especies generalistas	0	1	1	1	0	1	-	2	0	-	1	2	-
Especies especialistas	0	0	1	0	0	0	-	0	4	-	0	0	-
Especies alogénicas	0	0	1	0	0	1	-	-	3	1	1	-	
Especies autogénicas	0	1	1	1	0	0	1	1	3	2	0	1	-
Número de individuos helmintos	0	6	48	9	0	1	11	3	108	4	2	2	3
Índice Berger-Parker	-	1	0.93	1	-	1	0.36	0.6	0.6	0.75	1	0.5	0.66
Especie dominante	-	BAC	PMIN	LER	-	CFOR	TREM?	CFOR	RXI	PCA	CFOR	MET/LER	91.23.01

N: nativas, E: exóticas

Tabla 6. Características de las comunidades componentes de *Poeciliopsis* y *Pez 1*

Especie hospedero	<i>Poeciliopsis spp.</i>						<i>Pez 1</i>
	GEI7	ARG	POA	AGU	DPR	ORM	PGU
Localidades							
Hospederos analizados	5	7	1	10	8	15	19
	E	E	N/E	N/E	E	N/E	N
Número total de especies de helmintos	2	1	0	0	1	0	2
Especies generalistas	2	1	0	0	1	0	22
Especies especialistas	0	0	0	0	0	0	146
Especies alogénicas	0	0	0	0	0	0	1
Especies autogénicas	2	1	0	0	1	0	1
Número de individuos helmintos	2	1	0	0	1	0	168
Índice Berger-Parker	0.5	1	-	-	1	-	0.86
Dominante	LER/BAC	LER	-	-	BAC	-	RU

N: nativas, E: exóticas

Tabla 7. Características de las comunidades componentes de parásitos de *Oreochromis spp.*

	Localidades								
	TAX7		GEI7	CDT7	TAX8	ARG	CDT8	LLA	AGU
Hospederos analizados	19		1	10	17	9	6	1	6
	N	E	N/E	N/E	E	N/E	N/E	N/E	N
Número total de especies de helmintos	1	1	0	0	1	0	0	0	1
Especies generalistas	0	1	0	0	1	0	0	0	-
Especies especialistas	1	0	0	0	0	0	0	0	-
Especies alogénicas	-	1	0	0	1	0	0	0	-
Especies autógenicas	-	0	0	0	0	0	0	0	-
Número de individuos helmintos	1	15	0	0	2	0	0	0	1
Índice Berger-Pa	1	1	-	-	1	-	-	-	1
Dominante	NEM1	CFOR	-	-	CFOR	-	-	-	NEM

N: nativas, E: exóticas

Tabla 8. Características de las comunidades componentes de parásitos de *C. cyanoguttatum*, *C. labridens*, *Xiphophorus sp.* y *G. atripinnis*

Localidades	<i>C. cyanoguttatum</i>	<i>C. labridens</i>	<i>Xiphophorus sp.</i>			<i>G. atripinnis</i>
	TAX8	SAB	GUE	SAB	GEI7	AZU
Hospederos analizados	26	1	3	2	1	30
	E	N	N	N	N	N
Número total de especies de helmintos	1	1	1	1	0	1
Especies generalistas	1	0	-	-	0	1
Especies especialistas	0	1	-	-	0	0
Especies alogénicas	1	0	-	-	0	1
Especies autogénicas	0	1	-	-	0	0
Número de individuos helmintos	90	9	1	4	0	1
Índice Berger-Parker	1	1	1	1	0	1
Especie dominante	CFOR	RKID	TREM	PRO	HIR	CON 1

N: nativas, E: exóticas

Análisis de similitud entre localidades

El análisis de similitud obtenido mediante los índices de Jaccard y Sorensen con información de presencia-ausencia de especies, arrojó resultados parecidos en ambos dendogramas y coeficientes de correlación cercanos a uno, lo que nos indica fuerte asociación entre las localidades (figuras 7 y 8). En el caso de los sitios de Canoas, Oasis y Vereda, comparten la presencia de *R. mexicana*, una especie altamente específica, además, tienen el mismo hospedero, *A. mexicanus* y geográficamente son las localidades más cercanas entre sí. Otra asociación que también puede ser explicada por la presencia de una especie específica, es Axtla de Terrazas y Cueva Chica, en que ambas comparten al nematodo *P. neocaballeroi*, específico de *A. mexicanus* y dos especies más en simpatria con este último, reportadas en el Lago de Catemaco (Salgado-Maldonado, 2006). En el caso de Rascón, Guerita y Paso de Guillermo, la larva de nematodo *Spiroxys sp.* fue común en las tres, aunque no compartieron el hospedero, ya que se trata de una especie generalista reportada en al menos 54 especies de peces (Caspeta-Mandujano, 2009).

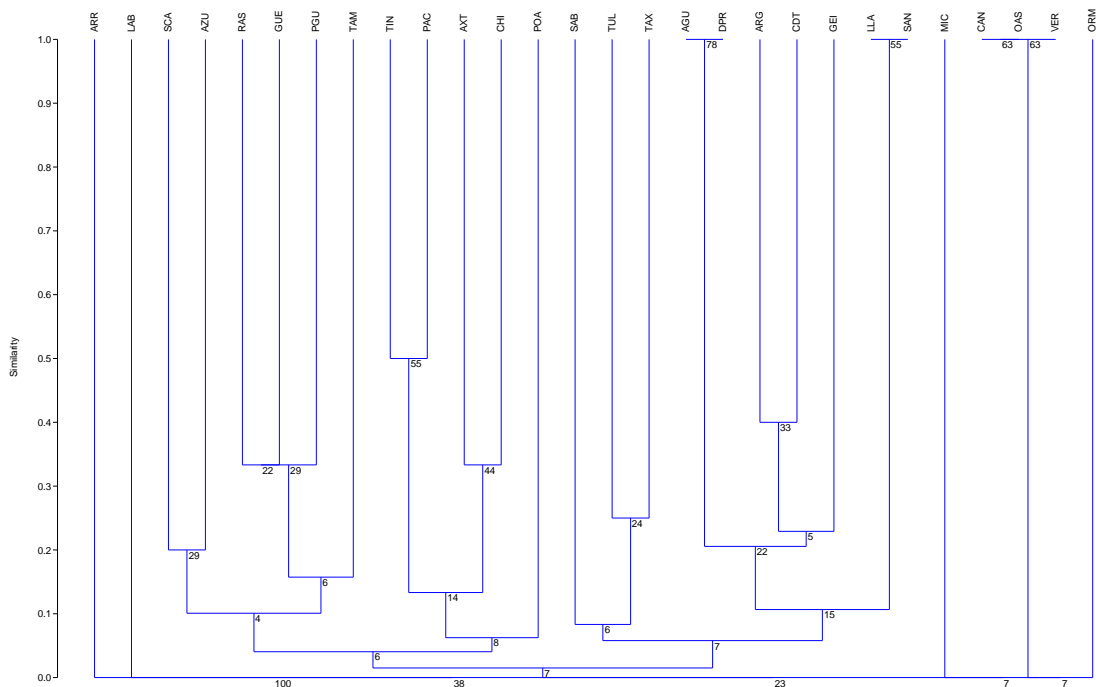


Figura 7. Dendrograma de similitud desarrollado con el índice de Jaccard. Basado en datos de presencia-ausencia de especies parásitas por cada localidad. Coeficiente de correlación cofenético: 0.9201.

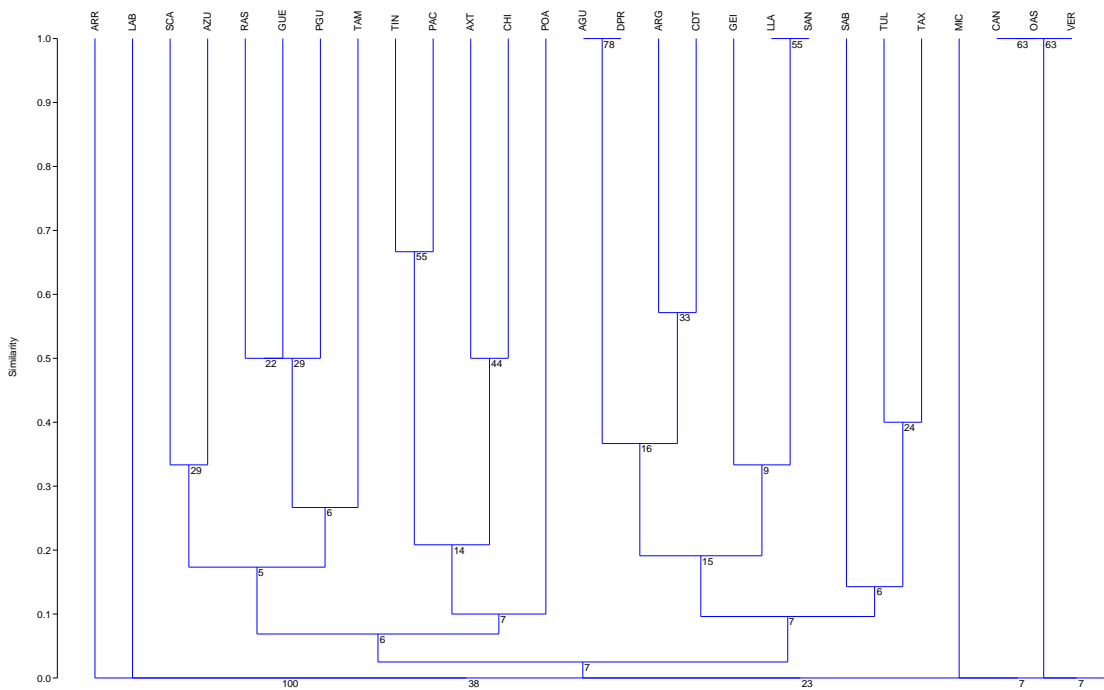


Figura 8.Dendrograma de similitud obtenido con el índice de Sorensen. Coeficiente de correlación cofenético: 0.8555.

Comparación entre la riqueza regional y local de helmintos parásitos

El área de estudio, la cuenca del Pánuco, es una región con límites geográficos marcados que a su vez demarcan los límites que existen en los cuerpos de agua, se asume que esta región tiene ciertas características geológicas, evolutivas y ecológicas más similares que en comparación con regiones vecinas (Abell *et al*, 2009), como el tiempo de colonización. Por lo tanto, se planteó la hipótesis de que la riqueza de la comunidad local es dependiente de la riqueza de la comunidad regional, es decir, la riqueza regional conocida establece los límites para cualquier pool local de la región.

Con base en esta premisa, se buscó identificar las comunidades saturadas o no saturadas de especies, es decir, cómo la riqueza regional se relaciona o predice a la riqueza local. Esto es posible debido a que los parásitos de peces son uno de los grupos con mayor conocimiento hasta el momento, y ésta es una zona con gran cantidad de

estudios. La riqueza regional está basada en todos los registros publicados hasta la fecha y los nuevos registros que se añaden con el presente estudio.

Los análisis se llevaron a cabo con una prueba de ANOVA, para aquellas localidades con más de tres especies de hospederos, estas fueron: Geiser, Canal después de Taxhido 7 y 8, los Arcos del Geiser, el Sabinal y Aguacate.

En la localidad de Geiser fue en la única en que identificamos una diferencia significativa ($p=0.02$), mientras que la mayor predictibilidad fue para el Sabinal, ($R^2=0.89$), aunque no fue significativa.

Estos resultados nos indican que probablemente las comunidades no están saturadas, sin embargo, en muchos de estos sitios la riqueza esperada se alejó de la observada, pudiendo inferir con nuestros resultados al no coleccionar un mayor porcentaje de riqueza.

Análisis de las infracomunidades de parásitos

Las infracomunidades fueron comparadas en todas las combinaciones de hospedero-localidad, y los resultados de la riqueza de especies, el número de helmintos y la diversidad variaron notablemente entre cada sitio donde se registró la misma especie. El índice Brillouin correspondió a los resultados de la comunidad componente, en relación a una diversidad de cero, frente a una dominancia de Berger-Parker cercana a uno, o bien, en los sitios donde no se colectaron parásitos para la especie de hospedero en cuestión. El número de especies por pez varió en un rango de cero a cuatro, y el número de parásitos por pez, de cero a 161.

Tabla 9. Características de las infracomunidades de parásitos de *Astyanax mexicanus*

Localidad	Tamaño de la muestra	Número promedio de especies \pm SD (rango)	Número promedio de helmintos \pm SD (rango)	Índice de Brillouin
Chica	11	1 \pm 0.89 (0-2)	1.90 \pm 2.02 (0-5)	0.6
Pachón	5	1.4 \pm 0.54 (1-2)	7 \pm 3.74 (2-10)	0.56
Tinaja	5	1.6 \pm 1.34 (0-3)	4 \pm 4.3 (0-11)	0.83
Canoas	2	1	1	0
Vereda	8	0.5 \pm 0.75 (0-2)	0.37 \pm 0.51 (0-1)	0
Tambaca	16	2.23 \pm 1.48 (0-4)	33.64 \pm 53.84 (0 – 161)	0.77
Micos	18	0.25 \pm 0.44 (0-1)	0.25 \pm 0.44 (0-1)	0
Oasis	7	0.14 \pm 0.37 (0-1)	0.14 \pm 0.37 (0-1)	0
Rascón	15	0.53 \pm 0.63 (0-2)	0.93 \pm 1.22 (0-3)	0.73
Puente Ojo de Agua	7	0.57 \pm 1.13 (0-3)	1.57 \pm 3.04 (0-8)	0.85
Axtla de Terrazas	3	1.66 \pm 0.57 (1-2)	18.33 \pm 10.26 (7-27)	0.07
El Sabinal	10	0.5 \pm 0.97 (0-3)	1.1 \pm 2.8 (0-9)	0.69
Aguacate	19	0.47 \pm 0.51 (0-1)	4.73 \pm 10.76 (0-45)	0
Después Presa Realito	1	1	50	0
Organitos-Mezquital	1	0	0	0

Tabla 10. Características de las infracomunidades de parásitos de *P. mexicana*, *H. bimaculata* y *P. gracilis*.

Especie hospedero	Localidad	Tamaño de la muestra	Número promedio de especies \pm SD (rango)	Número promedio de helmintos \pm SD (rango)	Índice de Brillouin
<i>P. mexicana</i>	GEI7	33	0.81 \pm 0.24 (0-2)	1.78 \pm .78 (0-10)	0.55
	CDT7	2	0.50 \pm 0.97 (0-1)	3 \pm 5.87 (0-6)	0
	ARG8	2	0	0	0
	CDT8	2	0.5 \pm 0.70 (0-1)	0.5 \pm 0.70 (0-1)	0
	GEI8	3	0	0	0
	POA	7	0.57 \pm 1.13 (0-3)	1.57 \pm 3.04 (0-8)	0.97
	LLA	15	0.06 \pm 0.25 (0-1)	0.06 \pm 0.25 (0-1)	0.36
	SCA	16	1.12 \pm 1.20 (0-4)	6.75 \pm 10.63 (0-36)	1.03
	TUL	16	0.25 \pm 0.44 (0-1)	0.31 \pm 0.60 (0-2)	0.86
	SAN	8	0.25 \pm 0.46 (0-1)	0.25 \pm 0.46 (0-1)	0.34
	LAB	8	0.25 \pm 0.46 (0-1)	0.37 \pm 0.74 (0-2)	0.36
	<i>H. bimaculata</i>	GEI7	17	0.11 \pm 0.15 (0-1)	0.11 \pm 0.15 (0-1)
CDT7		7	0.57 \pm 0.58 (0-2)	0.57 \pm 0.58 (0-2)	0.79
ARG8		27	0.14 \pm 0.36 (0-1)	0.29 \pm 0.84 (0-4)	0.84
CDT8		14	0.5 \pm 0.65 (0-2)	1 \pm 1.56 (0-5)	0.72
GEI8		30	0.33 \pm 0.54 (0-2)	0.5 \pm 1.16 (0-6)	0.93
ARR		4	0.75 \pm 0.5 (0-1)	15.75 \pm 29.51 (0-60)	0
<i>P. gracilis</i>		GEI7	5	0.40 \pm 0.48 (0-1)	0.40 \pm 0.48 (0-1)
	ARG8	7	0.14 \pm 0.37 (0-1)	0.14 \pm 0.37 (0-1)	0
	POA	1	0	0	0
	AGU	10	0.1 \pm 0.31 (0-1)	0.2 \pm 0.63 (0-2)	0
	DPR	3	0.33 \pm 0.57 (0-1)	0.33 \pm 0.57 (0-1)	0

Tabla 11. Características de las infracomunidades de parásitos de *Oreochromis spp.*, *Xiphophorus sp.*, *Pez 1*, *G. atripinnis*, *C. cyanoguttatum* y *C. labridens*

Especies hospederos	Localidad	Tamaño de la muestra	Número promedio de especies \pm SD (rango)	Número promedio de helmintos \pm SD (rango)	Índice de Brillouin
<i>Oreochromis spp.</i>	TAX7	19	0.21 \pm 0.18 (0-1)	0.88 \pm 0.87 (0-6)	0.17
	GEI7	1	0	0	0
	CDT7	13	0	0	0
	TAX8	15	0.25 \pm 0.06 (0-1)	0.13 \pm 0.51 (0-2)	0
	ARG8	9	0	0	0
	CDT8	6	0	0	0
	LLA	1	0	0	
	AGU	6	0.16 \pm 0.40 (0-1)	0.16 \pm 0.40 (0-1)	0
<i>Xiphophorus sp.</i>	GEI7	1	1	1	0
	SAB	2	1.5 \pm 0.70 (1-2)	2 \pm 1.41 (1-3)	0
Pez 1	PGU	19	1.05 \pm 0.4 (0-2)	8.84 \pm 8.62 (0-25)	0.34
<i>G. atripinnis</i>	AZU	30	0.1 \pm 0.3 (0-1)	0.2 \pm 0.72 (0-2)	0
<i>C. cyanoguttatum</i>	TAX8	26	0.73 \pm 0.45 (0-1)	3.46 \pm 3.73 (0-12)	0
<i>C. labridens</i>	SAB	1	1	9	0

Especies de parásitos introducidos en poblaciones de peces de agua dulce en la cuenca del Pánuco.

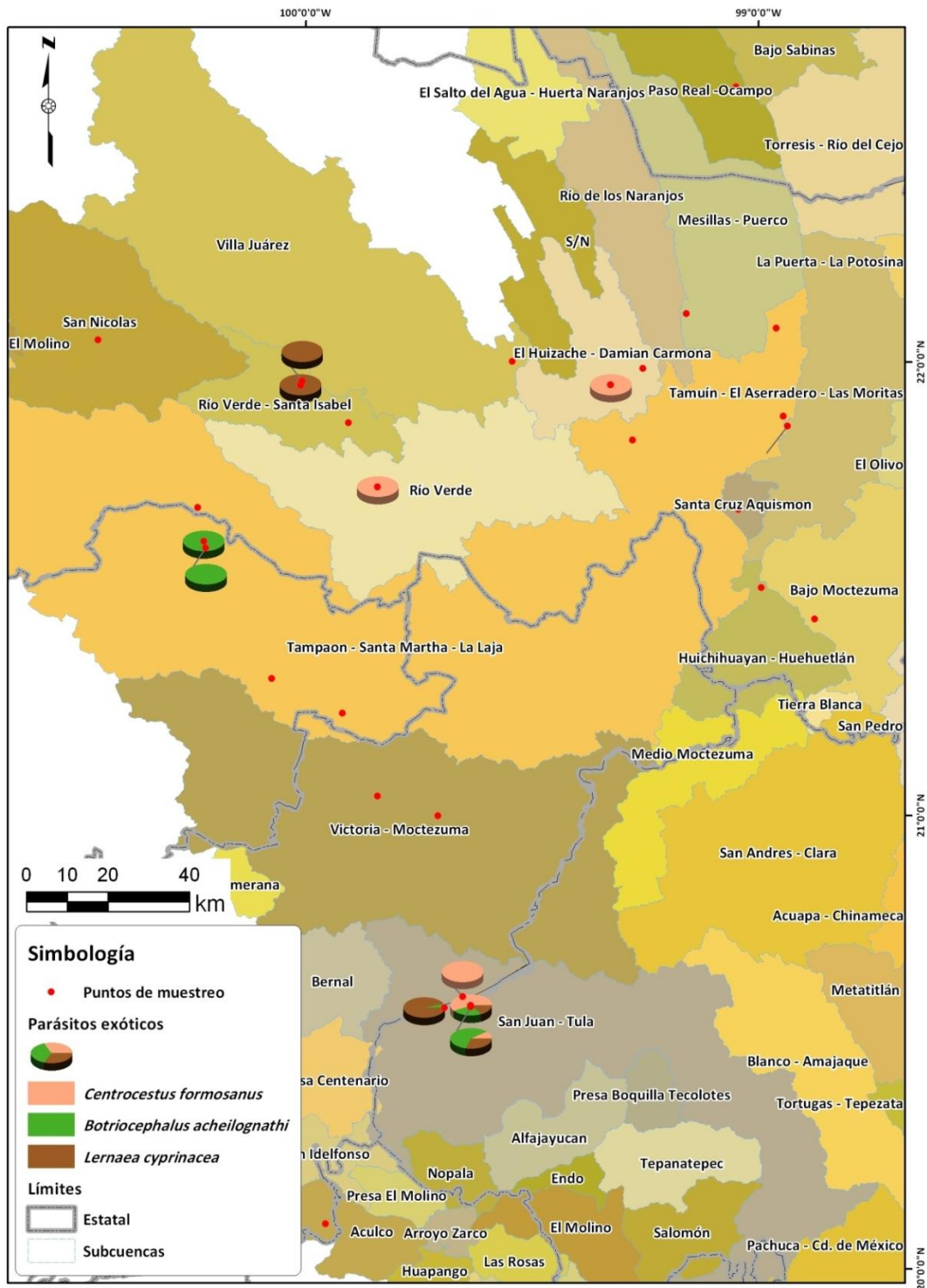


Figura 9. Mapa de presencia y abundancia de especies de parásitos introducidos en la Cuenca del Pánuco.

Lernaea cyprinacea

Es un copépodo llamado gusano ancla, que pertenece a la familia Lernaeidae. Comúnmente parasita peces de agua dulce, causando la enfermedad conocida como lerneosis. La especie más común de lerneas es *L. cyprinacea*, la cual ha sido ampliamente introducida en diversas regiones, por lo que ha sido reportada en África, Asia, Europa y América (Durham *et al*, 2002). Es una especie notablemente generalista, ha sido registrada en al menos 100 especies de peces, de 25 familias y 10 ordenes (Kabata,1999). En México los únicos reportes publicados han sido de *L. elegans*, en la cuenca del Lerma, y en el Pánuco en *A. mexicanus*, *P. mexicana* y *A. sallei* (Pineda *et al*, 2009).

El ciclo de vida tiene nueve estadios, que incluyen tres naupliars de vida libre, cinco estadios copépodos y un estadio adulto. Después de ocurrir el apareamiento entre machos y hembras adultos, el macho muere y la hembra sufre una metamorfosis, posteriormente introduce la parte anterior de su cuerpo en el tejido del hospedero, mientras que el resto del cuerpo queda en contacto con el agua y luego produce huevos (Lester y Hayward, 2006).

El efecto conocido de muchos parásitos copépodos en peces es debido a que se alimentan de la mucosa, el tejido y la sangre, que hace más susceptible al pez a otras enfermedades.

La identificación morfológica se llevó a cabo con la medición de parámetros de la morfología de la región cefálica, el abdomen, las prominencias pregenitales y los sacos ovígeros.

Del total de 29 localidades muestreadas en este estudio, *L. cyprinacea* fue encontrada en cinco localidades (Figura 9) parasitando a tres especies de peces, uno de los cuales *P. mexicana* es una especie nativa, y los dos restantes *P. gracilis* y *H. bimaculata* son especies translocadas.

La prevalencia e intensidad de la infección variaron entre las especies de peces y las localidades. La mayoría de los peces infectados solo tuvieron un individuo parásito, con

una intensidad promedio de todas las especies de peces de 1.07 +/- 0.31 (Tabla 12). Del total de 30 *Lernaea* colectados, el 73% estaba sujeto a la mitad anterior del cuerpo del pez por ejemplo, en branquias, ojos y aletas, mientras que el resto estaba en la mitad posterior.

Tabla 12. *L. cyprinacea*.

Localidad	Hospedero	PP/PE	Prevalencia (%)	NTP	IP ± SD
Geiser 87	<i>Heterandria bimaculata</i>	2/17	11.8	2	1
Geiser 87	<i>Poecilia mexicana</i>	8/33	24.2	12	1.5 ± .46
Geiser 87	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1/5	20.0	1	1
Canal después Taxhido 87	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/7	14.3	1	1
Arcos Geiser 88	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1/7	14.3	1	1
Canal después Taxhido 88	<i>Heterandria bimaculata</i>	5/14	35.7	6	1.2 ± .44
Geiser 88	<i>Heterandria bimaculata</i>	4/15	26.7	8	2
San Antonio 91	<i>Poecilia sp.</i>	1/8	12.5	1	1
Llanitos 91	<i>Poecilia sp.</i>	1/13	7.7	1	1

PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio(IP) seguida de la desviación estándar (SD).

Respecto a la morfología de estos parásitos, encontramos una enorme variabilidad de la región cefálica, sin mostrar algún patrón respecto al hospedero o la localidad. Por tal, estamos llevando a cabo la identificación molecular de este especie con marcadores antes reportados para la misma, que nos permitan corroborar nuestros resultados y compararlos con las *L. cyprinacea* reportadas para otras partes del mundo.

En el análisis estadístico, mostró una fuerte asociación hacia la especie (P-value: 3.7e-05) y en menor grado hacia la localidad (P-value: 0.018).

Bothriocephalus acheilognathi

Este céstodo principalmente parasita peces de la familia Cyprinidae. El hospedero natural y el origen geográfico es la carpa *Ctenopharyngodon idellus* del río Amur (Yamaguti, 1934). En Europa hubo introducción de estos peces que infectaron a los peces nativos, estas introducciones han sido muy comunes debido a que esta carpa se utiliza para la acuicultura y el control de hierbas. El hospedero definitivo adquiere este cestodo al ingerir el copépodo ciclopedo que lleva la larva infectiva. Estos copépodos a su

vez se parasitan al ingerir la larva coracidium que eclosionó de los huevos expulsados de las heces de los peces.

La introducción de este cestodo se ha registrado en todos los continentes excepto en la Antártica. Este cestodo puede causar serios daños cuando tiene niveles de infección altos, como abrasión intestinal y desintegración, la pérdida y separación de los microvellos intestinales y enterocitos, bloqueo y perforación del tracto intestinal, adelgazamiento y anemia en infecciones crónicas, disminución en la producción de enzimas intestinales, hepáticas y pancreáticas, fatiga muscular, disminución en el contenido de hemoglobina, debilidad en la capacidad de nado e infecciones bacterianas secundarias (Hoffman, 1980; Paperna, 1996).

Este cestodo se introdujo en México en 1965, con la carpa herbívora *C. idellus* (López Jiménez, 1981). Desde esa fecha ha infectado especies de peces nativos y endémicos. *B. acheilognathi* es el helminto parasitando el mayor número de especies de peces en la cuenca del Balsas y en la cuenca Lerma-Chapala (Salgado-Maldonado *et al*, 2001; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003).

Se encontró en un total de seis localidades (figura 9), parasitando a dos especies translocadas y una nativa. En el modelo lineal generalizado mostró una asociación significativa hacia la localidad (p-value: 0.01), el peso (p-value: 0.03) y la interacción de la especie con la localidad (p-value: 0.006).

Tabla 13. *B. acheilognathi*.

Localidad	Hospedero	PP/PE	Prevalencia (%)	NTP	IP
Geiser 87	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1/5	20.00	1	1
Canal después Taxhido 87	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/7	14.29	1	1
Canal después Taxhido 87	<i>Poecilia mexicana</i>	1/2	50.00	6	6
Arcos Geiser 88	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/27	3.70	2	2
Canal después Taxhido 88	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/7	14.29	7	7
Aguacate 92	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1/5	20.00	2	2
Después Presa Realito 92	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1/3	33.33	1	1

PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio (IP).

Centrocestus formosanus

Es una especie distribuida naturalmente en Asia, posteriormente se reportó en América en 1958, en las islas de Hawaii. *Centrocestus formosanus* tiene como primer hospedero intermediario a *M. tuberculata*, mientras que peces y ranas son los siguientes hospederos. El desarrollo de la metacercaria en las agallas de los peces causa cambios patológicos, y en algunos casos puede provocar la muerte de estos hospederos. Los parásitos adultos han sido reportados naturalmente en aves como *Butorides striatus*, *Bubulcus ibis coromandus* y *Nycticorax nycticorax*, y en mamíferos (Alves y Lane, 2010).

Esta especie se registró cinco especies de hospederos y en un total de siete localidades (figura 9). La mayor intensidad parasitaria fue en hospederos de *O. mossambicus* y *C. cyanoguttatum*.

El modelo lineal generalizado que se hizo para esta especie, sólo mostró una asociación hacia la especie (P-value: 2e-16), la cual es significativa.

Tabla 14. *Centrocestus formosanus*.

Localidad	Hospedero	PP/PE	Prevalencia (%)	NTP	IP ± SD
Taxhido 87	<i>Oreochromis mossambicus</i>	3/19	15.8	15	5 ± 1.5
Canal después Taxhido 87	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/7	14.3	1	1
Taxhido 88	<i>Cichlasoma cyanoguttatum</i>	10/13	76.9	90	9 ± 3.63
Taxhido 88	<i>Oreochromis mossambicus</i>	1/15	6.7	2	2
Arcos Geiser 88	<i>Heterandria bimaculata</i>	1/27	3.7	4	4
Canal después Taxhido 88	<i>Poecilia mexicana</i>	1/2	50.0	1	1
El Tule 91	<i>Poecilia mexicana</i>	1/16	6.3	2	2
Tambaca 1	<i>Astyanax mexicanus</i>	1/4	25.0	19	19

PP/PE: peces parasitados/peces examinados; NTP: número total de parásitos; intensidad promedio (IP) seguida de la desviación estándar (SD).

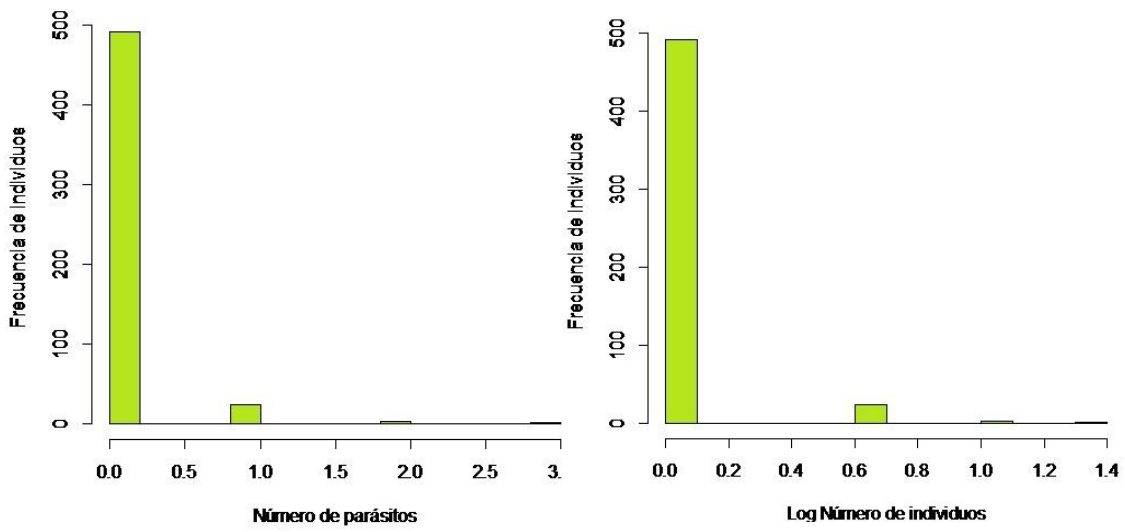


Figura 10. Histograma de la frecuencia de distribución de *L. cyprinacea* en los hospederos analizados.

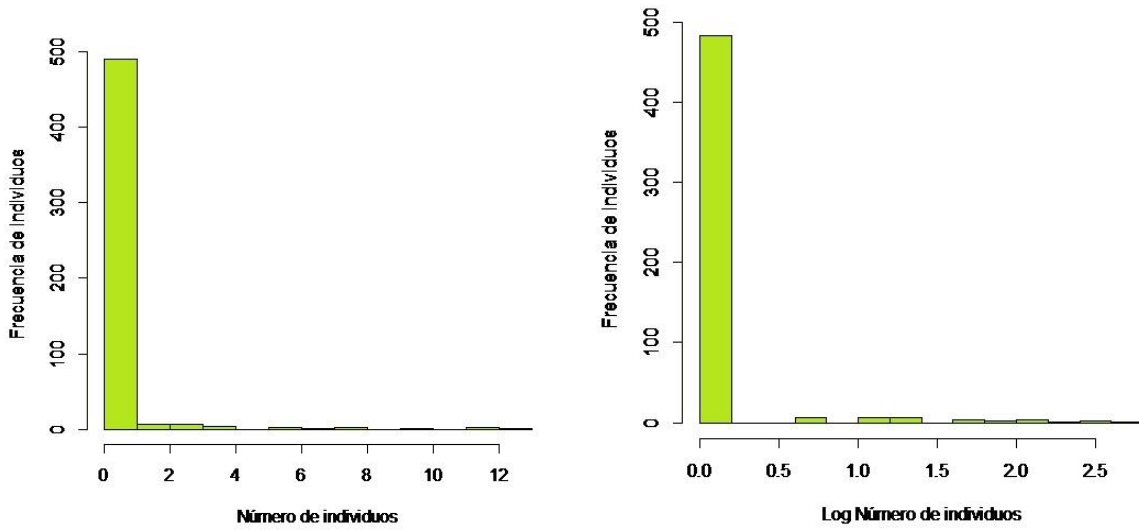


Figura 11 . Histograma de la frecuencia de distribución de *C. formosanus* en los hospederos analizados.

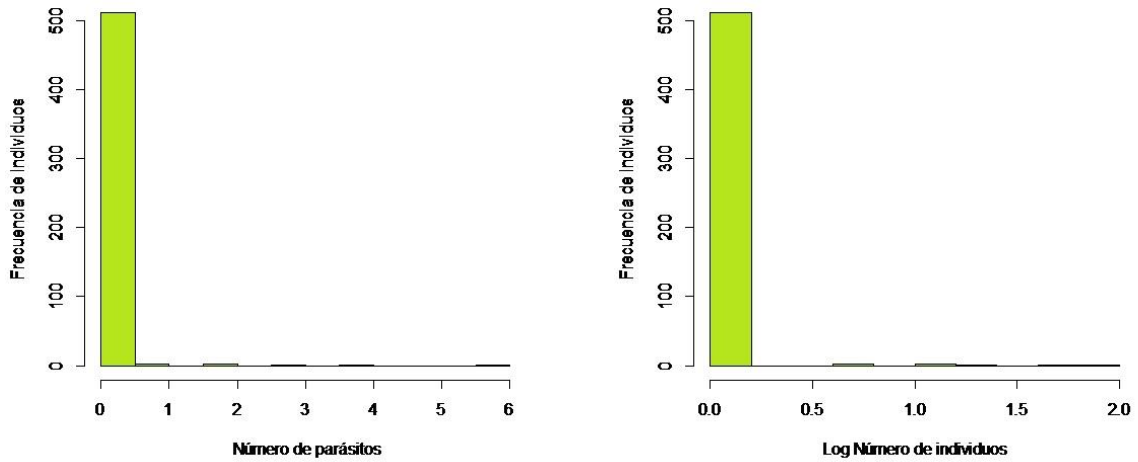


Figura 12. Histograma de la frecuencia de distribución de *B. acheilognathi* en los hospederos analizados.

DISCUSIÓN

La riqueza regional

La riqueza de parásitos de peces de agua dulce en el Pánuco hasta el 2004 (Salgado-Maldonado *et al*, 2004) se estimó en 31 especies distribuidas en 17 especies de peces. En nuestro estudio encontramos un total de 29 especies de parásitos en 10 especies de peces, de las cuales se comparten 17 especies de parásitos con el estudio anterior, el resto corresponden a nuevos registros, nuevas especies o bien, grupos como los copépodos que no se contemplaron en el estudio previo.

El esfuerzo de muestreo, las artes de pesca y la estacionalidad de las colectas, son factores que pudieran afectar cualquier comparación entre ambos estudios. Así mismo, estos factores pueden sesgar la información obtenida sobre la riqueza real de las especies, ya que en la mayoría de las curvas de acumulación no se alcanzó la riqueza esperada

La riqueza que de parásitos observada fue baja en relación con zonas de México más cercanas a los trópicos, pudiéndose observar un patrón de riqueza que se incrementa de norte a sur del país, así como un componente de origen neártico al norte y neotropical al sur (Quiroz-Martínez y Salgado-Maldonado, 2013).

Los grupos de parásitos encontrados de tremátodos y nemátodos, fueron los más diversos y con mayor abundancia. Respecto a la proporción de parásitos en estado larvario, se registró un 61%, en relación al 42% antes reportado para esta área (Salgado-Maldonado *et al*, 2004). Este porcentaje, es debido al gran número de especies generalistas cuyo hospedero intermediario son los peces.

Así mismo, la frecuencia de parásitos en sus hospederos, siguió la tendencia esperada, es decir, una alta intensidad parasitaria en pocos hospederos, y la mayoría de los hospederos tienen pocos o ningún parásito (Luque y Poulin, 2008).

Algunas especies fueron raras en las colectas, es decir, tuvieron un porcentaje menor al 10% de prevalencia, sin embargo, no implica la ausencia de un efecto sobre su

hospedero, ya que no siempre es necesaria una alta intensidad parasitaria para provocar un daño importante o un cambio conductual (Poulin, 2011).

Fueron identificadas cuatro de las cinco especies de *Rhabdochona* reportadas para el Pánuco (Caspeta, 2009). La especie que no se registró, fue *R. canadensis*, la cual sólo se ha extraído de especies de ciprínidos, los cuales no fueron encontrados en los muestreos de este estudio.

Dos especies de helmintos han sido reportadas exclusivamente para el Pánuco; *P. aguirrepequeno* y *R. xiphophori* (Salgado-Maldonado *et al*, 2004), en este trabajo, identificamos a este último, parasitando *P. mexicana* en la localidad de Santa Catarina, la cual constituyó el área más conservada para este hospedero. Con esto, podemos inferir que son especies de parásitos indicadoras de un buen estado de conservación del sistema.

Los nemátodos en estado larvario y las metacercarias no fueron identificados hasta especie, porque carecen órganos diferenciados sexualmente, por ejemplo las larvas de nemátodos de *Spiroxys sp.* y *Contracaecum sp.*, los cuales podrían ser ligados a su estado adulto mediante estudios moleculares. Al menos para *Contracaecum sp.* existen secuencias publicadas de especies en estado adulto colectadas en aves y mamíferos piscívoros (Shamsi *et al*, 2009; Zhu *et al*, 2001). También, existe la posibilidad de llevar a cabo artificialmente el ciclo de vida de estos parásitos, como se ha hecho con otras especies (Moravec y Vargas-Vázquez, 1996).

El nemátodo *Eustrongylides sp.* presentó una baja prevalencia, debido quizás a que se encontró en un hospedero paraténico (Moravec, 1998); *H. bimaculata*, lo que implica una menor probabilidad de infectar a la especie.

Los monogéneos parásitos encontrados son considerados especialistas, esto se debe posiblemente a su ciclo de vida directo, su alta tasa de reproducción, o bien, pudiera tratarse de especies crípticas, es decir, que presentan plasticidad fenotípica, mediada por el hospedero y el ambiente en que se encuentran. Por otro lado, los monogéneos son uno de los grupos más difíciles de trabajar, ya que por su tamaño requieren mayor habilidad para colectarse y mejores técnicas de fijación (Pérez *et al*, 2010). Es probable que en este

taxa se genere conocimiento nuevo en los próximos años, ya que se han formado nuevos grupos de trabajo especializados.

Los peces de ambiente de cueva que se analizaron, presentaron una posible especie nueva de *Gyrodactylus*, en la cual se requieren más estudios para determinar si es la misma especie a través de las diferentes cuevas y en el mismo hospedero.

Se analizaron dos especies de peces nativos del Pánuco, *H. labridens* y *Xhiphophorus sp.* las cuales fueron las menos frecuentes en las colectas. Presentaron un parásito específico; *Rhabdochona kidderi* y un tremátodo de la familia Proterodiplostomidae, respectivamente, mientras que este último, no se había reportado previamente en el área.

Ecología de las comunidades

Las especies de *Oreochromis* registraron tres especies de parásitos, una de ellas *C. formosanus*, un parásito introducido, y dos nemátodos que no fue posible identificar. En relación a la riqueza de parásitos registrada en su área de distribución natural, en la cual se han reportado al menos 17 especies para *O. mossambicus* (Madanire-Moyo *et al*, 2012), la riqueza que registró fue baja. Estos resultados sugieren que el escape de sus enemigos naturales, explicado por la “hipótesis de liberación del enemigo”, debido a la extinción de los parásitos después del establecimiento del hospedero o la ausencia de hospederos para completar el ciclo de vida (Torchin *et al*, 2003), pueden ser un factor a favor de su dispersión. Cabe destacar, que poblaciones de *Oreochromis* en áreas de distribución del río Papaloapan, Tabasco y río Ayuquila, han mantenido al menos tres especies de parásitos nativos, quizá porque las condiciones ambientales son más favorables, y parecidas a su área de distribución original. Además, han adquirido gran número parásitos de especies de hospederos cercanos filogenéticamente.

Este fenómeno, es semejante a lo ocurrido en otros estudios efectuados entre ciclidos nativos e introducidos, en los cuales se registró evidencia de transferencia de parásitos entre ambos, es decir, se encontraron monogéneos de los ciclidos introducidos

en los peces nativos y un monogéneo nativo de América parasitando a ciclidos introducidos de África (Jiménez-García *et al*, 2001).

En el comparativo a nivel comunidad componente, *Astyanax* en relación a *Poecilia*, claramente posee características que le permiten no acoplar especies de parásitos exóticos y conservar su diversidad nativa. *Poecilia* sólo en una localidad parece mantenerse estable, ya que es la más diversa, no presenta especies exóticas y si una especie hospedero-específica: *R. kidderi*. Además, *Astyanax* y *Poecilia* se capturaron en el mayor número de localidades respecto a los otros peces, y en algunos sitios ambas coexisten, sin embargo, *Astyanax* mantiene este rasgo, el cual posiblemente este asociado a su capacidad de colonizar ambientes que otros peces no han podido, como las cuevas.

La diversidad de parásitos de *Astyanax*, distribuido también en otras cuencas, incrementa su riqueza de norte a sur, lo que indica una mayor similitud dentro de la misma cuenca que entre cuencas. Esto implica un factor importante en la conformación de la riqueza, es decir, no está solo determinada por la presencia del hospedero, sino también por la distribución del mismo.

Además, esto refuerza la hipótesis de que los patrones de asociación parásito-hospedero raramente se repiten en otras poblaciones de la misma especie de hospedero (Poulin, 2007). Quizá esto es debido a las características biológicas de cada uno de los parásitos, la temporalidad y la estructura poblacional de los hospederos.

El género *Astyanax* junto con las especies de *Gyrodactylus*, son de los grupos que mayor diversificación en conjunto han tenido en América, lo cual puede deberse a que ambos poseen características que les permiten adaptarse a diversos ambientes.

En el caso de *Poecilia*, de acuerdo a Sanaphre (2002), la depauperación de sus poblaciones puede deberse a factores biogeográficos. Sin embargo, considero factores propios de la especie son más relevantes para responder esta pregunta. Una aproximación a esta cuestión, podría realizarse mediante la comparación entre las poblaciones de *Poecilia* y *Astyanax*, las cuales fueron las más contrastantes entre sí.

Otro factor que puede estar implicado en la baja diversidad de *Poecilia* son los efectos de la construcción de embalses, como ha ocurrido en la presa de Zimapán. En comparación con estudios previos realizados en esta zona, de Gutiérrez (2003) y Sanaphre (2002), las abundancias de *Poecilia* y sus parásitos, respectivamente, se han visto disminuidas en comparación con el presente estudio. Esto puede deberse a los efectos de la introducción de *Oreochromis sp.*, y la consecuente alteración del sistema acuático.

Por ejemplo, en otro caso de estudio en la presa la Marina de la Cruz, se mostró que las poblaciones de hospederos tendieron a decaer junto con sus comunidades parasitarias tras su construcción, tal vez porque se redujo el número de probabilidades de los peces de ser comidos por el siguiente hospedero, y toda la cadena trófica se vio afectada, además, se favoreció el establecimiento de especies invasoras (Ricciardi y MacIsaac, 2011).

Los muestreos que se hicieron en la zona del embalse Realito, en la corriente del Río Santa María, corresponden a colectas antes del término de la construcción y activación de la presa, por lo tanto, se esperan efectos sobre las poblaciones nativas que podrían ser medidos y comparados con este estudio. Esto destaca la importancia de realizar investigaciones previas, es decir, antes de que ocurran las invasiones o importantes cambios ambientales, y sobre todo, que estos estudios sean considerados en la toma de medidas que prevengan de un mayor impacto a todo el ecosistema acuático.

En el caso de los análisis a nivel de infracomunidades encontramos patrones similares entre ésta y la comunidad componente, lo cual debe probarse estadísticamente para determinar si es significativa. El estudio de las infracomunidades permitió tener una aproximación más cercana a la estructura y composición parasitaria, ya que cada hospedero constituyó una unidad de muestreo, la cual fue censada por completo y replicada múltiples veces en una misma población y través de varias localidades.

Los parásitos exóticos

En relación a las especies de parásitos introducidas; *L. cyprinacea*, *B. acheilognathiy* *C formosanus*, todas ellas estuvieron asociadas significativamente a ciertos

factores que determinaron su presencia, lo cual es importante, ya que implica un patrón no azaroso en su distribución.

L. cyprinacea y *C. formosanus* tuvieron una amplia distribución y gran número de hospederos, es decir, han sido introducciones exitosas. Además, con un gran potencial de dispersión, el cual puede ser aún mayor en *C. formosanus* al estar asociado sólo a la presencia del hospedero, es decir, el ambiente pudiera no representar un obstáculo para su colonización.

B. acheilognathi aunque tuvo una menor prevalencia, se ha registrado en otras 11 cuencas hidrológicas de México (Quiroz-Martínez, Salgado-Maldonado, 2013). Los factores asociados a su presencia, implican una influencia del peso, la dieta y la estructura poblacional del hospedero, lo cual concuerda con patrones encontrados en otros estudios para endoparásitos (Luque y Poulin, 2008).

La identificación morfológica de *Lernaea*, requiere del uso de técnicas moleculares, ya que los resultados dependen de los caracteres estructurales que cada estudio haya tomado en cuenta y su separación de otras especies, por ejemplo, Harding (1950) utilizó las prominencias pregenitales para distinguir entre especies, mientras que otros autores (Fryer, 1961; Eisen, 1981) no les dan ningún valor taxonómico. Por lo tanto, se propone que esta variabilidad depende de la especie de hospedero (Moreno *et al*, 1981), de tal manera, que se sitúa a *L. cyprinacea* y *L. elegans* como una sinonimia, aunque en revisiones más recientes, como la de Hoffman (1999) las mantienen separadas.

Las identificaciones morfológicas de *C. formosanus* y *B. acheilognathi* atraviesan por disyuntivas similares a las de *Lernaea*. En *B. acheilognathi* mediante trabajos moleculares incluso se han mostrado variaciones de este céstodo a través de diferentes especies de peces (Luo *et al*, 2002).

CONCLUSIONES

El Pánuco es una eco-región altamente diversa y una de las más importantes del país (Aguilar *et al*, sin año) que puede ser considerada una unidad de conservación, ya que los eventos que ocurren a esta escala afectan directa o indirecta los procesos a una escala local. Sin embargo, debido a que es un área relativamente grande, estas unidades pudieran hacerse en niveles jerárquicos inferiores como las subcuencas o microcuencas, en las cuales al identificar las zonas donde los procesos biológicos permanecen relativamente estables y, con base en la funcionalidad de la subcuenca sea posible extenderlo a toda el área.

Es necesario considerar que no todas las comunidades representan toda la riqueza posible en la cuenca, y que no es suficiente con solo enfocarse en una población, sino varias comunidades componentes a lo largo de todo el rango de distribución, por tal, se requiere un visión regional para permitir el intercambio natural de las especies y no provocar comunidades cerradas cuya variabilidad cada vez sea menor y las presiones selectivas cada vez mayores.

Los parásitos pueden ser utilizados como indicadores de la estabilidad de un sistema y de sus hospederos, teniendo sus mayores aplicaciones en la identificación de sistemas alterados por actividades antropogénicas e invasiones biológicas, y el establecimiento de áreas prioritarias para la conservación. Además, pueden dar idea de la distribución de sus hospederos, la conformación de áreas geográficas y la conservación de la estructura trófica.

Las comunidades de parásitos son buenos modelos para probar no sólo la estabilidad del ecosistema en una escala ecológica, sino también, evolutivamente permiten probar ideas sobre la diversificación de sus hospederos, ya que la distribución de estos, determina la presencia de los parásitos.

La información de la biología de los parásitos aún está muy sesgada y es relativamente desconocida, sobre todo en los tremátodos, en los cuales se ha publicado

poco sobre sus hospederos definitivos y además, existen problemas en la taxonomía y sinonimia entre especies, lo que implica la necesidad de más estudios a este respecto.

Las especies nativas de peces están siendo afectadas por la introducción de especies exóticas, y es probable que las especies con un rango de distribución más restringido sean más susceptibles a desaparecer, así como aquellos parásitos especialistas o con ciclos de vida complejos. Esto debido, a que requieren de más hospederos para completar su ciclo de vida, que pueden ser afectados por los cambios ambientales, al igual que los estados de vida libre del parásito, lo que implica mayor número de nódulos que pueden ser alterados y provocar la extinción local de las especies.

En las poblaciones donde se reportó presencia de especies exóticas, estas fueron dominantes sobre otras especies, lo que implica que quizá están desplazando a los parásitos nativos, o bien que estas poblaciones de peces eran pobres en riqueza y los parásitos introducidos se establecieron más fácilmente.

La ecología de los parásitos se debe revisar junto con la ecología de los hospederos (Luque y Poulin, 2008) ya que el hospedero tiene un sistema de defensa ante el parásito y el parásito a su vez tiene mecanismos que le permiten permanecer en el hospedero.

La predictibilidad de las comunidades es mucho más factible hacerla con los parásitos especialistas, dado que es más probable que estos predigan la composición de sus hospederos. En el Pánuco, los parásitos que encontramos con estas características, correspondieron en su mayoría a adultos autogénicos que maduran en los peces.

Las colonizaciones han sido parte de los factores que han conformado la diversidad de las comunidades. Esto sumado a procesos de coevolución, coespeciación, vicarianza, cambio de hospedero, disrupción ecológica, entre otros (Hooberg y Brooks, 2008). Sin embargo, el factor clave es en los estudios con especies introducidas, que muestran cómo estos procesos se están acelerando debido al intercambio de especies en todo el mundo por acciones humanas, de tal manera que especies que de manera natural

en tiempos ecológicos, evolutivos o geológicos sería casi imposible llegarán a estar en contacto, ahora lo están.

Finalmente, este estudio permite tener bases de conocimiento necesarias para responder preguntas clave como ¿cuáles son los procesos que ensamblan la riqueza de una comunidad?, ¿cómo se da la interacción entre los parásitos y sus hospederos? ó ¿cuál fue el proceso evolutivo que conformó la interacción de ciertas especies de parásitos con determinados hospederos?.

ANEXO 1: Listado parásito-hospedero.

CLASE TREMATODA

Posthodiplostomum minimum (MacCallum, 1921)

Hospederos y localidades: *Poecilia* sp. Taxhido 7 (56.67%), *Astyanax mexicanus* Tambaca (50%).

Biología: los hospederos definitivos que se han identificado son aves piscívoras del orden Ciconiiformes y Charadriiformes. Los hospederos intermediarios son caracoles del género *Physa* (Lane y Morris, 2000).

Saccocoleoides sogandaresi

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Puente Ojo de Agua (14.28%), *A. mexicanus* Cueva Tinaja (20%).

Biología: Es desconocida, sólo se ha reportado en un hospedero intermediario, el caracol *Pyrgophorus coronatus* en la Península de Yucatán (Ditrich *et al*, 1997 en Vidal-Martínez *et al*, 2001).

Prosthenytera caballero

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* El Arrozal (10%).

Familia Proterodiplostomidae

Hospederos y localidades: *Xhiphophorus* sp. El Sabinal (50%).

Biología: desconocida, sólo se sabe que miembros de esta familia también parasitan cocodrilos.

Tetracotyle sp.

Hospederos y localidades: *P. mexicana* Geiser (3.7%).

Biología: los adultos alcanzan la madurez en el intestino de aves piscívoras, por ejemplo patos (Gholami *et al*, 2011). El primero y segundo hospedero intermediario son caracoles del género *Stagnicola*, *Lymnaea*, *Physa* y *Helisoma*. También puede parasitar otras especies de tremátodos (Olsen, 1986).

Cryptogonimidae sp.

Biología: es desconocida.

Centrocestus formosanus(Nishigori, 1924)

Hospederos y localidades: *O. mossambicus* Taxhido 7 (15.8%), *H. bimaculata* Canal después Taxhido (14.3%), *C. cyanoguttatum* Taxhido (76.9%), *O. mossambicus* Taxhido 8 (6.7%), *H. bimaculata* Arcos Geiser (3.7%), *P. mexicana* Canal después Taxhido (50%), *P. mexicana* El Tule (6.3%), *A. mexicanus* Tambaca (25%).

Creptotrematinas spp. (Yamaguti, 1954)

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Tambaca.

CLASE CESTODA

Bothriocephalus acheilognathi (Yamaguti, 1934).

Hospederos y localidades: *P. gracilis* Geiser 7 (20%), *H. bimaculata* Canal después Taxhido 7(14.28%), *H. bimaculata* Arcos del Geiser (3.7%), *H. bimaculata* Canal Taxhido 8 (14.28%), *P. gracilis* Después Presa Realito (33.3%), *P. gracilis* Aguacate (20%).

Plerocercoides 1

Hospederos y localidades: *H. bimaculata* Canal después Taxhido 7 (14.28%), *H. bimaculata* Los Arcos del Geiser (3.7%).

Biología: es desconocida.

CLASE MONOGENEA

Gyrodactylus sp.

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Pachon, *A. mexicanus* Tinaja.

Biología: puede infectar todas las fases de vida de su hospedero, es vivíparo.

Urocleroides sp.

FILO NEMATODA

Eustrongylides sp.

Hospederos y localidades: *H. bimaculata* Arcos del Geiser (3.7%).

Biología: los hospederos intermediarios son oligoquetos, los peces, anfibios y reptiles sirven como hospederos paraténicos (Moravec, 1998 en Vidal-Martínez *et al*, 2001). Aves piscívoras son hospederos definitivos.

Spiroxys sp.

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Cueva Tinaja, *A. mexicanus*, Pez 1 Paso de Guillermo.

Biología: Los hospederos intermediarios son copépodos. Algunos peces, anfibios, larvas de insectos y moluscos sirven como hospederos intermediarios. Solo las tortugas se han reportado como hospederos definitivos (Moravec *et al*, 1995 en Vidal-Martínez *et al*, 2001).

Contracaecum sp. tipo 1

Hospederos y localidades: *A. mexicanus*.

Contracaecum sp. tipo 2

Hospederos y localidades: *A. mexicanus*.

Procamallanus neocaballeroi

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Axtla de Terrazas (33.3%), *A. mexicanus* Cueva Chica (54.54%).

Rhabdochona sp.

Hospederos y localidades: *P. mexicana* Geiser 7 (6.66%).

Biología: en México solo se ha encontrado parasitando peces, pero se han reportado especies de *Rhabdochona* parasitando en raras veces serpientes, murciélagos, cangrejos de agua dulce y aves (Moravec, 1983). Ninfas de mosca pueden funcionar como hospederos intermediarios (Moravec, 2007).

Rhabdochona kidderi(Pearse, 1936)

Hospederos y localidades: *C. labridens* El Sabinal (100%).

Rhabdochona xhiphophori

Hospederos y localidades: *P. mexicana* Santa Catarina (56.25%).

Biología: solo se ha descrito en hospederos definitivos de las familias de peces Cichlidae y Poeciliidae (Caspeta *et al*, 2001).

Rhabdochona mexicana

Hospederos y localidades: *A. mexicanus* Rascón.

Biología: se han reportado nematodos adultos solo en especies de *A. mexicanus* y *A. fasciatus* (Caspeta *et al*, 2000).

Rhabdochona lichtenfelsi

Hospederos y localidades: Pez 1 Paso de Guillermo (78.94%).

SUBCLASE COPEPODA

Lernaea cyprinacea

Hospederos y localidades: *P. mexicana* Taxhido 7 (23.3%), *P. gracilis* Taxhido 7 (20%), *H. bimaculata* Canal después Taxhido 7 (14.2%), *H. bimaculata* Arcos del Geiser (3.7%), %, *H. bimaculata* Canal después Taxhido 8 (28.57%), *H. bimaculata* Geiser 8 (23.3%), *P. mexicana* Llanitos (6.6%), *P. mexicana* San Antonio (12.5%).

ANEXO 2: Ubicación geográfica de los sitios de muestreo.

Tabla 16. Localización geográfica de los sitios muestreados en subcuencas de la cuenca del Pánuco.

Subcuenca	Localidad	Latitud	Longitud
R. Tamuín o Tampaón	Chica	21.85976667	-98.93663333
	La Guerita, Aquismón	21.67556667	-99.0444
R. Gallinas	Rascón	21.98639722	-99.25505833
	Tambaca	21.95013333	-99.32665278
	Canoas	22.00271944	-99.54348611
	El Sabinal	21.82816667	-99.27825
R. Verde	Llanitos	21.95865	-100.00795
	San Antonio	21.94996667	-100.01145
	Laborcilla	21.86716667	-99.90601667
R. Santa María Alto	El Tule	21.72503333	-99.84118333
	Antes Presa Realito	21.67941667	-100.2382778
	Después Presa Realito	21.60547222	-100.2250556
R. Santa María Bajo	El Aguacate	21.59102778	-100.2207222
	Organitos-Mezquital	21.3023	-100.0755417
R. Extóraz	Paso de Guillermo	21.22641667	-99.91868333
	Vereda	21.04315	-99.84180556
R. San Juan	Oasis	20.99999444	-99.70843611
	Geiser	20.57575	-99.6941
R. Tecozautla	Taxhido	20.60055556	-99.65361111
	Los Arcos del Geiser	20.58158333	-99.63561667
R. Prieto	Canal después Taxhido	20.57791667	-99.63561667
	Manantial Amealco	20.09991667	-99.95588889
R. Axtla	Axtla de Terrazas	21.43366667	-98.87613333
	El Arrozal	21.50261667	-98.99418333
R. Comandante	Pachón	22.60755	-99.04936667
R. de los Naranjos	Micos	22.1076	-99.15936667
R. Valles	Tinaja	22.07575	-98.96141667
	Puente Ojo de Agua	21.88128333	-98.94561667

ANEXO 3: Resultados estadísticos de las especies de parásitos exóticos

Tabla 17. Resultados del ANOVA del MLG de las especies de parásitos exóticas.

Modelo	Df	Deviance Resid.	Df	Resid. Dev	F	Pr (>F)	
<i>Lernaea cyprinacea</i>							
			517	15.077			
Factor especie	10	1.0504	507	14.027	3.9238	3.74E-05	***
Factor localidad	23	1.0704	484	12.957	1.7385	0.01865	*
<i>Centrocestus formosanus</i>							
			491	75.483			
Factor especie	10	31.0277	481	44.456	28.846	<2e-16	***
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>							
			494	11.5266			
Factor especie	10	0.23013	484	11.2965	1.0598	0.39219	
Factor localidad	23	0.90613	461	10.3904	1.8143	0.01241	*
Factor categoría	0	0	461	10.3904			
Peso	1	0.09453	460	10.2959	4.353	0.03751	*
Longitud patrón	1	0.00575	459	10.2901	0.2649	0.60703	
Factor(especie): factor(localidad)	10	0.54006	449	9.7501	2.487	0.00656	**

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '' 1

ANEXO 4: Técnicas de fijación y tinción de parásitos.

Existen diversas técnicas para el procesamiento de muestras de macroparásitos, las cuales dependen de las estructuras que se busque estudiar, asimismo, de los reactivos con los que se disponga. En el siguiente apartado, se detallan los protocolos que se utilizaron para cada uno de los grupos taxonómicos estudiados en el presente trabajo, y además se mencionan algunos métodos alternativos.

MONOGÉNEOS

Fijación: Malmberg y formol caliente al 4%, también se recomienda la solución GAP (picrato de amonio mezclado con glicerina).

El proceso de tinción fue el siguiente:

*Cada uno de los individuos fueron lavados en alcohol al 70 %.

*Hidratados en alcoholes graduales; 50% y 30% y después en agua destilada, por cinco minutos en cada uno.

*Pasados a medio alcohólico con colorante tricrómica de gomori, por intervalos de 5-10 minutos, para teñir.

*Diferenciados en agua acidulada al 2% (preparación de agua destilada más ácido clorhídrico al 2%).

*Lavados en agua destilada.

*Deshidratados en alcoholes graduales, 30%, 50%, 70%, 80%, 90%, 96%, 100%, cinco minutos en cada uno.

*Aclarados en salicilato de metilo (alternativamente, se puede utilizar aceite de clavo, dando el mismo resultado).

*Montados en preparaciones permanentes de Permunt (el bálsamo de Canadá puede ser utilizado igual).

*Etiquetados.

Alternativas: método Gray & Wess que emplea alcohol polivinílico, y se usa para estudiar las estructuras esclerotizadas.

TREMÁTODOS

Fijación: formol caliente al 4% y picrato de amonio.

La tinción se hizo con tricrómica de gomori al igual que en los monogéneos, sin embargo, se varió en todo el proceso los tiempos en cada uno de los alcoholes a alrededor de 15 minutos, ya que son en relación a los monogéneos son individuos más grandes. El tiempo en el colorante así mismo fluctuó entre 20 minutos a 3 horas, dependiendo del individuo, por tal, alternativamente, algunos individuos se colocaron en la tricrómica sin diluir.

Alternativas: tinción con hematoxilina de Delafield, paracarmín de Mayer, carmín hidrociorhídrico.

CESTÓDOS

Fijación: formol caliente al 4%.

Tinción: hematoxilina de Delafield.

Alternativas: carmín hidrociorhídrico.

NEMÁTODOS

Fijación: formol caliente al 4% ó alcohol caliente.

Los nemátodos fueron aclarados mediante el uso de dos métodos:

Método con glicerina

Se aclaran mediante el incremento en la concentración de glicerina: 1:20, 1:15, 1:10, 1:2, 1:1. El nemátodo se coloca entre portaobjetos y cubreobjetos embebido en la solución

menor de glicerina, yes colocado en una plancha de calentamiento, lo que provoca que el agua se evapore, y es cuando es sustituida por una solución más concentrada de glicerina. El aclaramiento depende del tamaño de parásito, por lo que puede llevar desde algunas horas hasta días.

Método con ácido láctico

Se utilizan concentraciones graduales de ácido láctico al 25%, 50%, 75% y 100%. El nemátodo se coloca en un pozo con la solución de menor concentración, es decir, en 25% por 10 minutos, después por 20 minutos en la solución al 50% y luego, en la concentración de 75% por seis a ocho horas. Los tiempos varían de acuerdo al tamaño del individuo. Como paso final cada individuo se coloca en un portaobjetos con una gota de ácido láctico concentrada (100%) para observar al microscopio.

La diferencia de este método con el anterior es la velocidad del aclaramiento, siendo mayor en este último, sin embargo, se observó un mayor daño en la cutícula de los nemátodos al utilizarlo.

Al término del estudio, cada uno de los nemátodos fueron colocados en viales con alcohol al 70%.

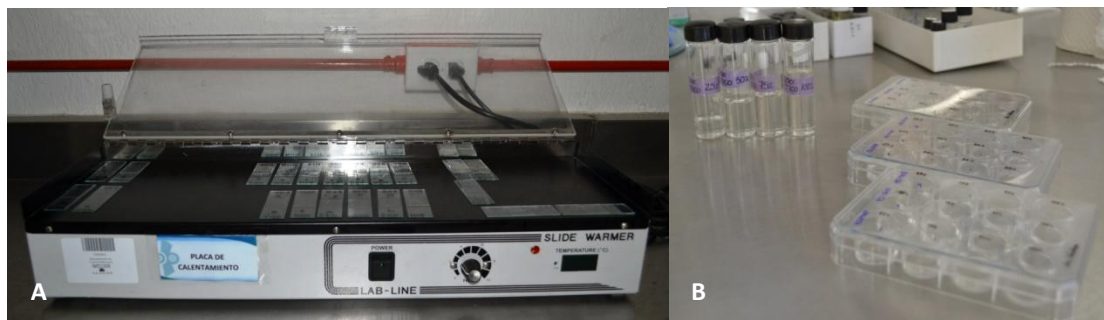


Figura 14. Aclaramiento de nemátodos. A Plancha de calentamiento para tratamiento con glicerina B) Aclaramiento gradual con ácido láctico.

COPÉPODA

Los especímenes como los de la familia Lernaenidae, se sumergieron directamente en ácido láctico al 100% por alrededor de ocho horas, para provocar su aclaramiento.

ANEXO 5: Esquemas y fotografías de algunas especies de parásitos identificadas.

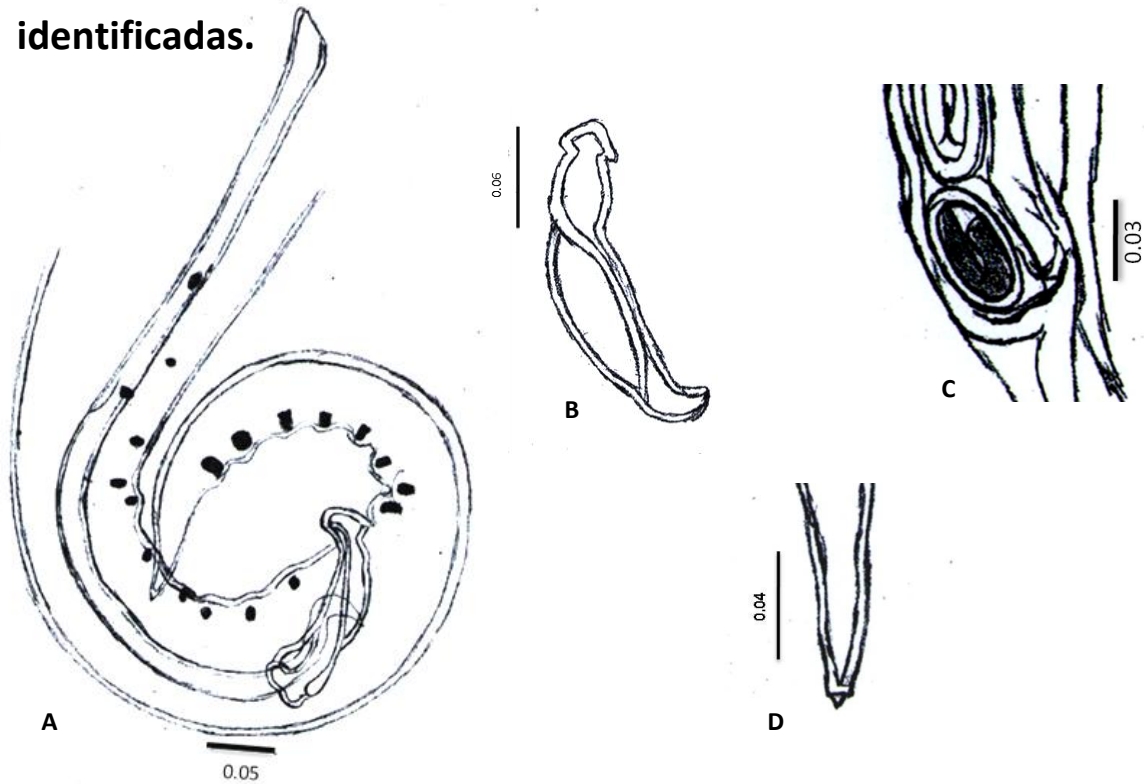


Figura 15. *Rhabdochona xiphophori*. A) Región posterior del macho, B) espícula derecha, C) región de la vulva, D) terminación posterior hembra. Dibujo hecho con nemátodos de hospederos de *P. mexicana* en la localidad de Santa Catarina.

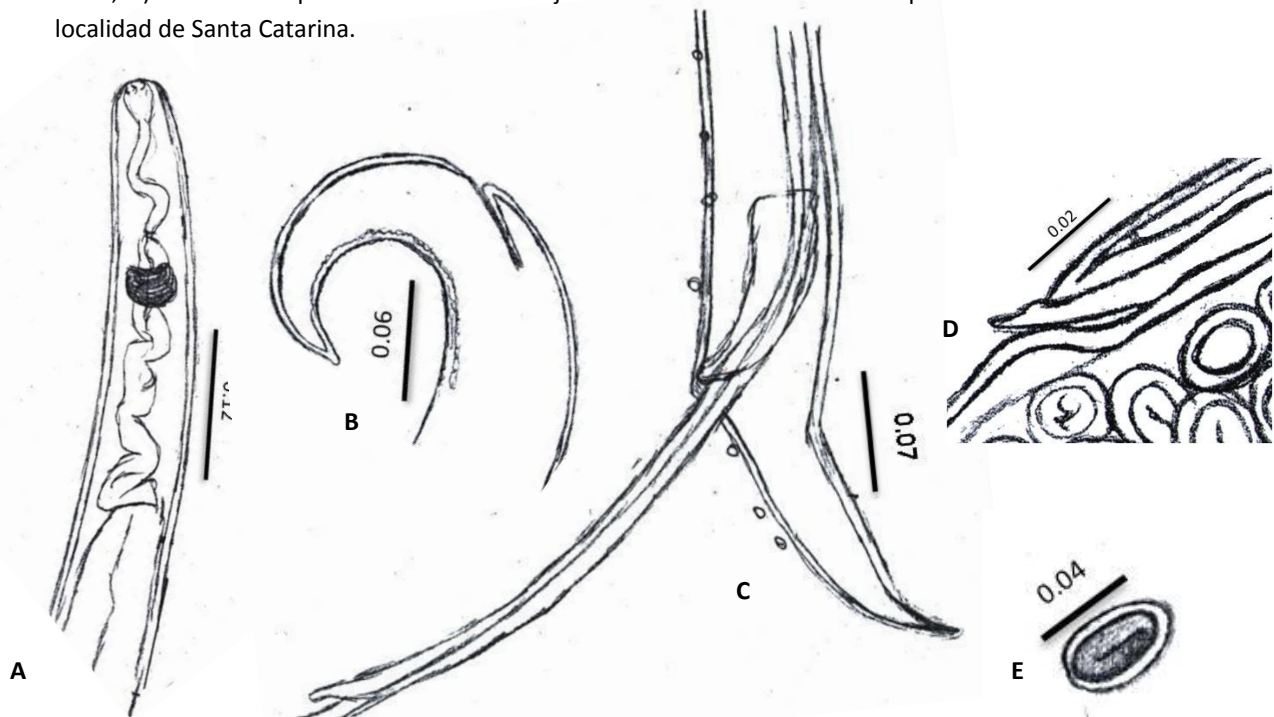


Figura 16. *Rhabdochona kidderi* A) Región anterior, B) cauda de la hembra, C) región posterior macho, D) región de la vulva y E) huevo. Se encontró en el pez *C. labridens* de El Sabinal.

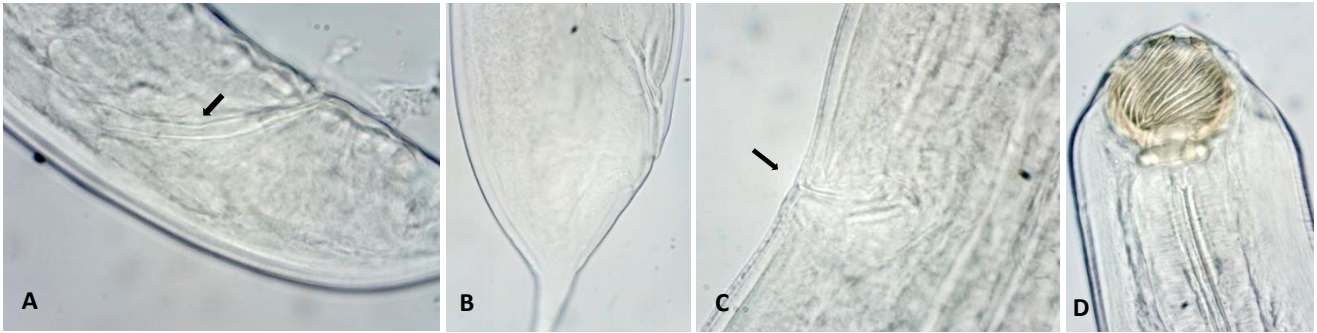


Figura 17. *Procamlanus neocaballeroi*. Nemátodo identificado en *A. mexicanus*. A) Espículas, B) región posterior de una hembra, C) vulva-vagina y D) región anterior.



Figura 18. *Rhabdochona xiphophori*. Nemátodo identificado en *P. mexicana*. A) Región anterior, B) vulva-vagina y C) poro excretor.

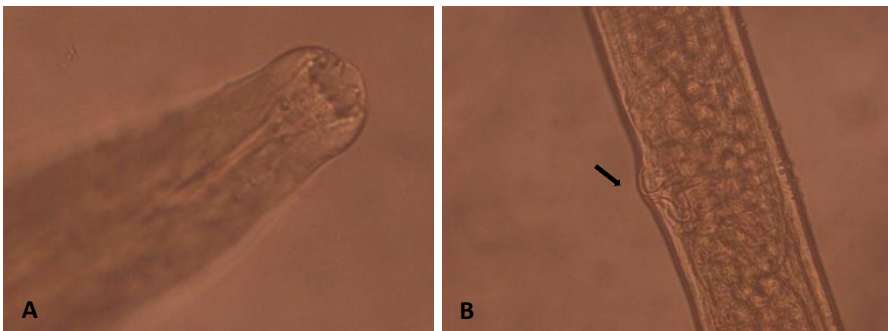


Figura 19. *Rhabdochona* sp. Nemátodo identificado en *P. mexicana*. A) Región anterior y B) vulva-vagina.

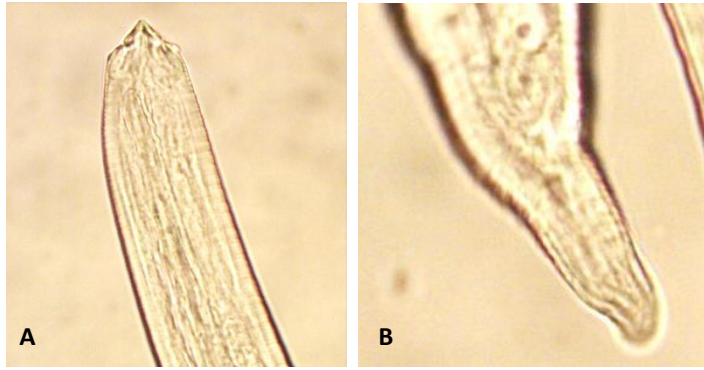


Figura 20. Larva de nemátodo *Spiroxys sp.* A) Región anterior, B) región posterior.



Figura 21. Monogéneo recuperado de la cavidad anal de *A. mexicanus*.

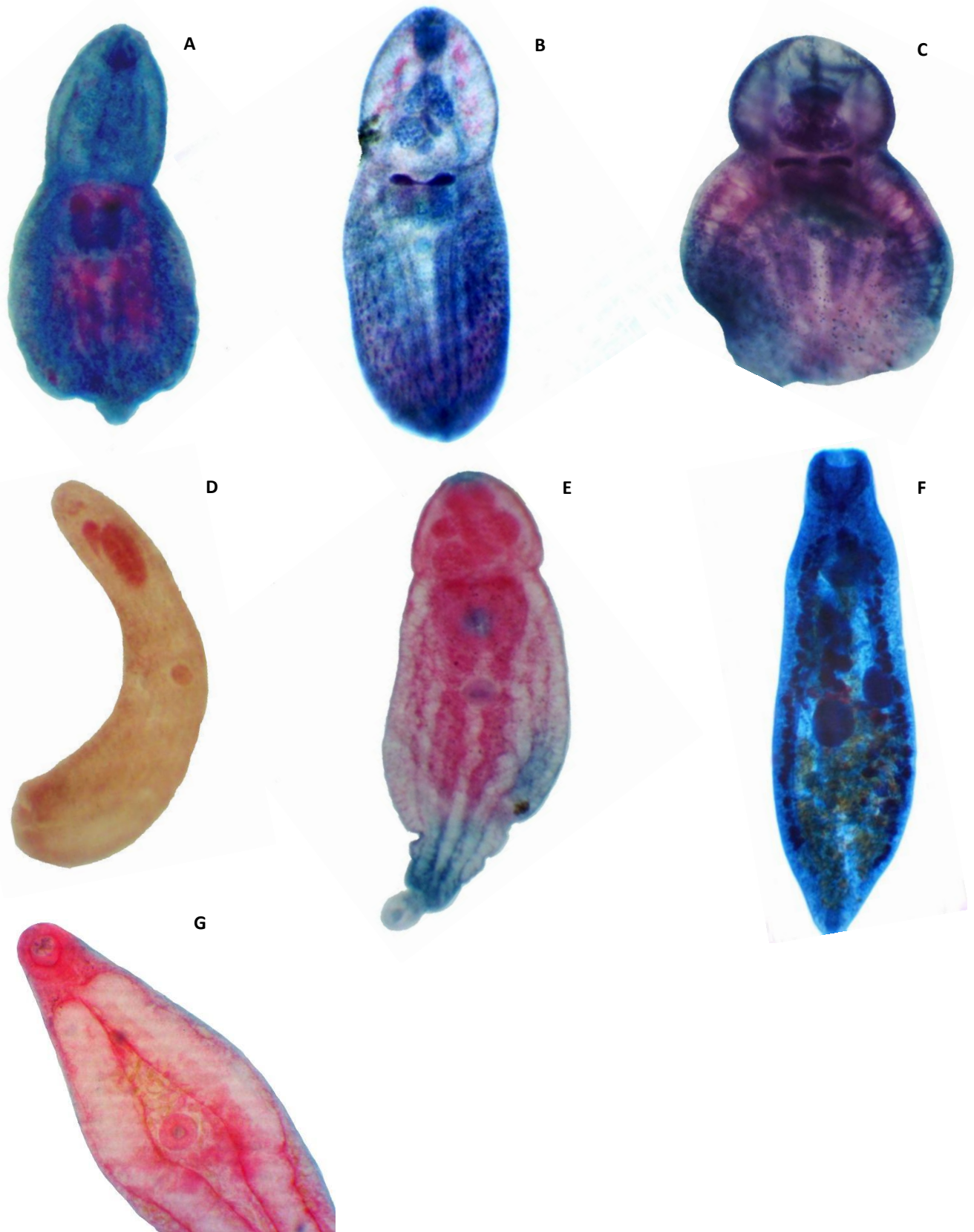


Figura 22. Tremátodos parásitos de peces. A, B y C) *Posthodiplostomum minimum*, metacercaria de *P. mexicana* en el sitio de colecta el Geiser, D) familia Proterostomidae, colectado de la cavidad abdominal de *Xhiphophorus sp.* en la localidad de El Sabinal. F) *Creptotrematina spp.*, obtenido de *A. mexicanus* en la localidad de Tambaca y G) *Saccocolecoides sogandaresi*, obtenido de *A. mexicanus* colectado en Puente Ojo de Agua.

ANEXO 6. CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES

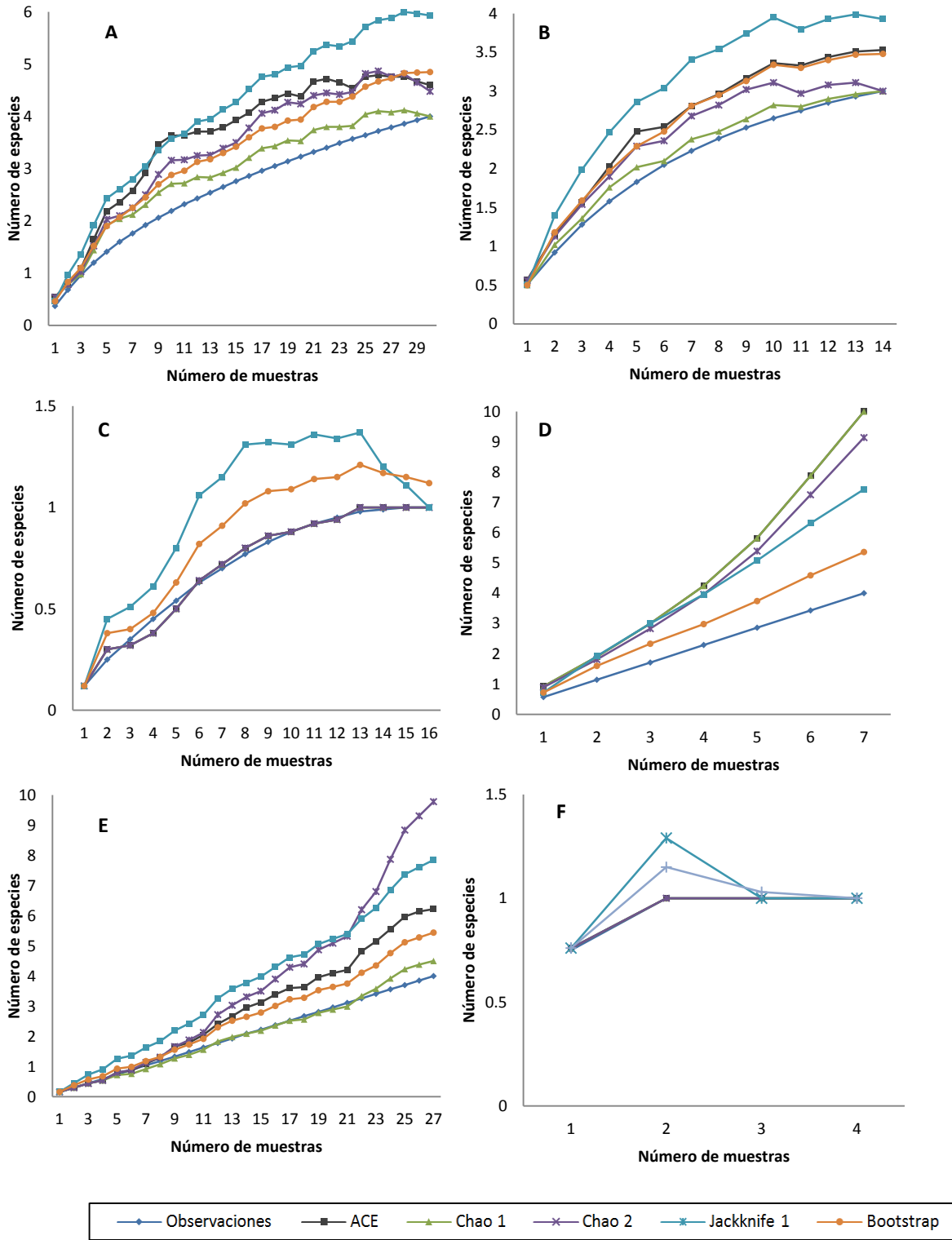


Figura 23. Curvas de acumulación de *Heterandria bimaculata*. A) Geiser 88, B) Canal 88, C) Geiser 87, D) Canal después Taxhido 87, E) Arcos del Geiser 88 y F) El Arrozal 90.

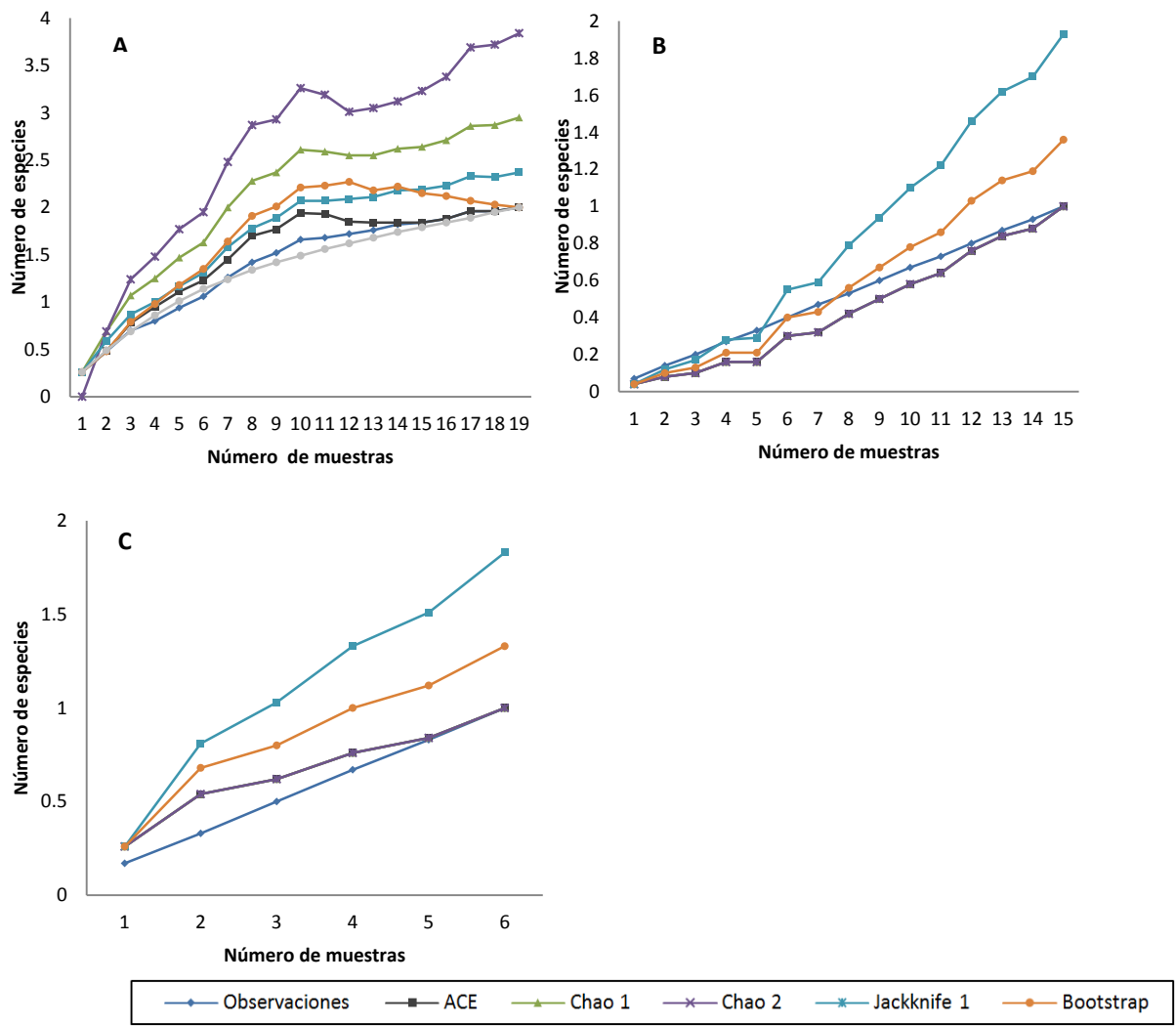


Figura 24. Curvas de acumulación de las especies del género *Oreochromis*. A) Taxhido 87, B) Taxhido 88 y C) Aguacate 92.

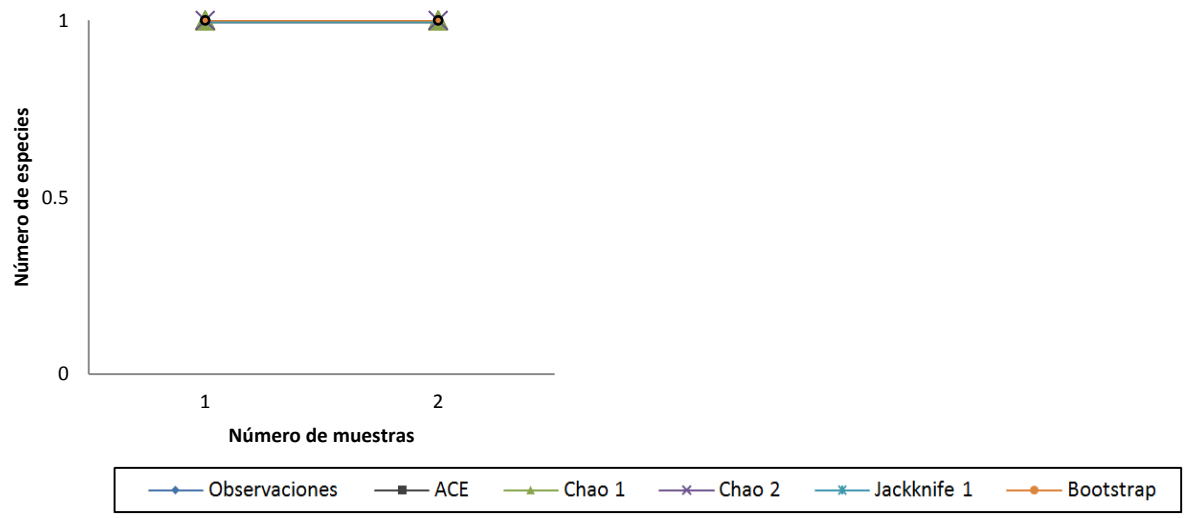
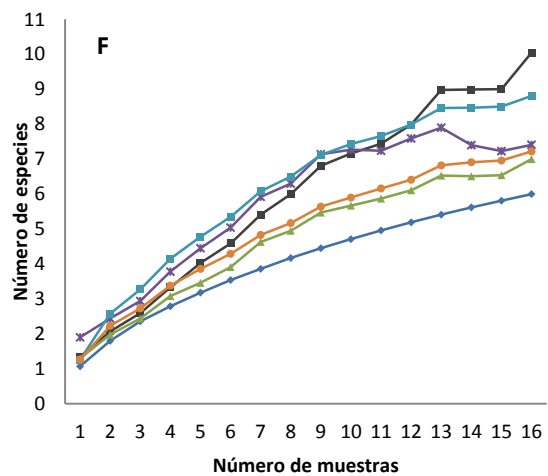
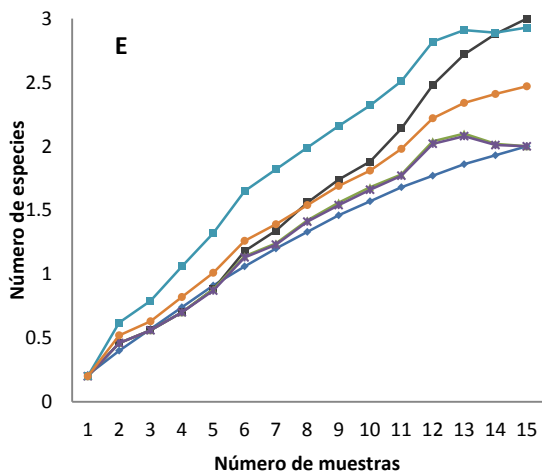
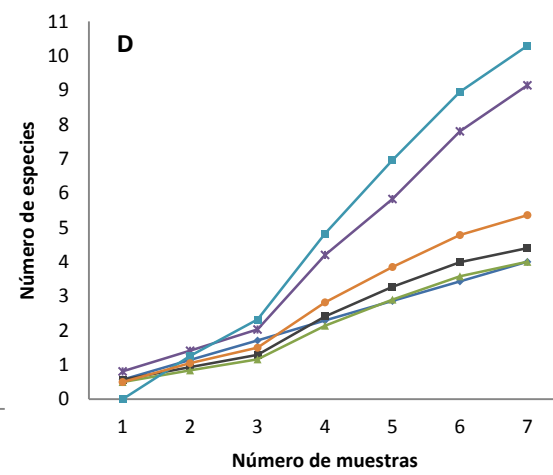
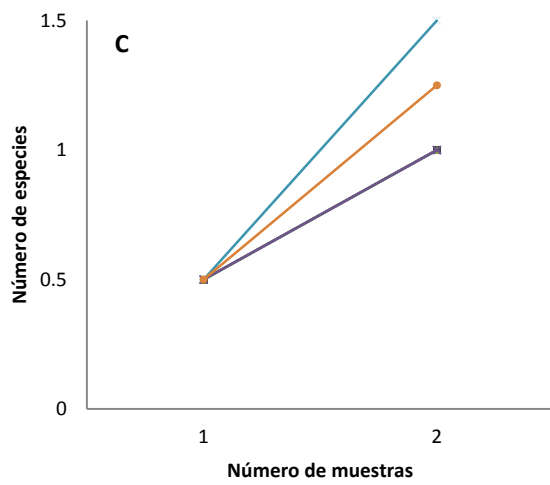
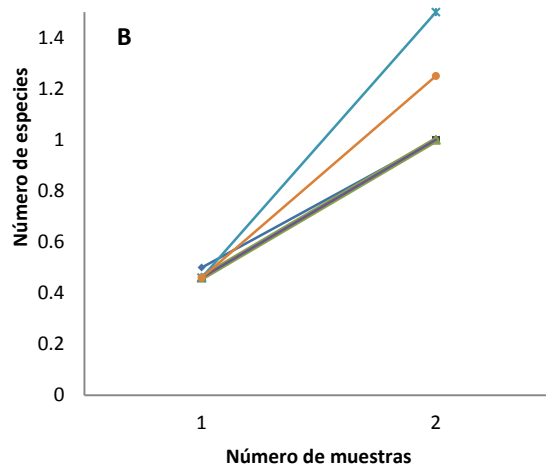
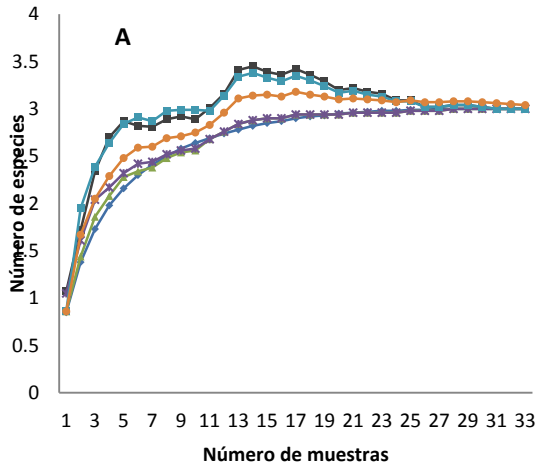


Figura 25. Curva de acumulación de *Xhiphophorus* spp. en El Sabinal 90.



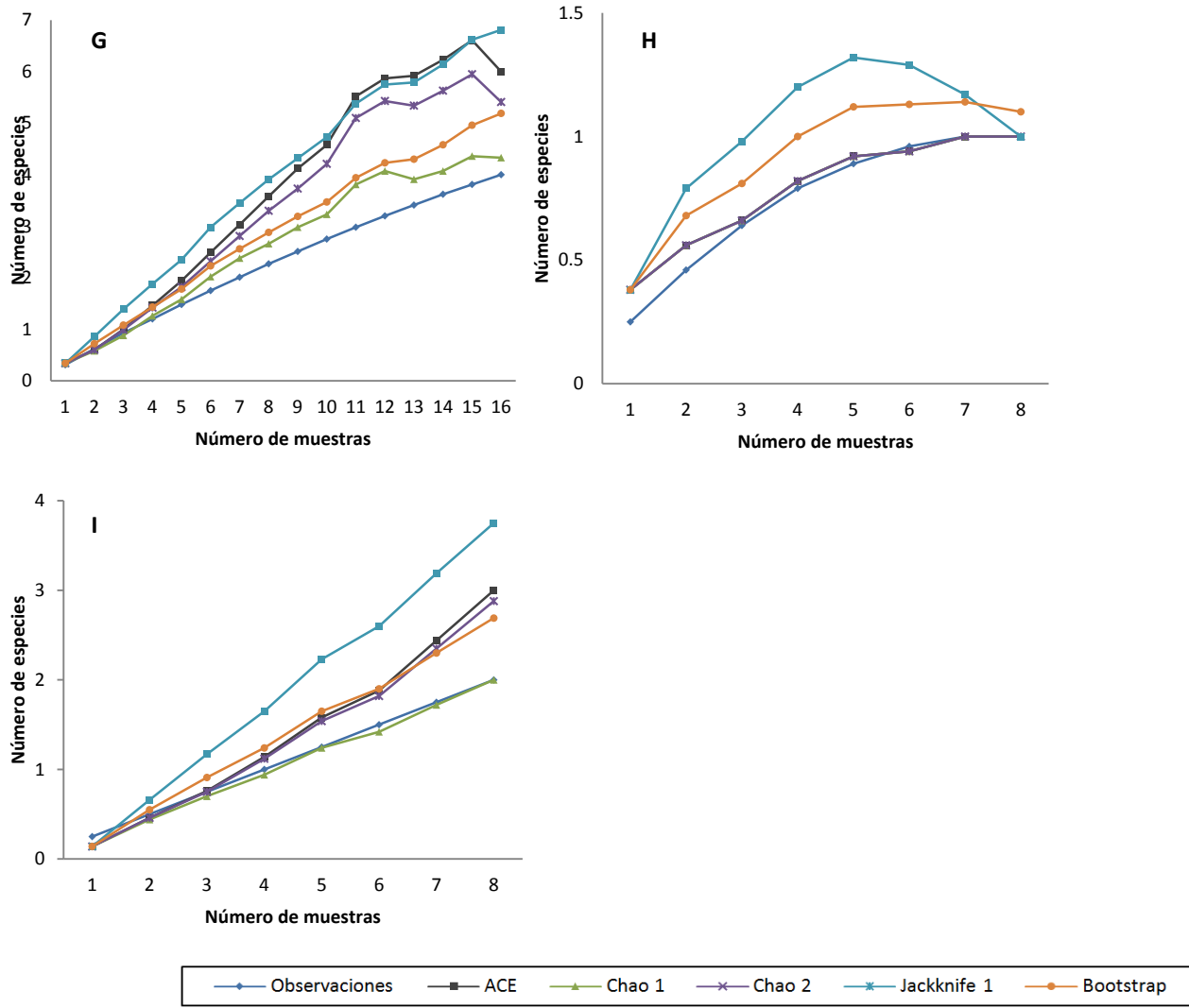
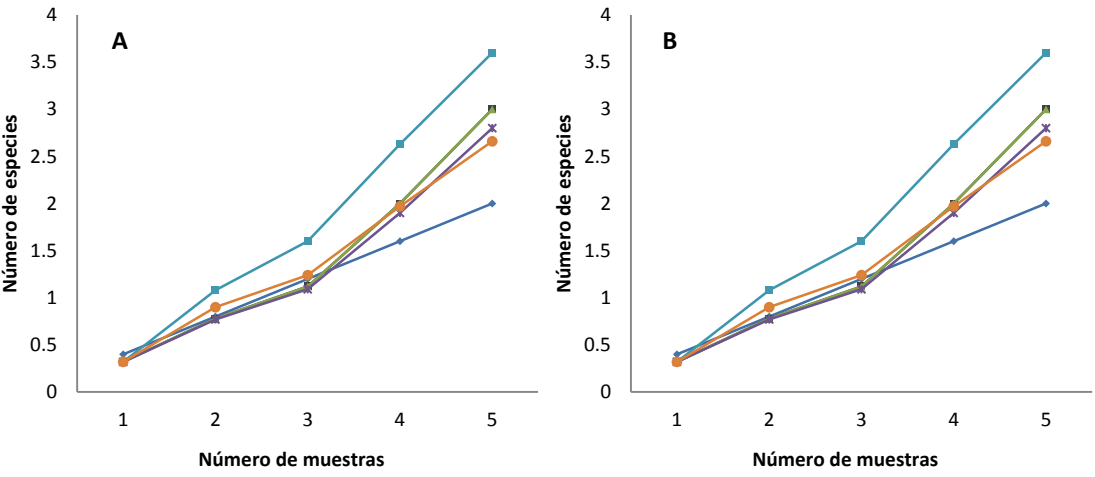


Figura 26. Curvas de acumulación de las especies de *Poecilia spp.* A) Geiser 87, B) Canal 87, C) Canal 88, D) Puente 90, E) Llanitos 91, F) Santa Catarina 91, G) El Tule H) San Antonio 91 y I) Laborcilla 91.



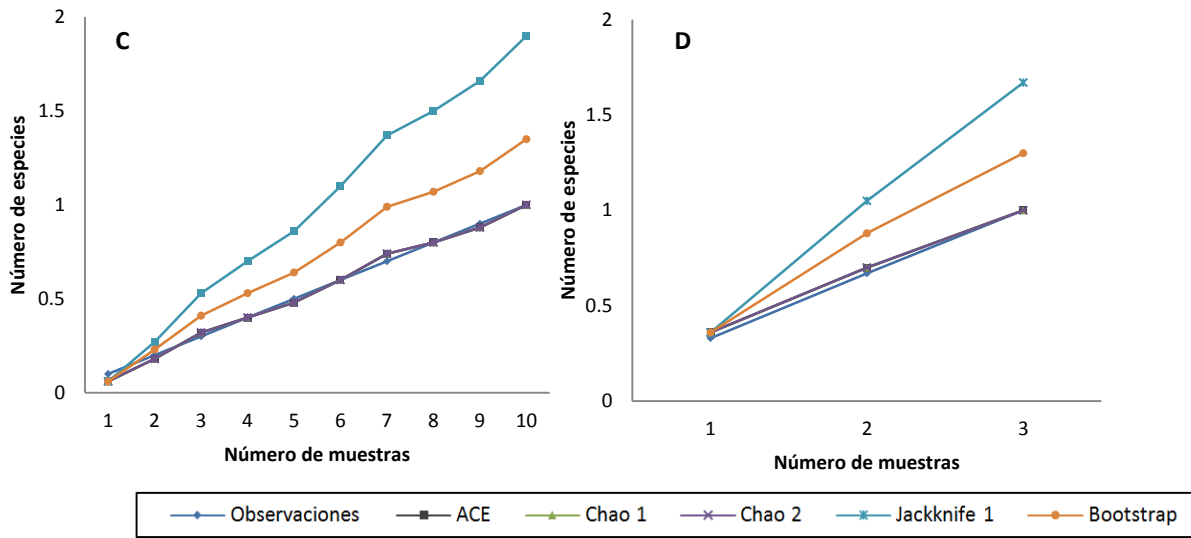
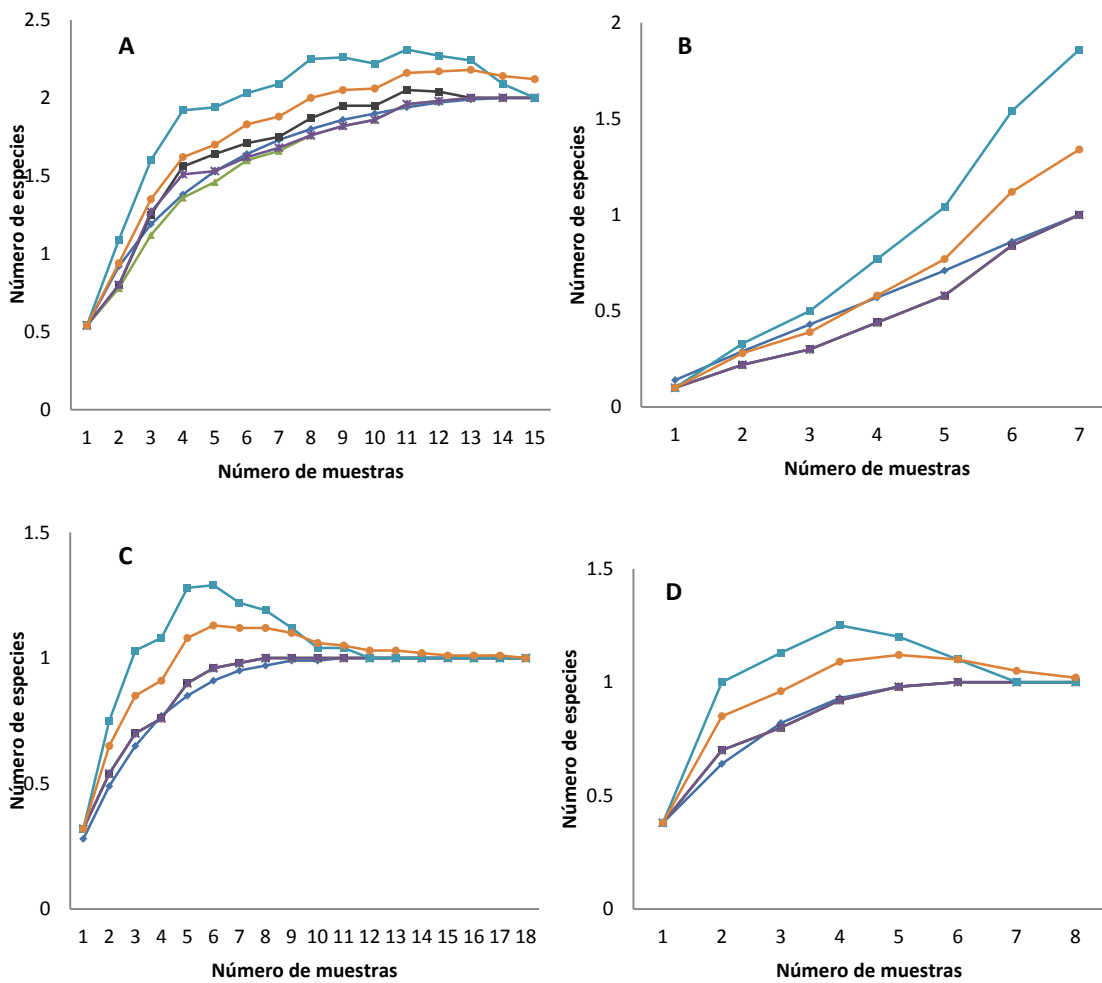
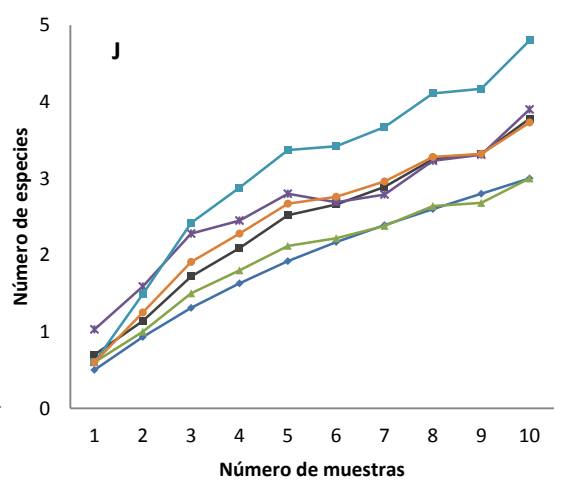
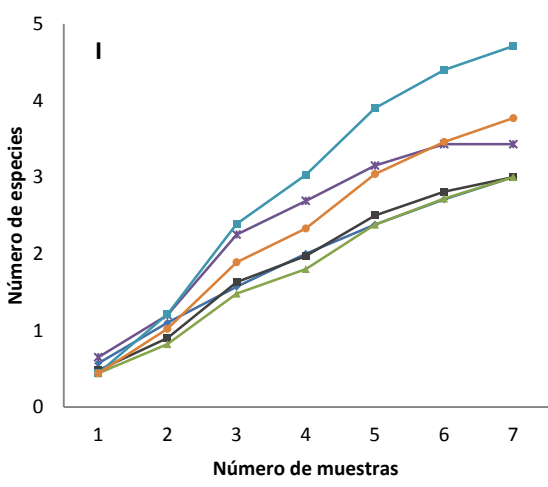
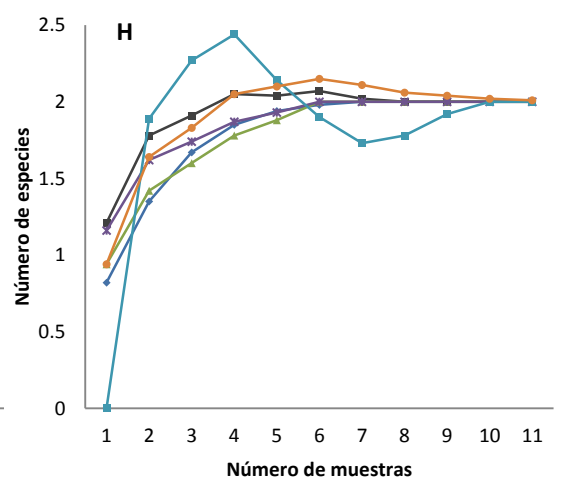
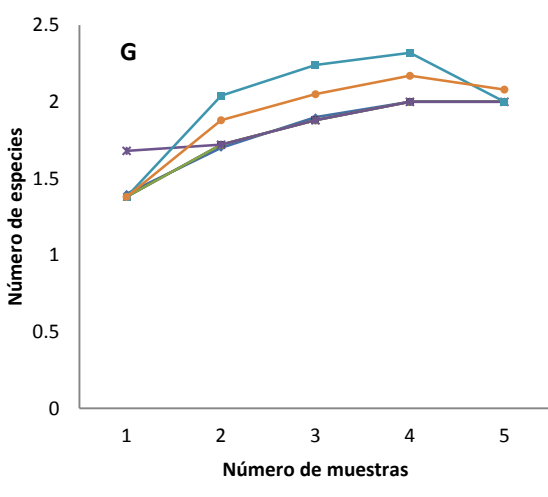
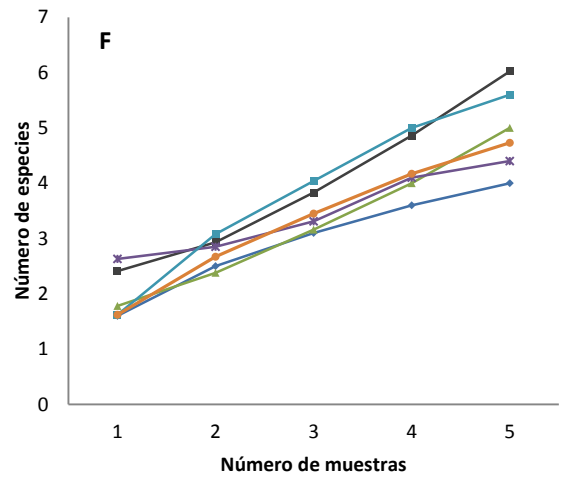
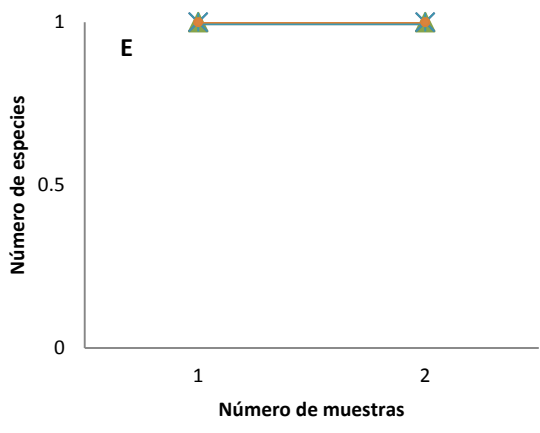


Figura 27. Curvas de acumulación de las especies de *Poeciliopsis gracilis*. A) Geiser 87, B) Arcos del Geiser 88, C) Aguacate 92 y D) Realito 92.





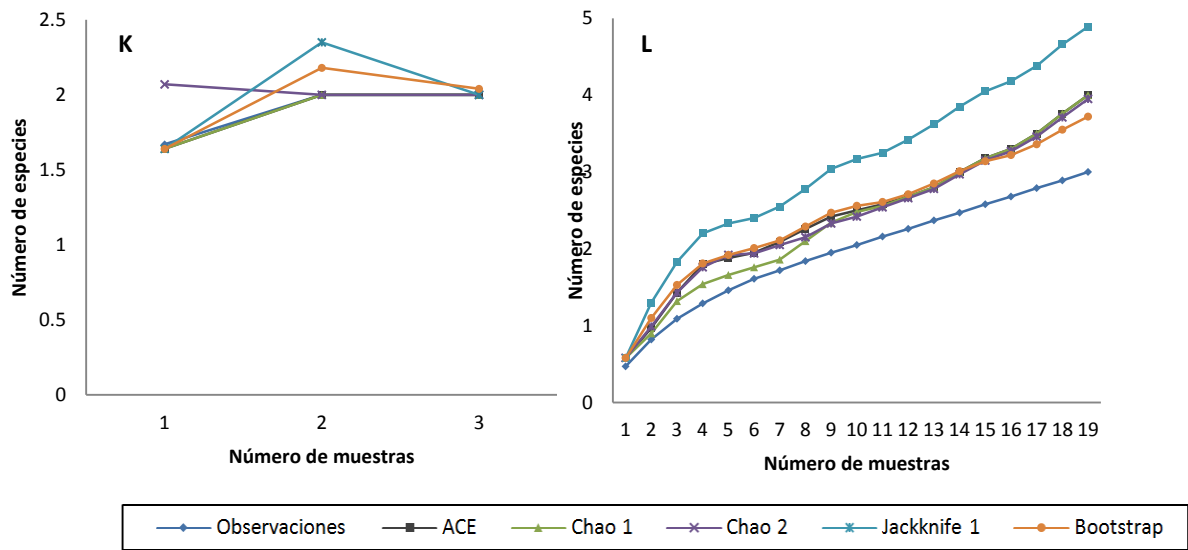


Figura 28. Curvas de acumulación de especies de *Astyanax spp.* A) Rascón 1, B) Oasis 1, C)Micos 1, D)Vereda 1, E)Canoas 1, F) Cueva Tinaja 2, G) Cueva Pachón 2, H) Cueva Chica 2, I) Puente Ojo de Agua 90, J)El Sabinal 90, K)Axtla de Terrazas 90 y L)Aguacate 92.

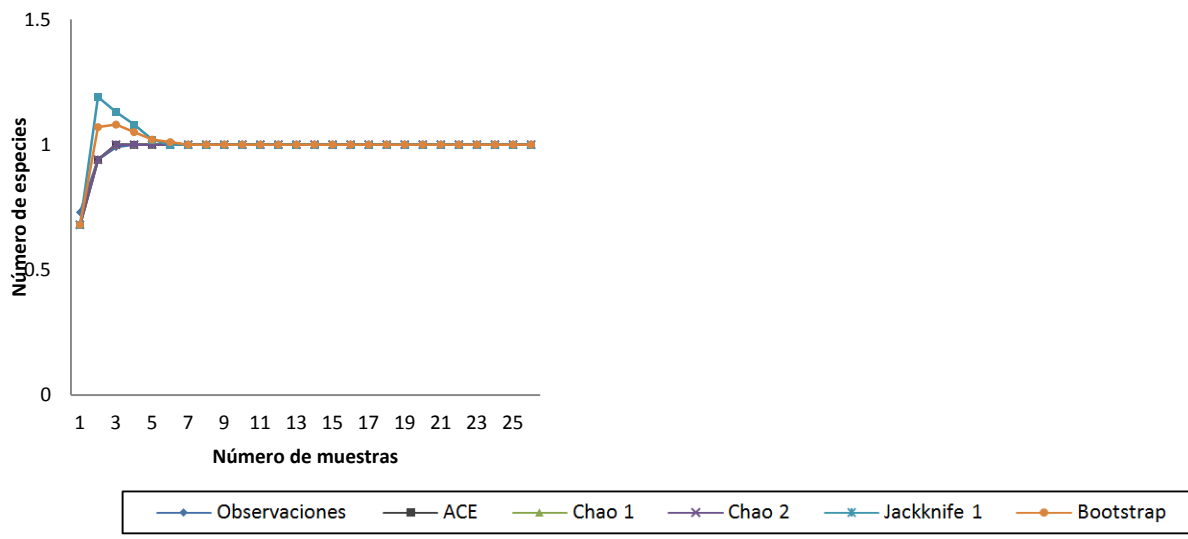


Figura 29. Curva de acumulación de *Cichlasoma cyanoguttatum* en Taxhido 88.

REFERENCIAS CITADAS

ABELL RA. 2000. Freshwater Ecoregions of North America: A Conservation Assessment. Washington (DC): Island Press.

AGUILAR-AGUILAR R. 2005. Comparación de la helmintofauna de peces de un sistema del altiplano mexicano (Cuenca del Lerma-Santiago) con la de regiones neotropicales (Cuenca del Papaloapan), tesis doctoral, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

AGUIRRE MA & MENDOZA AR. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 277-318.

ALONSO A & CAMARGO JA. 2005. Estado actual y perspectivas en el empleo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos como indicadora del estado ecológico de los ecosistemas fluviales españoles. *Ecosistemas*, **14** (3): 87-99.

ALVEAR PA, RECHENCQ M, MACCHI PJ, *et al.* 2007. Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral* 17:231-246, 2007.

ALVES PH. & LANE MA. 2010. *Melanoides tuberculata* (MOLLUSCA: THIARIDAE) AS AN INTERMEDIATE HOST OF *Centrocestus formosanus* (TREMATODA: HETEROPHYIDAE) IN BRAZIL. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo*.

ARSLAN N & ÖKTENER A. 2010. A general review of parasitic Annelida (Hirudinea) recorded from different habitats and hosts in Turkey. *Turk J Zool*, 36(1): 141-145. DOI:10.3906/zoo-1007-15.

BAEZ VR. 2001. Análisis de la estructura de las comunidades de helmintos de cuatro especies de anuros de la región “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

ARBER I, HOARE D & KRAUSE J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 131–165.

BIANCO, PG. 1990. Proposta di impiego di indici e di coefficienti per la valutazione dello stato di degrade dell'ittiofauna autoctona delle acque dolci. *Rivista di Hidrobiología*, 29: 131-149.

BENTZ S, COMBES C, EUZET L, RIUTORD J & VERNEAU O. 2003. Evolution of monogenean parasites across vertebrate hosts illuminated by the phylogenetic position of *Euzetrema Combes, 1965* within the *Monopisthocotylea*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 727–734.

BRON JE, FRISCH D, GOETZE E, JOHNSON SC, LEE CE & WYNGAARD GA. 2011. Observing copepods through a genomic lens. *Front Zool*, 8: 22. DOI: 10.1186/1742-9994-8-22.

CASPETA M. J. 2005. Nematode parasites of freshwater fish in Mexico: Key to species, descriptions and distribution. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca Morelos, México. 175 pp.

CASPETA MJ, MORAVEC F, & SALGADO MG. 2000. *Rhabdochona mexicana* (Nematoda: Rhabdochonidae) From the intestine of characid fishes in Mexico. *Folia Parasitologica* 47:211–215.

CASPETA MJ, MORAVEC F, & SALGADO MG. 2001. Two new species of rhabdochonids (Nematoda: Rhabdochonidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. *J Parasitol*, 87 (1): 139-143.

CHE (Confederación Hidrográfica del Ebro). 2005. Metodología para el establecimiento del Estado Ecológico según la directiva MARCO del agua. Protocolos de muestreo y análisis para ictiofauna. Ministerio del Medio Ambiente.

CHOUHURY A & PÉREZ PG. 2001. *Spinitectus osorioi* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Chirostoma* spp. (Osteichthyes: Atherinidae) in Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico. *Journal of Parasitology*, 87:648–655.

COLWELL RK. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5.

CONABIO, Aridamérica, GECI, TNC. 2006. Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad: Prioridades en México 2006. Ciudad de México.

CONTRERAS BS. Universidad Autónoma de Nuevo León. Additional text was modified from Abell et al. 2000. *Freshwater Ecoregions of North America: A Conservation Assessment*.

CRIBB T, CHISHOLM L & BRAY R. 2002a. Diversity in the Monogenea and Digenea: does lifestyle matter?. *International Journal for Parasitology*, 32: 321–328.

CRIBB T, BRAY R, OLSON P & LITTLEWOOD T. 2003b. Life Cycle Evolution in the Digenea: a New Perspective from Phylogeny. *Advances in Parasitology*, 54: 197-254.

DANEMANN GD, EZCURRA E & VELARDE E. 2007. Conservación ecológica. 695-729.

DE LA VEGA SM. 2003. Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*, **72**: 20-30. DÍAZ PE, GUERRA MC, PINEDA LR, ALCÁNTARA SL, SORIA BM y SOTO GE. Peces. En: *Biota Acuática de Arroyos y Ríos (Cuenca Lerma-Chapala y Pánuco)*. 2009. Manual de identificación. Universidad Autónoma de Querétaro. Cap. **6**: 139-160. Querétaro, Qro.

DIETERICH C & SOMMER RF. 2009. How to become a parasite –lessons from the genomes of nematodes. *Trends in genetics*, **25**: 203-209.

DONALD K, KENNEDY M, POULIN R & SPENCER H. 2004. Host specificity and molecular phylogeny of larval Digenea isolated from New Zealand and Australian topshells (Gastropoda: Trochidae). *International Journal for Parasitology*, **34**: 557-568.

DORRIS M, DE LEY P & BLAXTER ML. 1999. Molecular Analysis of Nematode Diversity and the Evolution of Parasitism. *Parasitology Today*, **15** (5): 188-193.

DOUROJEANNI A. 2000. Procedimientos de gestión para el desarrollo sustentable. CEPAL, SerieManuales 10.371 pp.

DURHAM BW, BONNER TH & WILDE GR. 2002. Occurrence of *Lernaea cyprinacea* on Arkansas river shiners and peppered chubs in the Canadian river, New Mexico and Texas. *The Southwestern Naturalist*, **47** (1): 95-98.

HAYWARD A. 2010. Cryptic diversity and patterns of host specificity in trematode flatworms. *Molecular Ecology*, **19**: 2602–2604.

HOBERG EP & BROOKS DR. 2008. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host–parasite systems. *J. Biogeogr*, **35**, 1533–1550

HOPKINS, CCE. 2001. Actual and potential effects of introduced marine organisms in Norwegian waters, including Svalbard. Directorate for Nature Management, Oslo.

HUDSON PF. 1998. Discharge, Sediment, and Channel Characteristics of the Río Pánuco, México. Department of Geography. University of Texas.

HUIDOBRO CL, MORRONE JJ, VILLALOBOS JL Y ÁLVAREZ F. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, **33**:731–741.

EISEN S. 1981. Characteristics of anchor parasites from fishes of north pond, Kelley's Island, Ohio. *T. Sci.* 81 (4): 180-181.

FLORES CRESPO J & FLORES CRESPO R. Monogenean parasites in Mexican fish: a recapitulation. *TécPecuMex*, 41 (2): 175-192.

FRANCO EF, CASPETA-MANDUJANO JM, SALGADO-MALDONADO G. 2013. New species of *Cacatuocotyle* (Monogenoidea, Dactylogyridae) parasitizing the anus and the gill lamellae of *Astyanax aeneus* (Pisces, Ostariophysi: Characidae) from the Rio Lacantún basin in the Biosphere Reserve of Montes Azules, Chiapas, Mexico. *Parasitol Res*, 112(1):199-205. DOI: 10.1007/s00436-012-3126-0.

GARCÍA-VARELA M & NADLER SA. 2006. Phylogenetic relationships among Syndermata inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 61–72. DOI:10.1016/j.ympev.2006.02.010.

JOHNSON SC, TREASURER JW, BRAVO S, NAGASAWA K & KABATA Z. 2004. A Review of the Impact of Parasitic Copepods on Marine Aquaculture. *Zoological Studies*, 43(2): 229-243.

KOH LP, *et al.* 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, **305**: 1632–1634.

KOHN A, COHEN S & SALGADO-MALDONADO G. 2006. Checklist of Monogenea parasites of freshwater and marine fishes, amphibians and reptiles from Mexico, Central America and Caribbean (Zootaxa 1289). Magnolia Press, 114 pp.

LAFFERTY KD. 2008. Ecosystem consequences of fish parasites. *Journal of Fish Biology* (2008) 73, 2083–2093. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02059.x.

LAFFERTY KD, ALLESINA S, ARIM M, BRIGGS CJ, *et al.* 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology letters*, 11: 533-546.

LANE RL & MORRIS JE. 2000. Biology, Prevention, and Effects of Common Grubs (Digenetic trematodes) in Freshwater Fish. Technical Bulletin Series # 115. USDA.

LUO HY, NIE P, ZHANG YA, WANG GT & YAO WJ. 2002. Molecular variation of *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (Cestoda: Pseudophyllidea) in different fish host species based on ITS rDNA sequences. *Systematic Parasitology* 52: 159–166.

LUQUE & POULIN R, 2007. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hostspots and the geography of biodiversity. *Parasitology*, 134: 875-868.

MACK RN., SIMBERLOFF D., LONSDALE WM., EVANS M., CLOUT M., BAZZAZ F. 2000. Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias Globales y Control. *Tópicos en Ecología*, **5**.

MADANIRE-MOYO GN, LUUS-POWELL WJ & OLIVIER PA. 2012. Diversity of metazoan parasites of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852), as

indicators of pollution in the Limpopo and Olifants River systems. *Onderstepoort J Vet Res.*, 79 (1):1-9. DOI: 10.4102/ojvr.v79i1.362.

MAIZELS RM, BALIC A, GÓMEZ-ESCOBAR N, NAIR M, TAYLOR MD & ALLEN JE. 2004. Helminth parasites – masters of regulation. *Immunological Reviews*, 201: 89–116.

MATEOS M. 2005. Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central Mexico. *Journal of Biogeography*, **32**:775–780.

MEJÍA MH, VÁZQUEZ DE & PÉREZ PG. 2007. Phylogeography and freshwater basins in central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography*, **34**: 787–801.

MENDOZA-PALMERO CA & AGUILAR-AGUILAR R. 2008. Record of *Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky and Venkatanarasaiah, 2004 (Monogenea: Dactylogyridae) from a freshwater fish in Mexico. *Parasitol Res*, 103(5):1235-1236. DOI: 10.1007/s00436-008-1119-9.

MORALES SF & GÓMEZ S. Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano: Generalidades de los copépodos parásitos de peces en aguas profundas y el caso de *Lophoura brevicollum* (Siphonostomatoida: Sphyrriidae).

MORALES SF, GÓMEZ S & PÉREZ-PONCE DE LEÓN G. 2012. Parasitic copepods reported from Mexico. *Zootaxa*, 3234: 43–68.

MORALES SF & PÉREZ PG. 2012. Los copépodos parásitos: componentes importantes de la biodiversidad. *CONABIO. Biodiversitas*, 104: 1-5.

MORAVEC F. 1983. *Rhabdochona puylaerti* sp. n. (Nematoda: Rhabdochonidae) recorded from the African viper *Causus rhombeatus* (Lichtenstein). *Folia Parasitologica*, 30: 313-317.

MORAVEC F. 2007. First experimental observations on the development of *Rhabdochona denudata* (nematoda: rhabdochonidae) in the intermediate host. *Folia Parasitologica*, 54: 236-238.

NEAR TJ, GAREY JR & NADLER SA. 1998. Phylogenetic Relationships of the Acanthocephala Inferred from 18S Ribosomal DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10 (3): 287-298.

OLSEN WO. 1986. *Animal parasites, their life cycles and ecology*. University Park Press, Baltimore, Maryland.

OLSON P, LITTLEWOOD D, BRAY R & MARIAUX J. 2001. Interrelationships and Evolution of the Tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19 (3): 443-467.

PARKER GA, CHUBB JC, BALL MA & ROBERTS GN. 2003. Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature* 425, 480-484. DOI:10.1038/nature02012.

POULIN R. 2002. The evolution of monogenean diversity. *International Journal for Parasitology*, 32: 245-254.

POULIN R. 2006. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Second edition. Princeton University Press. 342 pp.

POULIN R & KEENEY DB. 2007. Host specificity under molecular and experimental scrutiny. *Trends in Parasitology*, **24**: 24-28.

POULIN R & MORAND S. 2000. The diversity of parasites. *QRev Boil*, **75**(3): 277-93.

POULIN P. 2011. The Many Roads to Parasitism: A Tale of Convergence. In D. Rollinson & S. I. Hay, editors: *Advances in Parasitology*, Vol. 74, Burlington: Academic Press, 2011, pp. 1-40.

SALGADO-MALDONADO G, CABAÑAS-CARRANZA G, SOTO-GALERA E, PINEDA-LÓPEZ RF, CASPETA-MANDUJAJO JM, AGUILAR-CASTELLANOS E & MERCADO-SILVA N. 2004. Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Pánuco River Basin, East Central Mexico. *Comp. Parasitol*, 71 (2): 190-202.

RODRÍGUEZ JP. 2001. La amenaza de las especies exóticas para la conservación de la biodiversidad suramericana. **26** (10).

ROSAS VR y PÉREZ PG. 2007. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Rev. Mex. Biodiv*, **79** (2).

SALGADO-MALDONADO G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico (Zootaxa 1324). Magnolia Press, 357 pp.

SALGADO M. G. 1979. Procedimientos y técnicas generales empleados en los estudios helmintológicos. Departamento de pesca. México. 55 pp.

SALGADO MG, CABAÑAS C, SOTO GE, PINEDA LR, CASPETA MJ, AGUILAR CE y MERCADO SN. 2004a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Panuco river basin, east-central

Mexico. *Comp. Parasitol*, **71**(2):190-202. Disponible en:
<http://www.bioone.org/doi/abs/10.1654/4088>

SALGADO MG & PINEDA LR. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions*, **5**: 261–268.

SALGADO MG, PINEDA LR, GARCÍA ML, LÓPEZ JS, VIDAL MV y AGUIRRE ML. 2004b. Helmintos, parásitos de peces dulceacuícolas. En *Biodiversidad del Estado de Tabasco*. Cap. **6**: 93-114. México.

STASIUK SJ, SCOTT MJ & GRANT WN. 2012. Developmental plasticity and the evolution of parasitism in an unusual nematode, *Parastrongyloides trichosuri*. *EvoDevo*, **3** (1).doi:10.1186/2041-9139-3-1.

MOORE J. 1987. Some roles of parasitic helminths in trophic interactions. A view from North America. *Revista Chilena de Historia Natural*, **60**: 159-179.

MORENO O, GRANADO C & GARCÍA NF. 1986. Variabilidad morfológica de *Lernaea cyprinacea* (Crustácea: copépoda) en el embalse de Arrocampo (Cuenca del Tajo: Cáceres). *Limnetica*, **2**: 265-270.

POULIN R. 2006. The many roads to parasitism: A tale of convergence. In D. Rollinson & S. I. Hay, editors: *Advances in Parasitology*, Vol. **74**, Burlington: Academic Press, pp. 1-40. DOI: 10.1016/B978-0-12-385897-9.00001-X.

POULIN R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Segunda edición, 332 pp.

POULIN R, PATERSON RA, TOWNSEND CR, TOMPKINS DM & KELLY DW. 2011. Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 56: 676–688. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02425.x.

PRICE PW. 1976. General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution*, 31 (2): 405-420.

RAISSY M & ANSARI M. 2012. Parasites of Some Freshwater Fish from Armand River, Chaharmahalva Bakhtyari Province, Iran. *Iranian J Parasitol*, 7 (1): 73-79.

SCHMID-HEMPEL P. 2011. *Evolutionary Parasitology: The integrated Study of Infections, Immunology, Ecology and Genetics*. Oxford University Press, New York. 516 pp.

SALGADO-MALDONADO G & NOVELO-TURCOTTE M. 2009. *Acanthocephalus* *amini* n. sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from the freshwater fish *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) (Cichlidae) in Mexico. *Syst Parasitol*, 73 (3): 193-198. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11230-009-9189-3>

SALGADO-MALDONADO G, CASPETA-MANDUJANO JM & MARTÍNEZ-RAMPIREZ E. 2010. *Neoechinorhynchus* (*Neoechinorhynchus*) *chimalapasensis* n. sp. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from the freshwater fish *Awaous banana* (Valenciennes) (Gobiidae) in Mexico. *Syst Parasitol*, 75(3):231-237. DOI: 10.1007/s11230-009-9218-2.

SALGADO-MALDONADO G. 2013. Redescription of *Neoechinorhynchus* (*Neoechinorhynchus*) *golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) and description of a new species from freshwater cichlids (Teleostei: Cichlidae) in Mexico. *Parasitol Res*. DOI: 10.1007/s00436-013-3374-7.

SITJA-BOBADILLA. 2008. Living off a fish: A trade-off between parasites and the immune system.

SCHOLZ T & SALGADO-MALDONADO G. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: A Review. *Am. Midl. Nat.*, 143: 185-200.

THATCHER VE & WILLIAM EH. 1998. Comparative morphology of three native lernaids (Copepoda: cyclopoida) from amazon fishes and description of two new genera. *Journal of Aquatic Animal Health*, 10: 300-308.

TORCHIN ME, LAFFERTY KD, DOBSON AP, MCKENZIE VJ & KURIS AM. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421: 628-630. DOI:10.1038/nature01346.

URQUIZA SJ y ROSALES JJ. 2000. Las cuencas hidrológicas y la cultura. Consejo de Cuenca del Río Pánuco. Santiago de Querétaro, Qro. 16 pp.

VELÁZQUEZ VE y VEGA CM. 2004. Los peces como indicadores del estado de salud de los ecosistemas acuáticos. CONABIO. *Biodiversitas*, 57: 12-15.

VIDAL-MARTÍNEZ VM, PECH D, SURES B, PURUCKER TS & POULIN R. 2009. Can parasites really reveal environmental impact?. *Cell Press*, 26 (1): 44-51. DOI:10.1016/j.pt.2009.11.001.

WEBER M, WEY-FABRIZIUS AR, PODSIADLOWSKI L, WITEKA A, SCHILL RO, SUGÁR L, HERLYNE H & HANKELN T. 2013. Phylogenetic analyses of endoparasitic Acanthocephala based on mitochondrial genomes suggest secondary loss of sensory organs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 182–189.
