

**Informe final* del Proyecto M135
Helminfos parásitos de peces del sureste de México**

Responsable: Dr. Víctor Manuel Vidal Martínez
Institución: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida
Departamento de Recursos del Mar
Laboratorio de Parasitología
Dirección: Carretera Antigua a Progreso Km 6, Cordemex, Mérida, Yuc, 97310 ,
México
Correo electrónico: vvidal@mda.cinvestav.mx
Teléfono/Fax: Tel: 01(99) 8 12 960 ext. 300, 01(99) 8 12 960 ext. 281 Fax: 01(99) 8 12
2917
Fecha de inicio: Septiembre 15, 1997
Fecha de término: Julio 17, 2001
Principales resultados: Base de datos, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Vidal Martínez, V. M. y M. L. Aguirre Macedo. 2000. Helminfos parásitos de peces del sureste de México. Instituto Politécnico Nacional. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M135.** México, D.F.

Resumen:

Proyecto financiado parcialmente con recursos de la Fundación MacArthur
El presente proyecto pretende completar el registro helmintológico de los Ciclidos de América Tropical (desde el río Papaloapán en el Sureste de México hasta el río Paraná en Paraguay). Para tal efecto, se implementará una base de datos con información bibliográfica (para América Tropical) y original (para el Sureste de México) a cerca de los helmintos de estos peces. El objetivo principal del proyecto será determinar la contribución relativa de la producción de helmintos especialistas y generalistas a la composición de la helmintofauna de los Ciclidos en América Tropical y Sureste de México. Este estudio permitirá determinar si son los factores locales o regionales los que determinan la riqueza y composición de especies en las comunidades de los helmintos de los Ciclidos del Sureste de México. Si son los factores regionales los que determinan la riqueza y composición de estas comunidades, sería teóricamente posible predecir cuál sería el intervalo de especies de helmintos al cual se ven expuestas las poblaciones silvestres de Ciclidos. Dado esto, sería factible predecir a que helmintos se verían expuestos lo Ciclidos que se cultivan en jaulas flotantes en cuerpos de agua del Sureste de México. De otra forma, si son los factores locales los que determinan la riqueza y composición de las comunidades de helmintos de los Ciclidos nativos, entonces la única forma de predecir a que helmintos se verían expuestos los peces cultivados sería a través de uso de poblaciones centinela.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

Índice

Introducción.....	1
Objetivo general.....	1
Objetivos particulares.....	2
Capítulo 1.....	3
Introducción.....	4
Materiales y métodos	6
Resultados	9
Discusión.....	12
Capítulo 2.....	23
Introducción.....	24
Materiales y métodos.....	26
Resultados	28
Discusión.....	41
Literatura.....	47

CINVESTAV-IPN Unidad Mérida

Departamento de Recursos del Mar

**Proyecto M-135 Helmintos parásitos de peces del
sureste de México.**

Responsables

**Dra. Ma. Leopoldina Aguirre Macedo
Dr. Victor Manuel Vidal Martínez**

Participantes:

**Tee. Hist. Gregory Arjona Torres
Biól. David González Solís
M. en C. Maria Isabel Jiménez García
M. en C. Edgar Mendoza Franco
QFB. Sandra Martha Laffon Leal Biól.
Ana Teresa Sabasflores Díaz de León
Biól. Ana Ma. Sánchez-Manzanilla
Quim. Clara Margarita Vivas Rodríguez**

Proyecto M-135 Helmintos parásitos de peces del sureste de México. Resumen ejecutivo del Informe final

Introducción

Los objetivos principales del presente proyecto fueron completar el registro helmintológico de los cíclidos de América tropical y establecer el registro helmintológico de 10 especies de peces de 2 lagunas costeras de Yucatán (Celestún y Ría Lagartos) en épocas de secas y lluvias. El Laboratorio de Parasitología del CINVESTAV-IPN Unidad Mérida, ha dedicado los últimos 13 años al estudio de la parasitofauna de estos *peces*. Sin embargo, esta información se encuentra restringida á especialistas, pues la mayoría ha sido publicada en Inglés en revistas de circulación internacional. En este sentido, la aplicabilidad de los resultados del presente proyecto es inmediata: si un acuacultor conoce los parásitos presentes en el area en que cultivará a sus peces, le será posible aplicar los tratamientos profilácticos o curativos pertinentes. Con este fin, la base de datos (de cíclidos neotropicales) y el atlas ilustrado de los helmintos de cíclidos nativos e introducidos del Sureste de México persiguen hacer accesible al publico en general y en particular a los acuacultores el conocimiento acumulado hasta el momento en la parasitología de estos organismos. Con respecto al los helmintos de peces de lagunas costeras, actualmente los helmintos son considerados como bioindicadores del estado de salud de los ecosistemas (ver citas en capítulo 2). El presente proyecto además de avanzar en el conocimiento de la biodiversidad estableciendo el registro helmintológico de los peces de lagunas costeras de Yucatán, sienta la línea de base para estudios posteriores que usen á los helmintos como indicadores en estudios de impacto ambiental de los ecosistemas costeros.

Objetivo general

Complementar y sistematizar el registro helmintológico de las especies de cíclidos nativos, no nativos y de peces de lagunas costeras en el Sureste de México.

Objetivos particulares

- Complementar y sistematizar el registro helmintológico de las especies de cíclidos nativos y no nativos de América tropical.
- Complementar y sistematizar el registro helmintológico de 11 especies de cíclidos nativos del Sureste de México.
- Determinar la helmintofauna de las 10 especies de peces más abundantes en las Rías de Celestún y Río Lagartos, Yucatán.
- Comparar el grado de similitud en la helmintofauna de las especies de peces presentes en las dos localidades.
- Identificar y elaborar una base de datos con los registros de helmintos de peces de lagunas costeras ya existentes para otras especies de peces y otras localidades en el estado.

Materiales y métodos

Los métodos específicos para cada una de las secciones de este informe son especificados en los capítulos correspondientes.

Resultados:

Dada la extensión y peculiaridades de cada una de las secciones que forman al proyecto M-135, se ha juzgado pertinente dividir los resultados de este informe en 2 capítulos.

Determinantes zoogeográficos de la composición de la helmintofauna de los cíclidos neotropicales**Resumen**

El objetivo principal del estudio fue determinar la contribución relativa de las especies de helmintos generalistas y especialistas a la composición de la helmintofauna de los cíclidos nativos de América tropical. La información obtenida incluye datos publicados y no publicados de 3 regiones: América del Sur (AS), América Central (AC) y el sureste de México (SM). La helmintofauna de los cíclidos en su tierra de origen o "heartland" (la región amazónica) incluye especialistas autogénicos especialistas (componente filogenético), un elevado número de generalistas autogénicos, y un pequeño número de generalistas alogénicos (componente ecológico). Se determinó que con incremento en la distancia de la tierra de origen, hubo un incremento en el número de especialistas, pero también un fuerte cambio en la composición de especies entre AS y SM. Sin embargo, el número promedio de especies de helmintos y la composición de especies son extremadamente similares entre AC y SM. Los resultados por tanto sugieren que los cíclidos centro Americanos produjeron sus propios especialistas, mismos que posteriormente transportaron al sureste de México. Se argumenta que en comunidades de helmintos "jóvenes" evolutivamente, la presencia de un componente predecible de especialistas está relacionado con el hecho de que estas comunidades están aún en desarrollo. Por tanto, aún si las especies de hospederos (cíclidos en este caso) especían profusamente, los especialistas no lo

harán, pero en cambio si parasitarían a las nuevas especies de hospederos. Consecuentemente, si este pequeño grupo de especialistas esta presente en mas de las *especies* de hospederos y se distribuye con ellas a nuevas localidades, ello incrementará la similitud entre localidades y por tanto la predictibilidad. Por el contrario, en las comunidades de helmintos viejas evolutivamente de cíclidos sudamericanos, el grado de diferenciación entre especialistas es tan alto, que cada especie de hospedero tendrá sus propios especialistas, con el correspondiente decremento en similitud entre localidades y por tanto en predictibilidad.

Introducción

Actualmente sigue siendo un tema de debate, si las comunidades de helmintos son entidades predecibles, estructuradas por interacciones bióticas y características abióticas, o si son simples asociaciones locales impredecibles de poblaciones independientes. Las investigaciones respecto a este problema han sido conducidas principalmente a nivel local, o comparando variaciones entre localidades (Esch *et al.* 1988). Sin embargo, recientemente ha venido a ser evidente que, a pequeñas escalas espaciales, temporales o taxonómicas, fenómenos estocásticos pueden hacer a los sistemas locales impredecibles (Lenin, 1992; Sale y Guy, 1992). Kennedy y Bush (1994) encontraron que incrementando las escalas de estudio espacial y taxonómica, mejoró el nivel de predictibilidad de la estructura y composición de las comunidades de macroparásitos del salmón *Oncorhynchus mykiss* a nivel local. Estos autores sugieren que, en su tierra de origen (o heartland), *O. mykiss* tiene una gran proporción de especialistas porque ambos hospederos y macroparásitos han co-evolucionado por un largo período de tiempo y porque existen peces relacionados filogenéticamente con los cuales intercambiar parásitos. Si este hospedero es

transportado a otros lugares, podría perder especialistas y adquirir mas generalistas de especies de peces no relacionadas filogenéticamente conforme se incrementa la distancia de la tierra de origen. Claramente, los movimientos antropogénicos de salmónidos en tiempo ecológico han producido patrones como los sugeridos por Kennedy y Bush (1994). Sin embargo, los peces pueden también dejar su tierra de origen a través de migraciones naturales en tiempo geológico. ¿Que pasaría si los miembros de una familia de peces migraran naturalmente de su tierra de origen? ¿Perderían especialistas y adquirirían generalistas como sugieren Kennedy y Bush? ¿Especiarían sus especialistas produciendo nuevos especialistas?

A la fecha, el efecto de procesos a gran escala sobre la estructura de las comunidades de helmintos en una localidad ha sido estudiado solo en latitudes templadas (Guegan y Kennedy, 1993; Kennedy y Bush, 1994; Kennedy y Guegan, 1994; Poulin, 1995, 1997, 1998). El principal problema para llevar a cabo este tipo de investigaciones en latitudes tropicales ha sido la accesibilidad y confiabilidad taxonómica de los datos. Sin embargo actualmente existen datos razonablemente confiables de cíclidos amazónicos (Thatcher, 1991; Moravec, 1998), centroamericanos (Vidal-Martínez, datos no publicados) y del sureste de México (Pineda-López, 1994; Vidal-Martínez, 1995; Salgado-Maldonado e€al., 1997) todos ellos condensados en el presente informe.

Los cíclidos han estado presente en América del Sur desde el Mesozoico (100-170 millones de años (Myr) ((Conkel, 1993), donde evidentemente ellos co-evolucionaron con sus helmintos, resultando en un gran número de especialistas (Vidal-Martínez, 1995). Estos cíclidos migraron de América del sur a América Central durante el Mioceno u Oligoceno tardío (38-24.6

Myr), alcanzando el sureste de México durante el Plioceno o Pleistoceno (5.1-2 Myr) (Myers, 1966; Bussing, 1976, 1985).

Basados en esta cronología, las predicciones pueden ser hechas: 1) que los cíclidos perdieron a sus helmintos especialistas de la tierra de origen, pero desarrollaron nuevos durante la migración; 2) que los cíclidos efectivamente ganaron más generalistas conforme mayor vino a ser la distancia respecto de América del Sur. Para examinar estas predicciones, 2 bases de datos fueron elaboradas, incluyendo todos los registros para helmintos de cíclidos neotropicales, y todas las localidades en las cuales tales helmintos han sido colectados o registrados en América tropical. Por tanto, los objetivos del presente informe fueron: 1) enlistar las especies de helmintos infectando cíclidos nativos de América tropical; y 2) determinar la contribución relativa de las especies generalistas y especialistas a la composición de la helmintofauna de los cíclidos de América tropical.

Materiales y Métodos

Para los propósitos del presente estudio, América tropical se considerará como la región extendiéndose desde el Río Paraná en Paraguay hasta el Río Papaloapan en el sureste de México. Estos límites están basados en la evidencia geológica, paleontológica y biológica presentada por Whitmore and Prance (1987). Los helmintos incluyen a los monogéneos, digéneos (ambos adultos y formas larvales, específicamente las metacercarias), cestodos, nematodos y acantocéfalos. La nomenclatura empleada fue aplicada con base en las publicaciones de los siguientes expertos: Delane Kritsky (Universidad Estatal de Idaho, EU) y Thatcher (1991) para monogéneos, Ana Kohn (Instituto Oswaldo Cruz, Brazil) para digéneos; Frantisek Moravec (Instituto de

Parasitología de la República Checa) para nematodos, Schmidt (1986) para cestodos, y Amin (1985) para acantocéfalos.

La primera base de datos incluye las especies de helmintos de cíclidos en América tropical para los cuales existe información publicada (Apéndice 1). La segunda base de datos incluye todas las localidades en las cuales cada especie de helminto ha sido registrado en la región en estudio (Apéndice 2). La especificidad hospedatoria fue determinada mediante el conteo del número de especies de hospederos (cíclidos y no cíclidos) de los cuales cada especie de helmintos ha sido registrada. Una especie de helmintos especialista fue definida como aquella restringida a una sola familia de hospederos, mientras que una generalista fue aquella registrada en varias familias de hospederos. Esta medida de la especificidad hospedatoria se conoce como rango de hospederos (Rohde, 1994). La información de ambos apéndices y la especificidad hospedatoria de cada especie de helminto se obtuvo con base en las siguientes publicaciones: Bravo-Hollis y CaballeroDeloya (1971, 1979), Villalobos (1982), Thatcher (1991), Moravec (1998), Lamothe et al. (1997), así como mediante una revisión de la literatura existente para América tropical en el *Helminthological Abstracts* desde Enero de 1966 hasta Mayo de 1999.

Se obtuvo información de 3 regiones: el sureste de México, desde el Río Papaloapan hasta la frontera Mexicana con Guatemala y Belice (SM); América Central, la costa atlántica de Nicaragua, principalmente en los alrededores de la Bahía de Bluefields, y Panamá (CA); y América del Sur, desde Colombia hasta el Río Paraná en Paraguay (AS). Los datos para las distintas regiones fueron descritos por medio del número promedio de helmintos por especie de hospedero, de especialistas por especie de hospedero, de generalistas por especie de hospedero, de autógenos por especie de hospedero, y de alogénicos por especie de hospedero. Los

helminchos autogénicos se definieron como aquellos que usan como hospederos definitivos a organismos acuáticos, mientras que los alogénicos fueron aquellos que maduran en aves o mamíferos (Esch y Fernández, 1993).

Más de las siguientes interpretaciones están basadas en el uso de medias antes que en totales del número de especies de helmintos. Aunque esto afecta la comparación directa con estudios relacionados (p. ej. Kennedy y Bush, 1994, Poulin, 1998), se decidió no usar valores totales, pues ellos esconden información provista por las medias. Adicionalmente, el uso de medias permitió la evaluación estadística de hipótesis.

En vista de los diferentes esfuerzos de muestreo entre regiones, el número promedio de especies por hospedero fue comparado utilizando una prueba de t de dos muestras con bootstrap por medio del programa RT (Manly, 1997). Las distribuciones de frecuencias de las especies de helmintos en cada una de las 3 regiones fueron calculadas por bootstrapping. Si, por ejemplo, existen datos en 5 especies de peces para CA, y datos en 25 especies de peces para SM, estos 30 valores son agrupados y sometidos a bootstrap 10,000 veces, produciendo esto 2 muestras: una para CA y una para SM. La prueba de t con bootstrap muestra entonces si las medias de estas muestras son significativamente diferentes. La hipótesis nula fue que los valores medios de ambas muestras no eran significativamente distintas. Por ejemplo, con un test de una cola a un alfa de 0.05, una distribución de frecuencias es significativamente mayor a $100 * 0.05 = 5\%$ si excede $100 * (1 - 0.05)\% = 95\%$ de los valores de t, o es significativamente menor si es menor que $100 (1 - 0.05)\% = 95\%$. Es importante tener en mente que el programa RT no da un valor específico de t para comparar con tablas de t, sino el valor de probabilidad. Se utilizaron pruebas estadísticas

paramétricas cuando el comportamiento de las variables fue normal de acuerdo con los mostrado por gráficos rankit (Sokal y Rohlf, 1981).

Para determinar el grado de similitud entre las 3 regiones, se utilizó el índice cualitativo de similitud de Jaccard que se basa en el uso de datos de presencionalausencia de especies de helmintos. Se aplicó un análisis de conglomerados por separado a las especies de hospederos y a las localidades en términos de las especies de helmintos que comparten. Las diferencias estadísticas en los valores de similitud media entre las 3 regiones se determinaron por medio de una prueba de t de 2 colas a un alfa de 0.05. Los índices de similitud y el análisis de conglomerados fueron calculados utilizando el programa MVSP v.3.

Resultados

Los Apéndices 1 y 2 en Vidal y Kennedy (2000) presentan la recopilación de datos de 150 especies de helmintos de 63 especies de cíclidos nativos de 132 localidades en América tropical, con la Tabla 1 mostrando un resumen del Apéndice 1. La Tabla 2 muestra las diferencias significativas entre los valores medios de las 6 categorías de la Tabla 1, mas el número promedio de especies alogénicas generalistas. Las Tablas 1 y 2, muestran que el número promedio de especialistas, generalistas, alogénicos y autogénicos es mayor en SM que en SA con un número notablemente bajo de especies alogénicas en esta última región. Las comparaciones entre SM y SA resultan confiables debido al relativamente elevado número de referencias entre ambas regiones (Tabla 1). Este no es el caso de CA, donde las referencias consisten únicamente de datos no publicados para 5 especies de cíclidos y 6 localidades (Vidal-Martínez, datos no publicados). Aún cuando el número promedio de generalistas y especialistas fue aparentemente mayor en CA

Tabla 1. Características de la helmintofauna de los cíclidos nativos a lo largo de su intervalo geográfico en América tropical. Todos los helmintos alogénicos fueron generalistas, por tanto no fue necesario incluir una columna específica para ellos.

<i>Región geográfica</i>	Especies especialistas	Especies generalistas	Especies alogénicas	Especies autogénicas	Generalistas autogénicos	Especialistas autogénicos	Número de referencias de especialistas y generalistas
<i>Sureste de México (SM)</i>							
Total y media (\pm SD)	2316 \pm 4	65112 \pm 12	3017 \pm 6	66110 \pm 10	4315 \pm 6	2214 \pm 4	27130
Mínimo	1	0	0	0	0	0	
Máximo	7	44	20	38	26	11	
<i>América Central (CA)</i>							
Total y media (\pm SD)	913 \pm 1	20/7 \pm 3	1214 \pm 1	1716 \pm 2	813 \pm 1	813 \pm 1	4
Mínimo	1	4	4	4	1	1	
Máximo	5	11	7	8	4	4	
<i>Sudamérica (SA)</i>							
Total y media (\pm SD)	3012 \pm 2	1912 \pm 1	410.2 \pm 0.4	4512 \pm 2	1510.8 \pm 1	3011 \pm 2	18149
Mínimo	0	0	0	0	0	0	
Máximo	11	4	1	13	4	11	

Tabla 2. Diferencias significativas entre los componentes de la helmintofauna de los cíclidos nativos de América tropical a lo largo de su intervalo geográfico. Los códigos son los siguientes: SM=*Sureste* de México, CA = *América Central* y SA = *Sudamérica*, =P<0.05, **=P<0.01y***=P<0.001.

	Número promedio de especialistas			Número promedio de generalistas			Número promedio de alogénicos			Número promedio de autogénicos			Número promedio de autogénicos especialistas			Número promedio de autogénicos generalistas			Número promedio de alogénicos generalistas		
	SM	CA	SA	SM	CA	SA	SM	CA	SA	SM	CA	SA	SM	CA	SA	SM	CA	SA	SM	CA	SA
SM						**			***			***			***			***			***
CA						***			***												***
SA																					

Tabla 3. Similitud composicional de la helmintofauna de los cíclidos nativos de América tropical. Los datos son valores promedio (t SD) del índice de similitud cualitativo de Jaccard. Los acrónimos son los siguientes: SM=*Sureste* de México, CA = *América Central* y SA = *Sudamérica*

Regiones geográficas	Entre especies de peces			Entre localidades		
	Especialistas y generalistas	Especialistas	Generalistas	Especialistas y generalistas	Especialistas	Generalistas
SMCASA	0.06 ± 0.11	0.09 ± 0.16	0.06 ± 0.12	0.07 ± 0.12	0.14 ± 0.18	0.08 ± 0.13
SMCA	0.14 ± 0.13	0.20 ± 0.18	0.13 ± 0.15			0.12 ± 0.14
SM	0.14 ± 0.14	0.23 ± 0.19	0.14 ± 0.16	0.12 ± 0.12	0.20 ± 0.20	0.12 ± 0.14
CA	0.25 ± 0.06	0.11 ± 0.13	0.13 ± 0.15	0.42 ± 0.22	0.53 ± 0.21	0.50 ± 0.25
SA	0.005 ± 0.03	0.005 ± 0.04	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.15	0.03 ± 0.14	0.11 ± 0.28

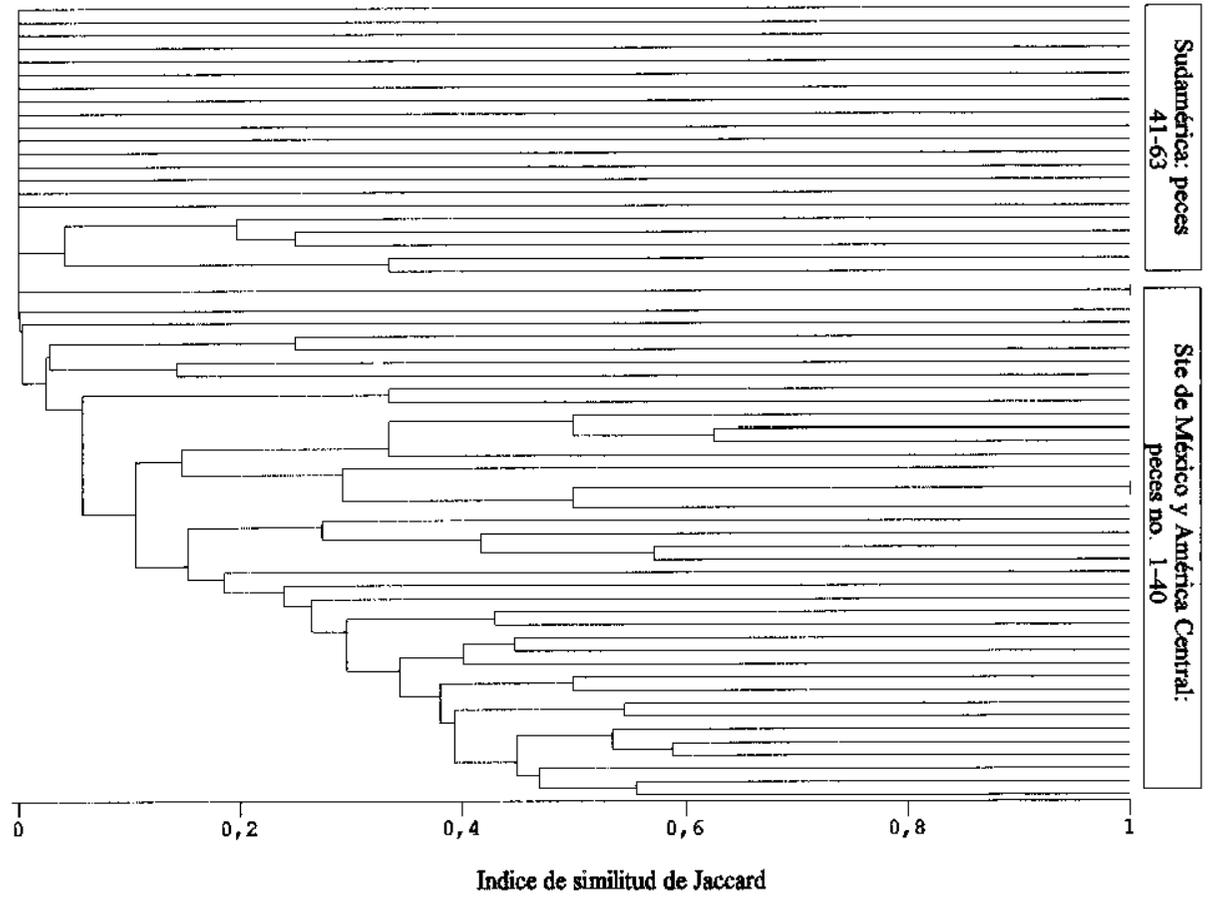
que en SA, solo hubo diferencias significativas en el número promedio de alogénicos generalistas entre las dos regiones (Tabla 2).

Las Figuras 1-4 muestran la similitud composicional de los cíclidos neotropicales y localidades de América tropical en términos de las especies compartidas de especialistas y generalistas por separado. Las 4 Figuras tienen 2 grupos, SM y CA en un grupo y SA en otro grupo. Es claro que se mezclan los cíclidos de CA y SM. Los valores de similitud de las especies de peces y localidades fueron bajos (Figs. 1-4; Tabla 3), aunque los menores valores de similitud fueron obtenidos para SA por especie de pez y localidades en todas las categorías de la Tabla 3. Los valores de similitud entre las especies de peces y localidades fueron comparables tanto para generalistas como para especialistas cuando SM y CA fueron combinados. Sin embargo, los mas altos valores de similitud para ambas especies de peces y localidades se obtuvieron cuando CA fue examinada por separado (Tabla 3)_

Discusión

Las principales predicciones de este estudio fueron que: 1) los cíclidos perdieron helmintos especialistas propios de su tierra de origen durante su migración desde SA a SM, y que nuevos especialistas especiaron mientras estos peces estaban en el proceso de migración; y 2) que estos peces ganaron mas generalistas conforme la distancia de SA se incrementó. Ambas predicciones son corroboradas por los datos presentados en este trabajo. El número promedio de especialistas se incrementa con la distancia de SA, aunque la composición de especies es diferente netre SA y CA o SM. Comparando las especies de helmintos por especie de hospedero o localidad, CA y SM

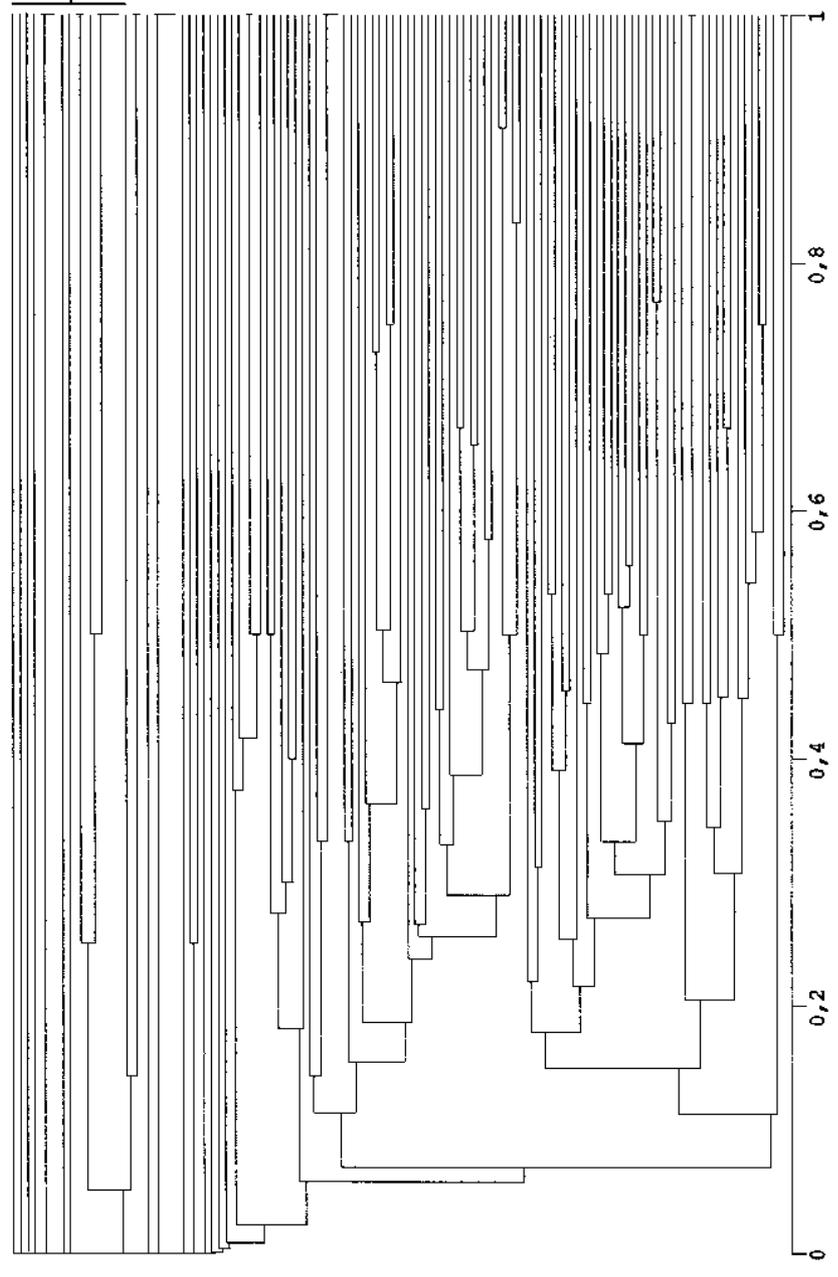
Fig. 1. Similitud composicional entre ciclidos neotropicales debido a helmintos generalistas



SA: 1,109-132, excepto 110-111, 113,
118-119, 122-123

SM yCA: 2-103, excepto 27, 37, 50, 51, 67, 82, 86, 91

Fig. 2. Similitud composicional entre localidades debido a generalistas



Indice de similitud de Jaccard

Fig. 3. Similitud composicional entre localidades debido a especialistas

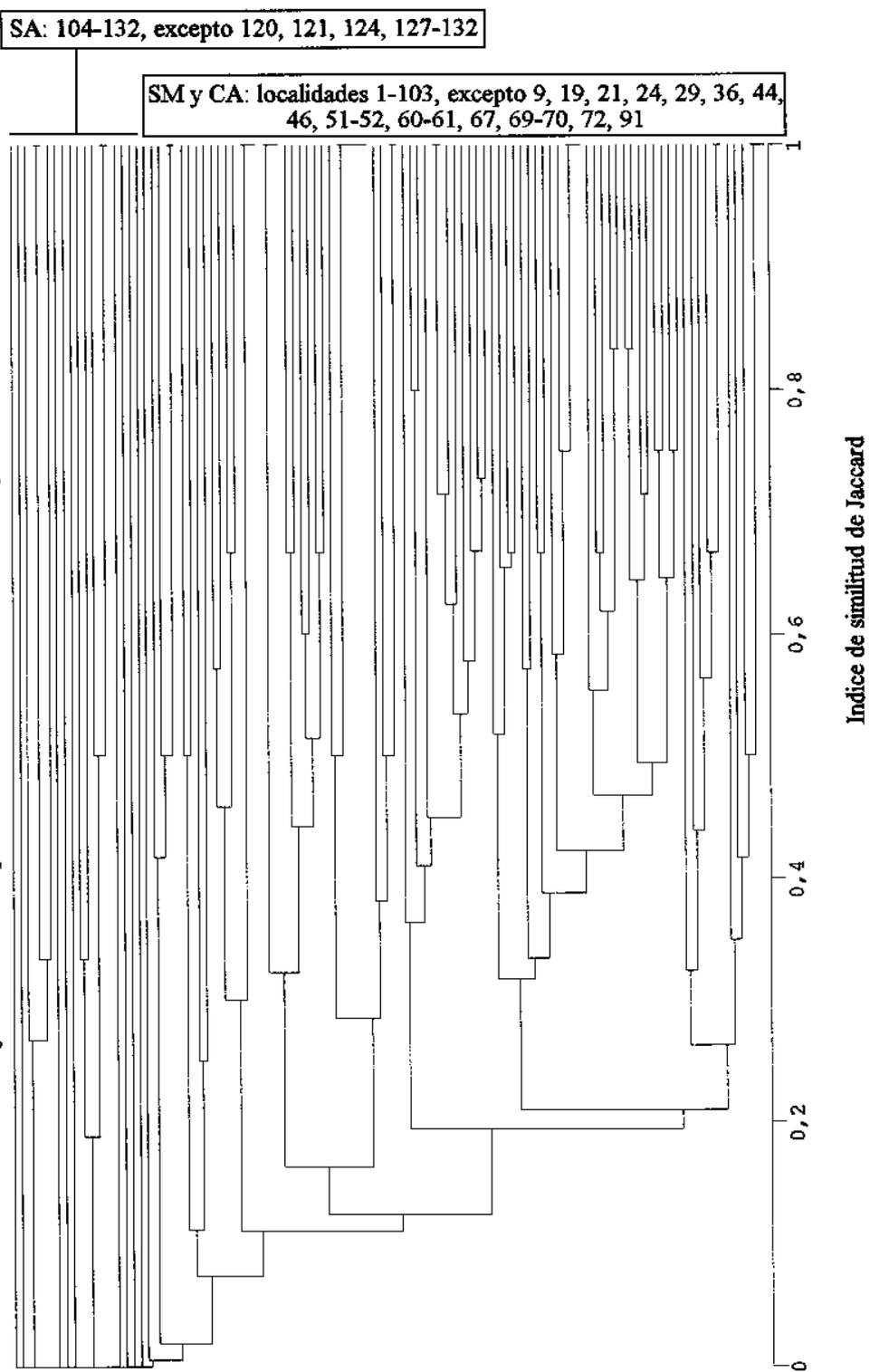
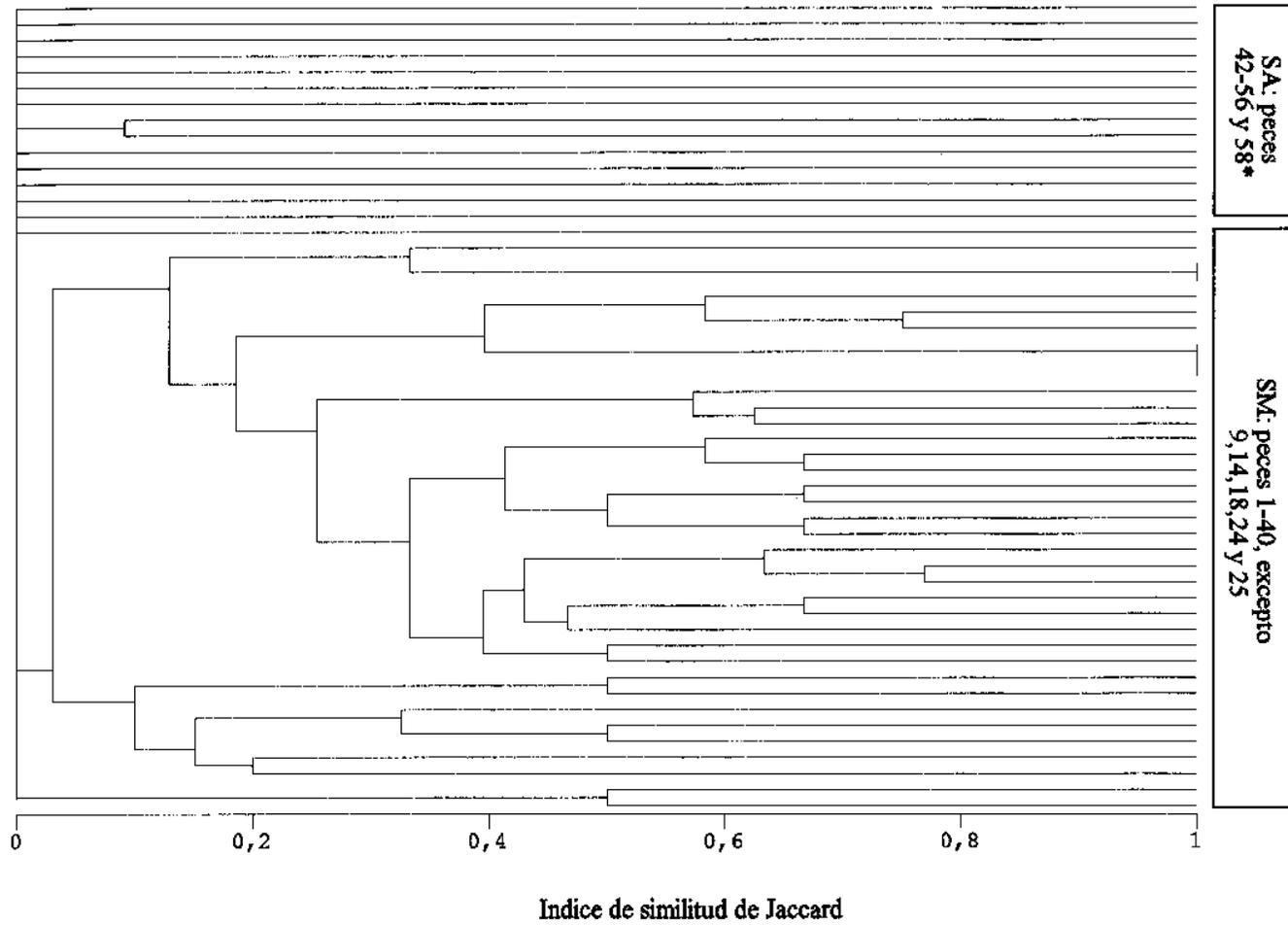


Fig. 4. Similitud composicional entre ciclidos neotropicales debido a especialistas



son muy similares respecto a sus helmintos especialistas. Hay también un incremento en el número promedio de generalistas de SA hacia SM.

La segunda predicción soporta la idea de Kennedy y Bush (1994) de que con un incremento en la distancia desde la tierra de origen, se incrementa el número de generalistas. Sin embargo, los resultados del presente estudio no soportan la hipótesis de estos autores respecto de que el número de especialistas simultáneamente decrece con esta distancia.

Dentro de su *tierra de origen*, la composición general de especies de las comunidades de helmintos de cíclidos es predecible en que un gran número de helmintos serán especialistas (30 especies de monogéneos, cestodos, nematodos y acantocéfalos altamente *específicos*, ver Apéndice 1). Esto confirma la hipótesis de que los cíclidos y sus helmintos co-evolucionaron en SA y que estas comunidades han desarrollado un componente filogenético bien diversificado. El segundo componente de la helmintofauna de los cíclidos (los generalistas), es más pequeño en la tierra de origen en comparación con el de los especialistas (Tabla 1).

Los resultados de las Tablas 1 y 2 sugieren que el número promedio de especialistas fue mayor conforme la distancia respecto de SA se incrementó, pero no con respecto a CA. Aún cuando la comparación de especies de hospederos estudiadas para SM y CA. se hizo con base en 35 y 5 especies respectivamente, no hubo diferencias significativas en el número promedio de especialistas o generalistas entre ambas regiones. Debido a este hecho, SM y CA pueden ser consideradas una sola región: Mesoamérica "MA". Soporte adicional para esta afirmación viene de los resultados de la similitud composicional (ver abajo), y de la similitud de las proporciones de autógenos especialistas (96% para SM y 88% para CA). La Tabla 1 muestra que el mayor número de especies/géneros (18/9) de cíclidos nativos pertenece a SA, mientras que en "MA" hay

unicamente 2 géneros (*Cichlasoma* y *Petenia*) y 35 especies. Esto confirma que el decremento en el número de especialistas no está asociado con un decremento en el número de géneros de cíclidos. Hay dos posibles explicaciones para estos resultados: 1) un esfuerzo diferencial en la investigación en las dos regiones, lo cual es poco probable debido al relativamente alto número de referencias para ambos SA y "MA" (Tabla 1); o 2) La helmintofauna de los cíclidos en SA presenta un alto nivel de endemismo, particularmente respecto a los especialistas, lo cual produce un bajo número de especies por pez. Esta última es una explicación más probable y sugiere que cada especie de pez tiene sus propios especialistas.

El número promedio de generalistas se incrementa conforme crece la distancia de SA (Tablas 1 y 2). Los cíclidos de SA están infectados por generalistas autógenos y alogénicos, ambos de los cuales se incrementan cuando *se compara con "MA"*. Los autógenos fueron claramente helmintos de especies de peces no relacionadas filogenéticamente con los cíclidos en SM y SA, tal es el caso de los carácidos, los pimelódidos o los ciprinodóntidos (Thatcher, 1991). Sin embargo, el extremadamente bajo número de especies alogénicas en SA, y el sustantivo incremento en el número de alogénicos en "MA" son importantes de remarcar. Una posible explicación para este incremento puede ser la migración de aves, como sugiere la evidencia de transporte intercontinental de digeneos por aves entre SA y Norte América (Tallman *et al.*, 1985), así como el éxito de las aves como dispersores de parásitos en el Reino Unido (Kennedy, 1998). Kennedy y Bush (1994) encontraron un patrón similar de incremento en el número de especies de macroparásitos generalistas en *Onchorhynchus spp.*, con incremento en la distancia de su tierra de origen.

Los resultados del análisis de similitud composicional sugieren que SM y CA son regiones similares y que pueden ser consideradas como una única región (Figs. 1 y 2; Tabla 3). La similitud promedio para las 3 regiones (SA, CA y SM) fue baja, muy probablemente debido a la gran cantidad de 0's en todas las matrices. Las mayores valores de similitud obtenidos para especialistas y generalistas en CA, son debidos a que los datos fueron colectados de localidades muy cercanas entre si en la Bahía de Bluefields, en la costa Atlántica de Nicaragua. Un decremento en la similitud es de esperarse conforme la cobertura geográfica aumente al incluir mas localidades, ya que los mismos especialistas y generalistas no estarán presentes en todas la localidades. Dadas estas circunstancias, los valores anticipados de similitud para CA deben ser similares a aquellos de SM. Mas importantes sin embargo, son los extremadamente bajos valores de similitud encontrados entre especies de cíclidos y localidades en SA (Tabla 3), los cuales están relacionados a endemismo en la presencia de generalistas en SA. Desafortunadamente, no existen actualmente datos para desarrollar un estudio detallado de los niveles de infección, aunque si estos niveles son bajos, una alta estocasticidad demográfica podría ser esperada. Consecuentemente, si las especies generalistas están presentes en diferentes localidades en bajos niveles de infección, ellas podrían extinguirse de estas localidades, lo cuál podría explicar los bajos niveles de similitud interlocalidad.

La explicación mas probable para la diferencia en el número promedio de especies y los valores de similitud promedio entre SA y SM es que los cíclidos desarrollaron su propia heimintofauna de especialistas durante su viaje de SA y a través de CA hasta llegar a SM. Estos patrones se ajustan al modelo II de especiación alopátrica (Brooks & McLennan 1991), el cuál establece que nuevas especies de helmintos serán producidas cuando ambos hospederos y sus

parásitos estén genéticamente aislados del pool genético ancestral. Investigaciones previas han mostrado que los cíclidos vinieron de SA hasta CA a finales del terciario (Bussing, 1976; Conkel, 1993), donde ellos estuvieron aislados del pool ancestral en SA durante suficiente tiempo para producir sus propios especialistas. Sin embargo, los cíclidos no migraron a SM sino hasta tiempos del Plioceno-Pleistoceno (5.1 a 2.0 millones de años) (Bussing, 1985), significando esto que la helmintofauna de los cíclidos del sureste de México, puede considerarse de origen centroamericano.

Estas explicaciones coinciden con las conclusiones alcanzadas por Salgado-Maldonado (1993), quién sugirió que los cíclidos tuvieron suficiente tiempo en CA para desarrollar sus propios especialistas. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo no coinciden con los de Kennedy y Bush (1994) para las comunidades de helmintos de *Onchorhynchus spp.* Estos autores encontraron que, cuando un hospedero es removido de su tierra original, pierde gradualmente sus helmintos especialistas. En el caso extremo, donde un hospedero habita una región verdaderamente nueva sin géneros de peces relacionados filogenéticamente, la riqueza de la comunidad entera decae y los generalistas son adquiridos de especies de peces no relacionadas. Los presentes resultados demuestran que un patrón opuesto ocurre en tiempo geológico. Esto es, que con un incremento en la distancia desde SA, ha habido un incremento en el número promedio de especialistas. Kennedy y Bush (1994) especificaron que sus resultados eran una consecuencia de movimientos antropogénicos de peces y helmintos en tiempo ecológico. En una escala regional en latitudes tropicales, Kennedy (1995) en Australia y Salgado-Maldonado y Kennedy (1997) en México, encontraron que la predictibilidad de las comunidades de helmintos de peces de agua dulce dentro y entre localidades se incrementa con la presencia de los especialistas. Vidal

Martínez *et al.* (1998) encontró a una escala local que el primer grupo de macroparásitos en infectar cíclidos son sus especialistas. Por tanto, la evidencia sugiere fuertemente que el componente histórico (los especialistas) de las comunidades de helmintos incrementa la predictibilidad en los trópicos.

Una pregunta que surge a partir de los resultados de este trabajo, es ¿porque no hay mayor similitud entre la helmintofauna de los cíclidos en su tierra de origen? Los datos sugieren que las comunidades de helmintos de los cíclidos de SA son extremadamente viejas evolutivamente, con un endemismo muy desarrollado, y que los cíclidos especiaron junto con sus parásitos en aislamiento alopatrico en diferentes localidades. Si esto es correcto, entonces las comunidades *muy viejas* de peces de agua dulce, especialmente aquellas de los trópicos, no serán predecibles debido a una extrema diferenciación de sus macroparásitos especialistas. Por otro lado, las comunidades de helmintos "jóvenes" de peces tropicales, tales como aquellas de los cíclidos de "MA" aún exhibiran cierto nivel de predictibilidad en sus especialistas. Esto puede ser visto en el caso de *Sciadicleithrum*, un género de monogeneos altamente específicos de cíclidos neotropicales, de los cuales, solo hay 4 especies en SM (*S. bravohollisae*, *S meekir*, *55 mexicanum* y *S splendidae*), y que infectan a 36 especies de cíclidos (Mendoza-Franco *et al.* 1999). En contraste, los cíclidos en SA, tales como *Cichla ocellaris* tienen hasta 3 especies de *Sciadicleithrum* (Kritsky *et al.* 1989). Por tanto en comunidades jóvenes evolutivamente , tales como aquellas de cíclidos de SM, la presencia de especialistas de "MA" que son compartidos entre estos hospederos incrementará la similitud entre localidades y por tanto la predictibilidad. En comunidades evolutivamente viejas tales como aquellas de los cíclidos sudamericanos, la similitud

entre localidades y por tanto la predictibilidad serán bajas debido a la extrema diferenciación y a la mucho mas estrecha especificidad hospedatoria de los especialistas.

Estas interpretaciones deben ser claramente vistas con precaución, debido a las limitaciones de las bases de datos, *especialmente a* cuanto se refiere al uso de datos cualitativos antes que cuantitativos. Sin embargo, debe de considerarse también que no existen otros datos en América tropical para este tipo de comparaciones. La principal impresión de estas bases de datos, es que los cíclidos han sido profusamente estudiados cualitativa y cuantitativamente en SM (Salgado-Maldonado, 1993; Pineda-López, 1994; Vidas-Martínez, 1995; Salgado-Maldonado & Kennedy, 1997; Vidal Martínez et al. 1998). Desafortunadamente, al parecer no se han colectado datos cuantitativos en SA, donde mas de la información producida se ha concentrado en descripciones taxonómicas. Independientemente de la gran tradición taxonómica de la helmintología en SA, al parecer se ha hecho muy poco acerca de los aspectos ecológicos de la helmintofauna de los cíclidos de esta región. Consecuentemente, existe una gran necesidad de este tipo de datos, en vista del enorme caudal de información que ellos nos proveerían para tratar de entender un poco mas acerca de las comunidades de helmintos de peces de América tropical.

Resumen

Los objetivos principales de esta investigación fueron establecer el registro helmintológico de 17 especies de peces de 2 laguna costeras del Estado de Yucatán (Celestún y Río Lagartos) en 2 épocas del año (secas y lluvias) y describir la riqueza y similitud cualitativa entre especies de peces dentro de cada muestreo y entre épocas del año dentro de cada localidad. Los muestreos fueron realizados en época de lluvias en Río Lagartos y Ría Celestún, y en secas en las mismas dos localidades. Se colectó un total de 62 especies de helmintos en todas las especies de peces en ambas localidades y épocas del año. En Celestún (Enero de 1998) de 6 especies de peces, se obtuvieron 19 especies de helmintos, de los cuales 15 especies fueron autogénicas (maduran sexualmente en hospederos acuáticos) y 4 especies alogénicas (maduran sexualmente en hospederos terrestres). La similitud cualitativa entre especies de peces con base en las especies de helmintos que comparten fue de 0.10 ± 0.08 . En agosto de 1998, se examinaron 8 especies de peces y se colectaron 29 especies de helmintos, de los que 21 especies fueron autogénicas y 8 especies fueron alogénicas. La similitud cualitativa entre las especies de peces respecto de las especies de helmintos que comparten fue de 0.13 ± 0.11 . En Río Lagartos se examinaron 10 especies de peces en noviembre de 1997. Se colectaron 29 especies de helmintos, de los cuales 20 especies fueron autogénicas y 9 especies alogénicas. La similitud cualitativa entre especies de peces con base en las especies de helmintos que comparten fue de 0.08 ± 0.10 . En julio de 1998 se examinaron 9 especies de peces y se colectaron 29 especies de helmintos, de las que 25

especies fueron autogénicas y 4 especies fueron alogénicas. La similitud cualitativa entre las especies de peces respecto de las especies de helmintos que comparten fue de 0.13 ± 0.11 .

Las comunidades de helmintos de cada especie de hospedero pueden ser consideradas pobres en número de especies e individuos cuando se le compara con las de otras especies de peces marinos y dulceacuícolas de latitudes tropicales. Estas comunidades también son poco predecibles entre estaciones del año (secas y lluvias), ya que la similitud en composición entre especies de peces en un mismo muestreo o entre especies de peces presentes en secas y lluvias fueron muy bajas (0.10 f 0.08 en enero en Celestun a 0.13 ± 0.11 en Río Lagartos). Por tanto, en ambas localidades cada especie de pez parece tener sus propios helmintos: 1) pocos autogénicos especialistas, presumiblemente el componente filogenético con el que cada especie de pez ha coevolucionado; 2) algunos autogénicos generalistas obtenidos por comer hospederos intermediarios infectados o por penetración de formas infectivas (cercarías o larvas de nematodos) y 3) larvas alogénicas generalistas que son las que proveen la mayor similitud ya que están presentes en casi todas las especies de peces. Las conclusiones son por tanto, que las comunidades de helmintos de los peces de Celestun y Río Lagartos son pobres en número de especies e individuos y poco predecibles entre épocas del año (secas vs lluvias), y que esto está relacionado con el carácter transicional de estos ambientes y la heterogeneidad en la distribución de las especies helmintos entre diferentes habitats dentro de las lagunas.

Introducción

El estudio de la helmintofauna de los peces de lagunas costeras del Estado de Yucatán es incipiente. Existen algunos registros para peces de importancia comercial como el mero (*Epinephelus morio*) (Aguirre-Macedo y Bray, 1996; Moravec et al. 1995a,b, Moravec et al., 1997; Vidal-Martínez 1995, Vidal-Martínez et al., 1997; Vidal-Martínez et al., 1997; VidalMartínez et al., 1997), así como estudios sobre los peces de cenotes y cuerpos de agua interiores del Estado de Yucatán (Scholz et al, 1994, 1995). Sin embargo, no existen registros sobre las especies de helmintos que parasitan a peces de lagunas costeras. La razón principal para establecer el registro de los parásitos de estos peces es que estos habitats sirven de refugio a especies

marinas en crecimiento_ El impacto antropogénico sobre estos habitats ha venido a ser muy importante desde la puesta en marcha de programas estatales como la "marcha al mar" instituido desde los años 70's (Fraga, 1996). Por tanto es clara la necesidad de contar con bioindicadores ambientales para detectar el grado de salud del ecosistema (MacKenzie et al., 1995). En años recientes los parásitos de peces han venido a ser utilizados como indicadores de impacto ambiental con gran éxito en diferentes partes del mundo (MacKenzie et al. 1995; Overstreet, 1997; Valtonen et al., 1997). Por tanto, con la finalidad de contar con un indicador ambiental confiable es que se ha iniciado este estudio. Dado que el impacto sobre estos ecosistemas costeros de Yucatán se ha venido dando desde los años 70's al menos, es claro que una estrategia óptima de impacto será imposible de aplicar. Por tanto, en investigaciones posteriores se haran comparaciones entre las localidades estudiadas en este proyecto y otras localidades donde el impacto sea minimo con el fin de comprobar la utilidad de este bioindicador respecto de la salud de los ecosistemas. Adicionalmente, debido a la gran cantidad de nutrientes presentes en las lagunas costeras, estos son habitats a los que los desarrollos acuaculturales de la región están intimamente ligados. Tal es el caso de las granjas de camarón y tilapias de industrias PECIS, el cultivo de cíclidos nativos por parte de PRONATURA en Celestún, Yuc., y del pámpano (*Trachinotus carolinus*) en el Estado de Campeche. Es bien conocido el hecho que las especies sujetas a acuacultura estan en estrecho contacto con los peces de poblaciones naturales y por supuesto con los parásitos de estos (Tully, et al., 1993; Vida;-Martínez et al., 1998). Tal contacto puede resultar en ocasiones fatal, con las consecuentes pérdidas económicas (Silan y Maillard, 1986; Nylund et al., 1993). Por tanto, si no conocen las especies de parásitos infectan a peces de poblaciones naturales que pueden entrar en contacto con peces cultivados, se corre el gran riesgo de epizootias por desconocimiento. La única forma de prevenir y/o enfrentar tales problemas es el estudio taxonómico y ecológico de las *especies de* macroparásitos de peces de poblaciones naturales. Con el fin de proveer la información básica para el monitoreo del estado de salud de los ecosistemas costeros, así como para incentivar el desarrollo acuacultural de la región, los objetivos principales de esta investigación fueron

establecer el registro helmintológico de 17 especies de peces de 2 laguna costeras del Estado de Yucatán (Celestún y Río Lagartos) en 2 épocas del año (secas y lluvias) y describir la riqueza y similitud cualitativa entre especies de peces dentro de cada muestreo y entre épocas del año dentro de cada localidad.

Materiales y métodos

Muestreo de helmintos de peces de Lagunas costeras

Los muestreos fueron realizados en época de lluvias en Río Lagartos (21°34'30"N; 88°04'44"O) (julio de 1998) y Ría Celestún (loc. 20°51'20"N; 90°20'11"O) (agosto de 1998), y en secas en las mismas dos localidades: Ría Celestún (Enero de 1997) y Río Lagartos (noviembre de 1998). Los peces, se obtuvieron por medio de redes o electropesca, y se transportaron al laboratorio para su análisis. Los peces fueron sacrificados por medio de un pinchazo en el cerebro, se obtuvieron la longitud total y furcal (cm), así como el peso no eviscerado (g). El estudio helmintológico de cada hospedero incluyó un examen externo e interno. El examen externo comprendió la superficie del cuerpo, branquias, boca y gonopóro. En el examen interno se revisaron todas las vísceras incluyendo ojos, cerebro y músculo. Todos los helmintos de cada hospedero individual fueron colectados, fijados y montados de acuerdo con lo establecido por MAFF/ADAS (1988). Cabe mencionar que el nivel de curación del material obtenido, depende en gran medida del estado de desarrollo en el que se encuentran los helmintos, ya que todas aquellas especies que se presentan en forma adulta, pueden ser identificadas hasta el nivel de especie, dado que la taxonomía de helmintos esta basada en formas adultas. Mientras que aquellas que se presentan en estado larval, fueron identificadas a familia o género en el mejor de los casos..

El concepto de helminto incluyó a los monogéneos, digéneos, cestodos, nematodos y acantocéfalos. Se consideró una especie de helminto especialista a aquella que solo ha sido registrada dentro de una especie, género o familia de hospedero (ver Kennedy y Bush, 1994). Una especie generalista fue aquella registrada en varias familias de hospederos (verdaderos generalistas). Una especie autogénica es la que alcanza la madurez sexual en hospederos acuáticos (peces, anfibios, reptiles, etc), y una especie alogénica a aquella que alcanza madurez sexual en hospederos terrestres (aves o mamíferos) (Esch y Fernández, 1993). La prevalencia se determinó como el porcentaje de peces

parasitados con una especie de helminto dividido entre el número de hospederos de una especie revisados en una muestra y la abundancia como el número promedio de helmintos de una especie dividido por el número de hospederos de una especie examinados en una muestra (Margolis, *et al.*, 1982). Para comparar las comunidades de helmintos entre diferentes especies de peces y localidades, se utilizó el no. total de especies por hospedero, la proporción de alogénicos y autogénicos, y el índice de Berger-Parker como una medida de la dominancia numérica de una especie en particular. La similitud entre especies de peces dentro de cada muestreo en una localidad y entre ambos muestreos para cada localidad fue determinada por medio del índice de similitud cualitativa de Jaccard a nivel de componente de comunidad (todas las especies de helmintos en una muestra de hospederos de la misma especie según Price y Holmes, 1986). En el caso de las comparaciones entre muestreos dentro de una localidad, solo se consideraron las especies de peces que estuvieron presentes en ambos muestreos.

Resultados

La Tabla 1 muestra las especies de helmintos obtenidas de la Ría de Celestún, obtenidos para las épocas de secas y lluvias. Para la época de secas (enero de 1998) se obtuvo un total de 19 especies de helmintos en 9 especies de peces, de los cuales 15 especies fueron autogénicas y 4 especies alogénicas. Entre las especies autogénicas se distinguieron 3 grupos: 6 especies de especialistas, 7 generalistas y 2 especies sin status definido. Por otro lado las especies alogénicas fueron únicamente formas larvales de digeneos y nemátodos. La similitud cualitativa entre especies de peces con base en las especies de helmintos que comparten fue de 0.10 ± 0.08 en época de secas. En el muestreo de lluvias (agosto de 1998) se examinaron 8 especies de peces y se colectó un total de 29 especies de helmintos, de las que 21 especies fueron autogénicas y 8 especies fueron alogénicas. Entre las especies alogénicas hubo 7 especialistas, 8 generalistas y 6 especies sin status definido. Respecto de los alogénicos, todo fueron formas larvales generalistas de digeneos y nemátodos. La similitud cualitativa entre las especies de peces fue de 0.13 ± 0.11 en época de lluvias.

La Tabla 2 muestra los parámetros de la comunidad de helmintos a nivel componente para las especies de peces de Celestún en Enero de 1998. Es de notarse el hecho de que en 5 de las 6 especies de peces es mayor el número de especies autogénicas que de alogénicas. Sin embargo, los alogénicos generalistas dominan numéricamente en 4 de la 6 especies de peces en este muestreo con valores para el índice de Berger-Parker entre 0.63 y 1. En agosto de 1998, nuevamente 5 de las 8 especies de peces presentaron un mayor número de especies autogénicas que alogénicas. En esta ocasión los alogénicos dominaron numericamente en 4 especies de peces con valores para el índice de Berger-Parker entre 0.51 y 0. Los autogénicos especialistas dominaron en las restantes especies de peces con valores de Berger-Parker entre 0.37 y 0.88 (Tabla 2). La similitud entre las especies de peces entre muestreos en Celestun fue de 0.18 f 0.13.

Tabla 1. Prevalencia (valor antes del guión) y abundancia de los helmintos parásitos de peces de lagunas costeras de Celestun, Yucatán en época de secas (s) y lluvias (11). Las especies de peces y los helmintos dentro de cada gran grupo han sido listados en orden alfabético. Los acrónimos son los siguientes: * = especie autógena, + = especie alogénica, S = especialista, G = generalista, Af= *Arius fells*, Ar = *Archosargus* sp., Ea = *Eucinostomus argenteus*, Eg = *Eucinostomus gula*, Eu = *Eucinostomus* sp-, Lg = *Lutjanus griseus*, Lr = *Lagodon rhomboides*, Me = *Mugil curema*, St = *Spherooides testudineus*, y Si = *Strongylura timucu*

	Af	Ar	Ea	Eg	Eu	Lg	Lr	Mc	St	si
	3 (s)	1 (11)	15 (11)	14(11)	10(s) 13 (11)	13 (s)	19(S) 19(11)	13 (s) 16(11)	15(s) 14(11)	2(11)
MONOGENEA										
<i>Ancvrocenhalinae</i> gen. sp. *S										5014 (11)
Dactylogvridae gen. sp. *S						8 /OS (11)				
<i>Dinlectanum</i> sp * S								14 10.2 ± 0.6 (11)		
<i>Haliotrema</i> sp.*G					10 10.3 (s)	31 13 f 7 (II)	12 10.6 t 3 (s)			
Monogenea gen. sp. 1 *?							510.1 (11)			
Monogenea gen. sp. 2*?		141 OA (11)								
<i>Tagia ecuadori</i> *S									33 1 1 ± 1 (s) 43 11 t 1 (11)	
<i>Pseudokaliotrema</i>								54/ 9j- 15 (s)		

DIGENEA									
<i>Ascocolyle tenuicollis-G</i>								610,1	
<i>Bucephalus sp. * G</i>		431216						31 138 ± 57 (s)	711 ± 3 (11)
Digenea de L.g*?								2517 (11) 1 1511+6	
Digenea de Mc*?								15/151 15 (s)	
Digenca de St*?									131151 1 (s) 7/0.1
<i>Cardiocephalus sp.+G</i>								61016	
<i>Clinostomum sp+G</i>									710.05 (s)
<i>Diplostomum sp,+G</i>		29/W3	1				-- i		141 1 ± 3
<i>Haplorchoides sp.+G</i>								1911+3	5011
Hemiuroidea gen, sp-*G								12 10.1	
<i>Hysterolecitha sp-*G</i> i							610,6 -- (s)	61016	

<i>IUMesostephanus</i>		14 12 (II)	271 3 ± 711 (II)	1	25/015 (S) 810.08	591 (s) 2111+3	381 3 ± 9 (s) 4414+6	13 10A3	
<i>Phagicola sp.+G</i>							1210.1		
<i>Stephanostomum sp. *G</i>								13 13 + 16	
<i>Strigeidac sp.+G</i>							12 112 + 1	
NEMATODA									
Acuariidae gen. sp. *?					810.08				
<i>Capillaria sp. *?</i>								710,1 i	T
<i>Contraecum sp,+G</i>	33/2 (S)			501313	(s) : 20/0.0 (11)	291011 1 (s)	46/L5±3 5012+2 (ii)		
Cosmocercidae gen, sp. *?					12 10.2 ± 03 (s)		15115 (s)		
<i>Cucullanus se*?</i>						5115			
<i>Ilysterothylacium sp.* G</i>		1410.1						7101	
Nematodo de mesenterios de Lg*?					810.08 (11)				

Oxiuriidae gen. sp.*?		43/ 5 ± 11 (11)				25/0,25 (s) 15/2±5 (II)			
<i>Pseudoterranova decipiens</i> *G						25/0.25 (s)			
<i>Rabdochona</i> sp.*G						1510.2 (II)			
Philomtridae gen. sp.*?						8/0.08 (11)			
ACANTHOCEPHALA						,			
Cistacanto *?						S/0.08 (11)	50/ 2 ± 3 (11)		
Acantocéfalo de Me*?									
Acantocefalo de Lg*?						25 / 0.25 (s)			
ARTHROPODA									
<i>Argulus</i> sp. *G							15/0.15 (s)		
<i>Caligus</i> sp. *?				7/0.07 (11)					
Crustaceo de Lr*?							18 / 0.3 ± 1 (s)		
Crustaceo de Me*?							5412 ± 3 (s)		
Crustaceo de Lg*?						25/0.25 (s)			

Copepoda gen. sp. 1*?							1212±7	810.5 (s) (11)	5010.5 (11)
Copepods gen. sp. 2*?							1510.8 ± 3 (11)		
Isopoda gen. sp. *?							3710.5 ± 0.5 (11) L		

Tabla 2. Parámetros de comunidad a nivel componente de las especies de helmintos que parasitan a peces costeros capturados en Celestun, Yucatán, México en época de secas (noviembre de 1997) y lluvias (julio de 1998)

VENERO (1998)	n	Total de especies	Proporción de especies autógenas y alogénicas	Total de individuos	Índice de dominancia de Berger Parker	Especie dominante
<i>Arius fells</i>	2		0/1		1	<i>Contracaecum</i> sp.
<i>Eucinostomus</i> sp.	10	1	1/0	3	1	<i>Haliotrema</i> sp.
<i>Lagodon rhomboides</i>	17	5	3/2	244	0.88	<i>V. appendiculatoides</i>
<i>Lutjanus griseus</i>	4	7	5/2	43	0.60	Digenea gen. sp. de Lg
<i>Mugil cephalus</i>	13	9	7/2 ~	716	0.70	<i>M. appendiculatoides</i>
<i>Spheroides testudineus</i>	15	5	3/2	62	0.63	<i>M. appendiculatoides</i>
AGOSTO (1998)						
<i>Archosargus</i>	7	6	4/2	67	0.48	Oxiuridae gen. sp.
<i>Eucinostomus argenteus</i>	15	1	0/1	40	0.88	<i>M. appendiculatoides</i>
<i>E.ucinostomus gula</i>	14	2	1/1	14	0.93	<i>M. appendiculatoides</i>
<i>Lagodon rhomboides</i>	19	4	3/1	31	0.61	<i>LI, appendiculatoides</i>
<i>Lutjanus griseus</i>	13	12	10/2	125	0.37	<i>Haliotrema</i> sp.
<i>Mugil curema</i>	16	12	5/7	965	0.81	<i>Ergasilus</i> sp.
<i>Sphoeroides testudineus</i>	14	7	5/2	43	0.51	<i>Diplostomum</i> sp.
<i>Strongylura timucu</i>	2	3	2/1	9	0.88	Ancyrocephalinae gen. sp.

La Tabla 3 muestra las especies de helmintos obtenidas de 13 especies de peces de Río Lagartos durante el muestreo de noviembre de 1997. Se colectaron un total de 29 especies de helmintos, de los cuales 20 especies fueron autogénicas y 9 especies alogénicas. Entre las especies autogénicas hubo 6 especies de especialistas, 12 generalistas y 2 especies sin status definido. Por otro lado las 9 especies alogénicas restantes fueron generalistas y únicamente formas larvales de digeneos y nemátodos. La similitud cualitativa entre especies de peces en secas (noviembre) fue de 0.08 ± 0.10 . En el muestreo de julio de 1998, se examinaron 9 especies de peces y se colectó un total de 29 especies de helmintos, de las que 25 especies fueron autogénicas y 4 especies fueron alogénicas. Entre las especies autogénicas hubo 5 especialistas, 10 generalistas y 10 especies sin status definido (Tabla 3). Respecto de las 4 especies alogénicas, todo fueron formas larvales generalistas de digeneos y nemátodos. La similitud cualitativa entre las especies de peces en lluvias (julio) fue de 0.13 ± 0.11 .

La Tabla 4 muestra los parámetros de las comunidades de helmintos a nivel componente para Río Lagartos. En noviembre de 1997, 6 de las 10 especies de peces examinadas, la proporción de especies autogénicas fue mayor respecto de las especies alogénicas. Sin embargo, los alogénicos generalistas dominaron numéricamente en 6 de las 10 especies de peces en este muestreo con valores para el índice de Berger-Parker entre 0.52 y 0.88. Las comunidades del resto de las especies de peces examinadas, con excepción de *C. undecimalis* y *E. argenteus* fueron dominadas numéricamente por *autogénicos generalistas larvales*. En julio de 1998, nuevamente 7 de las 9 especies de peces examinadas presentaron una mayor proporción de especies autogénicas que alogénicas. Sin embargo, la especie alogénica *M. appendiculataides* dominó numéricamente en 5 especies de peces con valores para el índice de Berger-Parker entre 0.54 y 1. Las comunidades de helmintos de *F. Carpio* y *Strongylura* sp. estuvieron dominadas numéricamente por *Bucephalus* sp. una larva autogénica generalista. Solo las comunidades de helmintos de *Archosargus* sp. y *S. testudineus* estuvieron dominadas numéricamente por autogénicos adultos. La similitud entre las especies de peces por las especies de helmintos entre muestreos en Río Lagartos fue de 0.15 ± 0.11 .

<i>Hysterolecitha</i> sp.*G													6 / 0.6 (II)
<i>Lecitochirium floridense</i> ?*G								17 / 0.5 ± 3 (II)					
Lepocreadiidae gen. sp.*?		100 / 1 (II)											
<i>Mesostephanus appendiculatoides</i> +G			78 / 9 ± 11 (II)	100 / 64 (s)	60 / 5 ± 11 (s)	100 / 2 ± 1 (II)	100 / 66 ± 53 (II)	50 / 10 (s) 100 / 23 ± 17 (II)	37 / 117 ± 438 (s)	40 / 10 ± 39 (s) 100 / 7 2 ± 75 (II)			14 / 0.4 ± 0.5 (s) 12 / 0.29 (II)
Microphallidae gen. sp.+G								50 / 87 (II)	87 / 8 ± 7 (s)				
<i>Neodiplostomum</i> sp.+G									25 / 2 ± 2 (s)				
<i>Neochasmus</i> sp.*G							50 / 16 ± 27 (II)						
Opecolidae gen. sp.*G			100 / 5 (s)						25 / 3 ± 9 (s)				
<i>Phyllodistomum</i> sp.*G													7 / 2 (s) 6 / 0.6 (II)
<i>Postodiplostomum minimum</i> +G							100 / 60 (s)			14 / 2 (II)			36 / 25 ± 85 (s)
<i>Riphidocotyle</i> sp.*G						25 / 0.5 ± 1 (s)				30 / 3 ± 11 (s)			
<i>Sclerodistomum</i> sp.+G													14 / 0.4 ± 1 (s)
<i>Stephanostomum</i> sp.*G			11 / 0.1 (II)		30 / 0.5 ± 0.5 (s)		6 / 0.1 (II)						
CESTODA													
<i>Railletina</i> sp.+G						33 / 0.33 (II)							

Tabla 4. Parámetros de comunidad a nivel componente de las especies de helmintos que parasitan a peces costeros capturados en Rio Lagartos, Yucatán, México en época de secas (noviembre de 1997) y lluvias (julio de 1998)•

NOVIEMBRE (1998)	n	Total de especies	Proporción de especies autógenas y alogénicas	Total de individuos ;	índice de T dominancia de Berger-Parker	Especie dominante
<i>Arius felis</i>	3	3	112	359	0.81	<i>Condracaecum sp.</i>
<i>Centropomus undecimalis</i>	1	3	211	14	0.43	<i>Philometra sp.</i> y Copepodo gen.
<i>Eucinostomus argenteus</i>	1	2	210	6	0.83	Opeocolidac gen. sp
<i>Eucinostomus sp.</i>		7	512	96	0.53	<i>M appendiculatoides</i>
<i>Floridichtys carpio</i>		3	211	15	0.33	<i>Bucephalus sp.</i> , <i>Condracaecum Riphidocotyle sp.</i>
<i>Lagodon rhomboides</i>		2	012	98	0.89	Microphallidae gen. sp.
<i>Lutjanus griseus</i>	1	6	~^ 511	80	0.75	<i>Posthodiplostomum sp.</i>
<i>Mugil curema</i>	8	6	214	2953	0.44	<i>Bucephalopsis sp.</i>
<i>Spheroides testudineus</i>	1	11	813	510	0.68	<i>M. appendiculatoides</i>
<i>Strongylura notata</i>	10	6	313	192	0.52	<i>M appendiculatoides</i>
JULIO (1998)						
<i>Archosargus sp</i>	1	3	310	33	0.51	Monogenea gen. sp. 2
<i>Eucinostomus argenteus</i>	9	4	311	86	0.93	<i>M appendiculatoides</i>
<i>Eucinostomus gula</i>	1	1	011	64	1	<i>M.</i>
<i>Floridichtys carpio</i>	3	5	114	1015	0.43	<i>Bucephalus sp.</i>
<i>Lagodon rhomboides</i>	22	6	4/2	562	0.90	<i>M. appendiculatuides</i>
<i>Lutjanus griseus</i>	18	11	912	2166	0.54	<i>MM appendiculatoides</i>
<i>Sphoeroides testudineus</i>	18	11	813	35	0-37	<i>Cucullanus sp.</i>
<i>Strongylura notara</i>	7	8	513	638	0,79	<i>M appendiculatoides</i>
<i>Strongylura sp.</i>	1	2	210	37	0.70	<i>Bucephalus sp.</i>

Discusión

El estudio de los helmintos de los peces de Celestún y Río Lagartos, Yucatán reveló la presencia de 62 especies. Sin embargo, las comunidades de helmintos de cada especie de hospedero pueden ser consideradas pobres en número de especies e individuos cuando se le compara con aquellas de otras especies de peces marinos y dulceacuicolas de latitudes tropicales. El intervalo del número de especies de helmintos por especie de hospedero (1 - 12 especies) (Tablas 2 y 4) fue menor en comparación con el intervalo de especies a nivel componente del mero *Epinephelus morio* de la Península de Yucatán (6 - 15 especies) (Vidal-Martínez et al., 1997). Estas comunidades siguen siendo pobres cuando se comparan con el número de especies del peces dulceacuicolas tropicales Australianos como *Anguilla reinhardtii* (7 - 15 especies) (Kennedy, 1995) o *Cichlasoma urophthalmus* (7 - 23 especies) de México (Salgado y Kennedy, 1997). Cabe señalar que estos son los únicos sets de datos en latitudes tropicales con los cuales se puede hacer una comparación más precisa porque incluyen todos los helmintos (intestinales histozóicos y ectoparásitos) de una muestra de peces de la misma especie. Existen otros sets de datos de helmintos de peces tropicales, subtropicales y de latitudes templadas, pero están orientados a helmintos intestinales o ectoparásitos (Aho et al., 1991; Rohde et al., 1994, Hayward et al., 1998).

Las comunidades de helmintos de peces de las lagunas costeras estudiadas también son poco predecibles entre estaciones del año (secas y lluvias). Esta afirmación se sustenta en el hecho de que la similitud en composición entre especies de peces en un mismo muestreo o entre especies de peces presentes en secas y lluvias fueron muy bajas (0.10 ± 0.08 en enero en Celestun a $0.13 + 0.11$ en Río Lagartos). Nuevamente, no existen sets de datos directamente comparables con el presente trabajo en latitudes tropicales. Lo más cercano son los datos de *C. urophthalmus* en diferentes localidades del sureste de México (0.01 ± 0.04 a 0.56 ± 0.16) (SalgadoMaldonado y Kennedy, 1997). Cabe hacer notar que los resultados obtenidos por estos autores en 2 localidades de la Laguna de Términos, Campeche fueron tan

bajos ($0.01 \text{ f } 0.09$ a 0.07 ± 0.21) como los obtenidos en el presente trabajo. Esto sugiere el mismo tipo de efecto deletéreo sobre la helmintofauna de este pez eminentemente dulceacuicola por parte de un habitat transicional como lo son las lagunas costeras. Los valores de similitud de las comunidades de helmintos de este pez en localidades dulceacuícolas estuvieron entre $0.22 \text{ t } 0.17$ a $0.56 + 0.16$ (SalgadoMaldonado y Kennedy, 1997).

Por tanto, en Celestun y Rio Lagartos cada especie de pez parece tener sus propios helmintos: 1) pocos autogénicos especialistas, presumiblemente el componente filogenético con el que cada especie de pez ha coevolucionado; 2) algunos autogénicos generalistas obtenidos por comer hospederos intermediarios infectados o por penetración de formas infectivas (cercarías o larvas de nematodos) y 3) larvas alogénicas generalistas que son las que proveen la mayor similitud ya que estan presentes en casi todas las especies de peces (Tablas 1 y 3). La explicación mas probable es que los habitats, habitats alimenticios y de patrones de circulación dentro de ambas lagunas sean diferentes para cada una de las especies de hospederos estudiadas. Aún asignando cada especie de pez a categorías como anadromos, catadromos, *peces* verdaderamente estuarinos, etc. (Yañez-Arancibia y Nugent, 1977; Lara-Domínguez et al., 1988), no fue posible encontrar mayor similitud dentro de cada una de estas agrupaciones (resultados no mostrados). Las larvas alogénicas, siendo *formas generalistas* de dispersión del ciclo de vida de digeneos y nematodos pueden evidentemente parasitar tantas especies de peces esten en el ambiente. Seguramente las tasa de transmisión de estos estados infectivos son mas altas en ambas lagunas costeras al ser refugios naturales de aves tanto residentes como migratorias, lo que explica en cosecuencia sus altas prevalencias y abundancias (Tablas 1 y 3).

Un factor que afectó sensiblemente la interpretación de los resultados fue la diferencia en abundancia relativa de las especies de peces entre estaciones del año. Esta es una explicación alternativa para la baja similitud entre especies de peces y entre epocas del año dentro de cada localidad. De hecho, la correlación entre el número de peces examinados para cada especie y el número de especies recuperadas

fue estadísticamente significativa ($r = 0.52$; $n = 33$; $P = 0.002$). Este factor definitivamente pudo haber afectado las comparaciones entre especies de peces dentro de cada muestreo. Sin embargo, los mismos bajos valores de similitud se obtienen cuando se comparan solo las especies de peces con más de 7 representantes. Los valores de similitud fueron bajo estas circunstancias $0.11 + 0.09$ y 0.13 ± 0.11 para Celestun en enero y agosto respectivamente, y 0.13 ± 0.10 y 0.13 ± 0.04 para Río Lagartos en noviembre y julio respectivamente. Adicionalmente, en las comparaciones entre épocas del año dentro de cada localidad, únicamente se tomó en cuenta a las especies que hubiesen aparecido en ambas épocas (*secas* y *lluvias*). Esto de cualquier forma no incrementó la similitud. Por tanto, es factible descartar la idea de que el tamaño de muestra sea la variable *que este* disminuyendo la similitud entre especies de hospederos o entre épocas del año dentro de cada localidad. Poulin (1997, 1998) sugiere que las comunidades componentes entre diferentes especies de hospederos raramente son similares debido a la vagilidad o hábitos migratorios de los peces. En el caso específico de las especies de peces estudiadas en este trabajo, dado que usan las lagunas como áreas de crianza y permanecen dentro del hábitat cierto tiempo, la heterogeneidad en la distribución espacial y uso diferencial de los recursos dentro de las lagunas parece ser una mejor explicación para los bajos valores de similitud obtenidos.

No existen diferencias evidentes en la proporción de autógenos/alógenos en Celestun y Río Lagartos, ya sea entre las especies de peces en cada laguna o dentro de cada laguna entre secas y lluvias. La única excepción es Celestun en Agosto (Tabla 1), en donde se duplicó de 4 a 8 el número de especies alógenas. Sin embargo, estas nuevas especies no incrementan de manera importante la abundancia relativa de estas larvas en comparación con las que ya se habían registrado en Enero en esta localidad (Tabla 2). La importancia numérica del componente filogenético de autógenos especialistas fue menor, a pesar de estar presentes en su hospedero preferencial con prevalencias relativamente altas. La explicación más probable para el bajo número de especies e individuos de especies autógenas generalistas y su inconstancia a través del tiempo en ambas lagunas costeras, es el carácter transicional de estos ambientes entre hábitats

dulceacuicolas o marinos. Los peces adultos deben adquirir estas especies en ambientes marinos y transportarlos a las lagunas costeras al tiempo que viajan a estos ambientes para alimentarse o criar a los juveniles. Una explicación alternativa es que los ciclos de vida de estos helmintos marinos se cierran en las lagunas costeras, pero siendo estos habitats marginales dadas la baja salinidad y probable ausencia de hospederos intermediarios adecuados, las prevalencias y abundancias son bajas. Este efecto es conocido como el efecto Allee en ecología y significa que especies que ocurren en muy bajas densidades tienen una probabilidad de sobrevivencia reducida (Rohde, 1998).

La dominancia numérica de las especies alogénicas expresada en altos valores del índice de Berger-Parker en un alto porcentaje de las especies de peces examinadas en Celestún y Rio Lagartos esta directamente relacionada con la gran cantidad de aves residentes y migratorias presentes en ambas lagunas. Esto es, los helmintos alogénicos producen huevos en el intestinos de sus hospederos definitivos (aves) que son expulsados al medio con las heces. Una vez en el medio, de los huevos eclosionan las larvas (miracidios para digeneos y L2 para nematodos) que penetran a su primer hospedero intermediario (moluscos para digeneos y copépodos para nematodos). En estos hospederos se producen las larvas infectivas para los peces que pueden transmitirse activamente (cercariás) o pasivamente (ingestión de copépodos infectados).

Kennedy y Guegan (1996), y Poulin (1997, 1998) han sugerido que la razón por la cuál los peces tienen tan pocas especies de helmintos es porque los primeros tienen un número de nichos (= microhabitats) limitado. Esta es una explicación muy difícil de aceptar para el caso específico de las comunidades de helmintos de las especies involucradas en el presente estudio, en especial debido a la reducida cantidad de especies de helmintos presentes en los peces y la gran cantidad de habitats no ocupados por los helmintos. En cambio la posibilidad de que los helmintos esten distribuidos heterogeneamente en las lagunas costeras y que las especies de peces los "muestran" diferencialmente parece ser una explicación mas razonable. De hecho Rohde (1998) propone un argumento semejante: La probabilidad de que las comunidades

componentes de gusanos tengan tan pocos representantes puede estar relacionada mas con las diferentes probabilidades de que las especies de helmintos sean recuperadas debido a tasas de transmisión diferenciales y a características de sus ciclos de vida. La conclusiones son por tanto que las comunidades de helmintos de los peces de Celestun y Río Lagartos son pobres en número de especies e individuos y poco predecibles entre epocas del año(secas vs lluvias), y que esto esta relacionado con el caracter transicional de estos ambientes y la heterogeneidad en la distribución de las especies helmintos entre diferentes habitats dentro de las lagunas.

Literatura citada

- Aguirre Macedo M. L. and R. Bray (1996). Some trematodes from *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Studies of the Natural History of the Caribbean Region* 73.
- Aho, J. M., A. O. Bush, and R. W. Wolf. 1991 _ Helminth parasites of bowfin (*Amia calva*) from South Carolina. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 58: 171-175.
- Bravo-Hollis, M. and Caballero-Deloya, J. 1971. Catálogo de la colección helmintológica del Instituto de Biología. Instituto de Biología, UNAM, Publicaciones especiales No. 2, 138 p..
- Bravo-Hollis, M. y Caballero-Deloya, J., 1979. Catálogo de la colección helmintológica del Instituto de Biología. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología* 16, 743-768.
- Brooks, D. R. and McLennan, D. A.. 1991. *Phylogeny, ecology, and behaviour: a research program in comparative biology*. Chicago University Press, Chicago.
- Bussing, W. A. 1976. Geographic distribution of the San Juan Ichthyofauna of Central América with remarks on its origin and ecology. In: *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes* (ed. T. B. Thorson), School of Life Sciences, University of Nebraska, Lincoln. p. 157-175.
- Bussing, W. A. 1985. Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna. In: *The great American interchange* (eds. F. Stehli & S. Webb), Plenum Press, New York, p. 453-473.
- Conkel, D. 1993. *Cichlids of North and Central América*. Tropical Fish Hobbist Publications, New Jersey, 191 p.
- Esch, G. W., Kennedy, C.R., Bush, A.O. & Aho, J.M. 1988. Patterns in helminths communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology* 96, 519-532.
- Esch, G. W. and Fernandez, J. 1993. *A functional biology of parasitism*. Chapman & Hall. London, 333 p.
- Fraga, J. Henequeneros en la costa ¿impacto de la diversificación? En: *Antropología Marítima: pesca y actores sociales* (Delfin Quezada e Yvan Breton, eds.), Universidad Autónoma de Yucatán!FOMES, Mérida, Yucatán, 171 p.
- Guegan, J.F. & Kennedy, C.R. 1993, Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fishes: a test of the colonization time hypothesis. *Parasitology* **106**, 91-100.
- Hayward, C.J., K.M. Lakshmi and K. Rohde. 1998. Assemblages of ectoparasites of a pelagic fish, slimy mackarel (*Scomber australasicus*), from south-eastern Australia. *International Journal of Parasitology* 28: 263-273.
- Holmes, J. C. & Price, P. W. (1986). Communities of parasites. In: *Community ecology: patterns and processes* (Anderson D.J. and Kikkawa, J. eds.), pp. 187-213. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Kennedy, C.R. & Bush, A.O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* **109**, 187-196.
- Kennedy, C.R. & Guegan, J.F. 1994. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? *Parasitology* **109**, 175-185.

- Kennedy, C.R. 1995. Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia. *Parasitology* **111**, 233-245.
- Kennedy, C.R. and IF. Guegan 1996. The number of niches in intestinal helminth communities of *Anguilla anguilla*: are there enough spaces for parasites? *Parasitology* **113**: 293-302.
- Kennedy, C.R. 1998. Aquatic birds as agents of parasite dispersal: a field test of the effectiveness of helminth colonisation strategies. *Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology* **8**, 23-28.
- Kritsky, D.C., Thatcher, V.E., and Boeger, W.A. 1986. Neotropical Monogenea. 15. Dactylogyrids from the gills of Brazilian Cichlidae with proposal of *Sciadicleithrum* gen. n. (Dactylogyridae). *Journal of the Helminthological Society of Washington* **56**, 128-140.
- Kritsky, D., Vidal-Martinez, V. M. and Rodriguez-Canul, R. 1994. Neotropical Monogeneoidea 19. Dactylogyridae of Cichlids (Perciformes) from the Yucatan Peninsula, with descriptions of three new species of *Sciadicleithrum*. *Journal of the Helminthological Society of Washington* **61**, 26-33.
- Lara-Domínguez, AL., M. Caso-Chávez y A. Yañez-Arancibia. 1988. Modelos de los ciclos de vida de peces estuarinos en el Sur del Golfo de México: anadromia y catadromia tropical en *Arius melanopus* (Ariidae), *Bairdiella chrysoura* (Scianidae) y *Cichlasoma urophthalmus* (Cichlidae). En: Ecología y Conservación del Delta de los Ríos Usumacinta y Grijalva, memorias. INIREB-Gobierno del Estado de Tabasco, Tabasco, México, p. 403-422.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**, 1943-1967.
- MAFF/ADAS. 1988. *A manual of veterinary parasitology*. Reference Book 418, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, HMSO, U.K., 160 p.
- MacKenzie, K., Williams, H.H., Williams, B., McVicar, A.H. & Siddall, R. (1995). Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Advances in Parasitology* **35**: 86-144.
- Manly, B.F.J. 1996. *Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology*. Chapman & Hall. London 399 p.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M. and Schad, G.M. 1982. The use of ecological terms in parasitology. *Journal of Parasitology* **68**: 131-133.
- Mendoza-Franco, E.F., Vidal-Martinez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Rodríguez-Canul, R.P. and Scholz, T. 1999. Species of *Sciadicleithrum* (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of cichlid fishes from southeastern Mexico and Guatemala: new morphological data and host and geographical records. *Comparative Parasitology* **67**, 55-61.
- Moravec, F., V.M. Vidal-Martinez and M.L. Aguirre-Macedo. (1995a). *Philometra margolisi* sp. n. (Nematoda: Philometridae) from the gonads of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) in Mexico. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**: 161-165.
- Moravec, F., V. M. Vidal-Martinez and M.L. Aguirre-Macedo (1995b). Some helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces. Serranidae) from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Studies of the Natural History of the Caribbean Region* **72**: 55-68.
- Moravec, F., Vidal-Martinez, V.M. and Vargas-Vazquez, J. (1997). Helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* **44**: 255-266.

- Moravec, F. 1998. *Nematodes of freshwater fishes of the neotropical region*. Academia Praha, 464 p.
- Myers, G. S. 1966. Derivation of freshwater fish fauna of Central América. *Copeia* 4, 766-772.
- Nylund, A., C. Wallace and T. Hovland. 1993. The possible role of *Lepeoptheirus salmonis* (Kroyer) in the transmission of infectious salmon anaemia. In: *Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice* (Boxhall, G. A- and D. Defaye, eds.). Ellis Horwood, London, p. 202-218.
- Pielou, E. C. 1984. *The interpretation of ecological data*. Wiley & Sons, New York.
- Pineda-López, R.F. 1994. Ecology of the helminth communities of cichlid fish in the flood plains of southeastern Mexico. PhD thesis. University of Exeter, Exeter, UK, 236 p.
- Poulin, R. 1995. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* 65, 283-302.
- Poulin, R. 1997. Parasite faunas of freshwater fish: the relationship between richness and the specificity of parasites. *International Journal of Parasitology* 27, 1091-1098.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 341-358.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary ecology of parasites*. Chapman & Hall. London, 212 p.
- Rohde, K. 1994. Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *Parasitology* 109, S69-S84.
- Rohde, K. 1998. Is there a fixed number of niches for endoparasites of fish? *International Journal of Parasitology* 28: 1861- 865,
- Rohde, K., C. Hayward, M. Heap, D. Gosper. 1994. A tropical assemblage of ectoparasites: gill and head parasites of *Lethrinus miniatus* (Teleostei, Lethrinidae). *International Journal of Parasitology* 24: 1031-1053.
- Sale, P.F. and Guy, J.A. 1992. Persistence of community structure: what happens when you change taxonomic scale?. *Coral Reefs* 11, 147-154.
- Salgado-Maldonado, G. 1993. Ecología de helmintos parásitos de "*Cichlasoma*" *urophthalmus* (Gunther) (Pisces: Cichlidae) en la Península de Yucatán, México. Tesis Doctoral. CINVESTAV-IPN Unidad Mérida. México.
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R.F., Vidal-Martinez, V.M. and Kennedy, C.R. 1997. A checklist of the metazoan parasites of native cichlid fishes from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 64, 195-207.
- Salgado-Maldonado G. and C. R. Kennedy. 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology* 114: 581-590.
- Schmidt, G.D. 1986. *Handbook of tapeworm identification*. CRC Press, Florida.
- Scholz, T., J. I. Lavadores, J. Vargas-V., E. Mendoza-F., R. Rodriguez-C., & C. Vivas-R. 1994. Life cycle of the trematode *Oligonotylus manteri* (Digenea: Cryptogonimidae), a parasite of cichlid fishes in Southern Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 61: 190-199.
- Scholz, T., M. C. Pech-Ek & R. Rodriguez-Canul. 1995. Biology of *Crassicutis cichlasomae* (Digenea: Homalometridae), a parasite of cichlid fishes in Mexico and Central América. *Journal of Helminthology* 69: 69-75.
- Silan, P. and C. Maillard. 1986. Modalities de l'infestation par *Diplectanum aequans*, monogene ectoparasite de *Dicentrarchus labrax* en aquiculture. Elements d'epidemiologie et de prophylaxie. In: *Pathology in Marine Aquaculture* (C.P.

- Vivares, J.R. Bonami, and E. Jaspers, eds.). European Aquaculture Society. Special Publication No. 9. Bredene, Belgium.
- Sokal, R.R. and Rohlf. *F.J. 1981. Biometry*, 2nd ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Tallman, E.J., Corkum, K.C., Tallman, D.A. 1985. The trematode fauna of two intercontinental migrants: *Tringa solitaria* and *Calidris melanotos* (Aves: Charadriiformes). *The American Midland Naturalist* 113: 375-383.
- Tully, Q., W. R. Poole, K. F. Whelan and S. Merigoux. 1993. Parameters and possible causes of epizootics of *Lepeoptheirus salmonis* (Kroyer) infesting sea trout (*Salmo trutta L.*) off the west coast of Ireland. In: *Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice* (Boxhall, G.A. and D. Defaye, eds.). Ellis Horwood, London, p. 202-218.
- Thatcher, V. E. 1991. Amazon fish parasites. *Amazoniana* 11, 235-572.
- Valtonen, E.T., Holmes, J.C. & Koskivaara, M. (1997). Eutrophication, pollution, and fragmentation: effects on parasite communities in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in four lakes in central Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 572-585.
- Vidal-Martinez, V.M. 1995. Processes structuring the helminth communities of native cichlid fishes from Southern Mexico. Ph.D. Thesis. University of Exeter, Exeter.
- Vidal-Martinez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L. and Mendoza-Franco, E. (1997). *Pseudorhabdosynochus yucatanensis n. sp.* (Monogenea: Diplectanidae) from the gills of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 44: 274-278.
- Vidal-Martinez, V. M. and Mendoza-Franco, E. (1997). *Pseudorhabdosynochus capurroi n, sp.* (Monogenea: Diplectanidae) from the gills of *Mycteroperca bonaci* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica* 45: 221-224.
- Vidal-Martinez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Vivas-Rodríguez, C.M. and Moravec, F. The macroparasite communities of the red grouper, *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. Proceedings of the 50th Annual meeting of The Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Mérida, Yucatán. November 9-14, 1997.
- Vidal-Martinez, V.M. Kennedy, C.R_ and Aguirre-Macedo, M,L. 1998. The structuring process of the macroparasite community of an experimental population of *Cichlasoma urophthalmus* through time. *Journal of Helminthology* 72, 199-207.
- Vidal-Martinez, V.M., Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solís, D. and Mendoza-Franco, E.F. 2000. Atlas of helminth parasites of native cichlid fish from Mexico Academia (Praga).
- Vidal-Martinez, V.M., M.L. Aguirre-Macedo and F. Moravec. (1995). *Philometra (Rhanjinema) salgadoi n. sp.* (Nematoda: Philometridae) from the ocular cavity of the red grouper *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Journal of Parasitology* 81: 767-772.
- Vidal-Martinez, V.M., Kennedy, C. R. (2000). Zoogeographical determinants of the helminth fauna of cichlid fishes from tropical América. **In:** *Metazoan parasites in the neotropics: a systematic and ecological approach*. Commemorative volume of the 70th anniversary of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Mexico.

- Villalobos, A. 1982. Fishes. In: *Aquatic biota of Mexico, Central América and West Indies*. (eds. S. Hulbert & A. Villalobos) San Diego University Press. San Diego. pp. 406-421.
- Whitmore, T. C. and Prance, G. T. 1987. *Biogeography and quaternary history in tropical América*. Oxford University Press, Oxford.
- Yamaguti, S. 1963a. *Systema Helminthum*. Acanthocephala. Vol. V. Interscience Publishers, New York.
- Yañez-Arancibia, A. AL. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil y H. Álvarez-Guillén. 1988. Evaluación ecológica de las comunidades de peces en la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. En: *Ecología de los Sistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos* (A. Yañez-Arancibia y J.W. Day, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Organización de los Estados Americanos, México D.F., p. 323-356.