



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Helmintos de peces de la Huasteca
hidalguense, México, una zona de híbridos de
Xiphophorus malinche y *X. birchmanni***

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:
CHRISTIAN ELIZBETH BAUTISTA HERNÁNDEZ

DIRECTORES DE TESIS:
WILLIAM SCOTT MONKS SHEETS
GIL G. ROSENTHAL

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., 2015



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Institute of Basic Sciences and Engineering
Área Académica de Biología
Biology Department

**M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.**

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado "Helmintos de peces de la Huasteca hidalguense, México, una zona de híbridos de *Xiphophorus malinche* y *X. birchmanni*", que presenta la alumna del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **M. en C. Christian Elizabeth Bautista Hernández**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE	Dra. Griselda Pulido Flores
SECRETARIO	Dr. Gil G. Rosenthal
VOCAL	Dr. William Scott Monks Sheets
SUPLENTE	Dr. Juan Carlos Gaytán Oyarzún

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.



PROMOTORSE



Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

Centro de Investigaciones Biológicas
Ciudad del Conocimiento
Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5, Col. Carboneras
Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
Tel. +52 771 7172000 ext. 6674
doctorado-biodiversidad@hotmail.com

www.uaeh.edu.mx

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es el resultado de la colaboración de instituciones y personas que en su conjunto me dieron la oportunidad de formarme en esta profesión y son parte fundamental en el desarrollo de mi carrera científica.

A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, casa de estudios que me abrió sus puertas y me ofreció el apoyo mi formación profesional en el Programa de Doctorado en Biodiversidad y Conservación.

A Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (número 217861) para mi manutención durante el periodo de duración del Programa de Doctorado, y por el financiamiento del trabajo de campo y laboratorio mediante el proyecto “El efecto de hibridización en la diversidad de helmintos parásitos de peces del género *Xiphophorus*” (Clave 0127310)” (Responsable: Dr. Scott Monks).

Al el Centro de Investigaciones Científicas de las Huastecas, “Aguazarca” (CICHAZ), por permitirme el uso de sus instalaciones durante el trabajo de campo y por el préstamo de trampas y redes para la colecta de peces. Al igual extiendo mi gratitud al personal y vecinos de CICHAZ quienes me han demostrado su amistad y apoyo: Familia Hernández Pérez y Familia Zapata Hernández.

Al Dr. Scott Monks, que sin duda desde el inicio de mi formación en el nivel de licenciatura ha sido uno de los motores que me ha impulsado a continuar en el mundo de la ciencia, gracias por ayudarme a mirar más allá de mi horizonte y animarme a continuar hasta llegar a este nivel.

A la Dra. Griselda Pulido-Flores, a quien considero también mi mentora, porque fue parte de mi formación académica desde el inicio de mi trabajo de tesis de la licenciatura hasta este momento y siempre he contado con su apoyo y respaldo, también por ser un ejemplo de la labor de las mujeres en la ciencia.

Al Dr. Jorge Falcón, quién me brindo su apoyo en diferentes aspectos de este trabajo, desde la identificación de nemátodos hasta asuntos de logística. Gracias también por hacer más amena mi estancia en el laboratorio y compartir gratas charlas sobre lo fascinantes que son los parásitos.

Al Dr. Gil Rosenthal, por permitirme formar parte de su grupo de estudiantes, por su incondicional apoyo y por compartir gratos momentos durante mis estancias en CICHAZ.

Al Dr. Juan Carlos Gaytán Oyarzún, quien también me ha visto crecer profesionalmente, fue parte del comité de evaluación de mi primera tesis hasta este último trabajo. Gracias por su tiempo y apoyo en cada etapa.

A la Dra. Iriana Zuria-Jordan coordinadora del programa de Doctorado en el tiempo del desarrollo de este trabajo, por su ayuda en las labores administrativas. También a la Secretaria administrativa del posgrado Lina, quien amablemente estuvo dispuesta a

orientarme y auxiliarme en la gestión de trámites de titulación, sin su ayuda las cosas hubieran sido más complicadas.

Al Dr. Roosevelt, compañero de laboratorio pero sobre todo mi amigo y colega, gracias por tu apoyo en las salidas de campo, en trabajo de laboratorio y por los ratos en que convivimos juntos.

A mi prima, Biol. Irma Miguel, con quien compartí innumerables gratos momentos como compañeras de casa, que al final de cada día era un momento de descanso después de un día lleno de trabajo.

Por último pero no menos importante, a mí esposo Zach que ha sido mi constante apoyo, no solo a nivel profesional, auxiliándome en la colecta de peces y análisis moleculares, sino también es mi apoyo moral y mi mejor “cheerleader”. También mi familia, mi mamá Bertha, mi hermana Perla y mi hermano Braian, gracias por su paciencia, por entenderme y apoyarme cada vez que tenía que salir de viaje y por estar conmigo en cada etapa de esta carrera.

Índice

Contenido	Página
Capítulo I. Introducción general. Comunidades de helmintos de algunos peces nativos de la cuenca del Río Pánuco	1
1.1 Estudios de parásitos de peces en México.....	3
1.2 Objetivos	7
1.3 Materiales y Métodos	8
1.3.1. Área de estudio	8
1.3.2 Identificación de especies de parásitos	10
1.3.3 Análisis de las comunidades de helmintos de las especies parentales	10
1.3.4 Identificación genética de los peces en zonas híbridas.....	12
1.3.5 Análisis de datos y descripción de las comunidades de parásitos	13
Capítulo II. Una nueva especie de <i>Paracreptotrema</i> (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infectando dos especies de poecilidos en el Río Malila perteneciente a la cuenca del Río Pánuco, Hidalgo, México, con una clave dicotómica de las especies del género.....	14
Capítulo III. Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología y su aplicación en estudios de caso.....	27
Capítulo IV. Comunidades de helmintos de <i>Xiphophorus malinche</i> , especie dulceacuícola endémica del Río Pánuco, Hidalgo, México	44
Capítulo V. Helmintos parásitos de <i>Xiphophorus birchmanni</i> (Pisces: Poeciliidae), de las partes bajas de la cuenca del Río Pánuco, Hidalgo, México	52
Capítulo VI. Comunidades de helmintos del complejo de híbridos de <i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	66
6.1 Peces	66
6.2 Registro helmintológico	67
6.3 Caracterización de las infecciones.....	67
6.4 Variación entre los parámetros de infección de las especies de helmintos	68
6.5 Comunidades componente.....	70
6.6 Infracomunidades	72
6.7 Similitud entre las comunidades componente de las zonas híbridas	74
6.8 Similitud entre las comunidades componente de especies parentales y zonas híbridas	75
6.9 Discusión	77
6.9.1. Peces híbridos y parásitos.....	80
6.9.2. Monogéneos en zonas híbridas.....	83
Capítulo VII. Discusiones y conclusiones generales.....	87
Literatura citada	92

CAPITULO I

Comunidades de helmintos de algunos peces nativos de la cuenca del Río Pánuco

1.1 Introducción

Los parásitos son algunos de los organismos que reciben poca atención en relación a temas relacionados con la conservación de la biodiversidad, debido a su percepción como organismos causantes de enfermedades. Sin embargo, solo una pequeña fracción de parásitos es de importancia médica y veterinaria. El resto de la parasitofauna forman parte integral de los ecosistemas (Poulin y Morand, 2004).

Debido a la ubicuidad de la interacción parásito-hospedero, es importante el entendimiento de los factores que generan, mantienen y limitan esta asociación para la mejor comprensión de sus implicaciones en temas ecológicos (Agosta *et al.*, 2010). El estudio de la diversidad de los parásitos provee información en diferentes niveles ecológicos, desde la historia y biogeografía de otros organismos, la estructura de los ecosistemas hasta los procesos detrás de la diversificación de la vida. La biodiversidad de los parásitos puede ser estudiada en diferentes escalas espaciales, que pueden ser definidas por el hospedero (desde un individuo, la población de hospederos o la especie de hospedero); o por el área geográfica (localidad, región, país). En cada escala, la riqueza exacta y la composición del ensamble de especies de parásitos será el resultado de diferentes factores que pueden ir en tres diferentes direcciones: atribuibles al hospedero (dieta, vagilidad, comportamiento, resistencia a la infección, etc.), al parásito (ciclos de vida, virulencia, especificidad, etc.) o al ambiente en el

que se desarrollan (temperatura, vegetación, corriente de los afluentes, etc.) y que cada uno puede estudiarse de manera separada o conjunta (Poulin y Morand, 2004, Luque, 2008).

Dado que el hábitat de los parásitos es delimitado por el cuerpo de los hospederos, es importante establecer la escala de estudio. En la escala mediada por los hospederos, los parásitos explotando una especie de hospedero pueden ser estudiados, de acuerdo a la elección de la escala física, en varios niveles jerárquicos. En el nivel más bajo y en la escala más pequeña se define la infracomunidad, que comprende todos los parásitos de diferentes especies dentro de un mismo hospedero individual. Debido a que la examinación de diferentes hospederos individuales de la misma población permite el censo de varias infracomunidades replica; en este nivel el cálculo de robustas pruebas estadísticas de la interacción de especies son posibles. Pero sin olvidar que la diversidad de parásitos dentro de un individuo es dependiente de varios factores, desde la temporada de captura a eventos puramente estocásticos y no siempre es el reflejo de la diversidad del conjunto de especies disponibles localmente (Poulin y Morand, 2004).

El siguiente nivel en la jerarquía es comunidad componente, que consiste en todas las especies de parásitos explotando una población de hospedero en un tiempo determinado. La comunidad componente provee el conjunto de especies de parásitos de las cuales cada infracomunidad es formada. Su riqueza decrece cuando ciertas especies de parásitos se extinguen localmente e incrementa conforme otras especies de parásitos llegan a colonizar la población de hospederos de otras poblaciones cercanas. La similitud en la composición de especies entre comunidades componente de diferentes, pero conspecíficas, poblaciones de hospederos dependerá sobre su proximidad geográfica entre cada una y sobre la posibilidad del intercambio de parásitos entre éstas. Por tanto, no es posible encontrar una comunidad componente que incluya todas las especies de parásitos que son conocidas por explotar una

población de hospederos, ya que cada comunidad componente es un subconjunto de más grande colección de parásitos que se mantiene dinámica en el tiempo y espacio (Poulin y Morand, 2004) . Cualquiera que sea el sistema a estudiar, definir la escala de estudio es crucial debido a que tiene un efecto en la riqueza de las especies de parásitos. En estudios sobre la composición y estructura de comunidades de helmintos es importante observar las interacciones tanto a nivel individual (infra) o población de los hospederos (componente), debido a que nos apoyará al mejor entendimiento de la interacción parásito-hospedero.

1.1. Estudios de parásitos de peces en México

La ubicación geográfica de México y su topografía accidentada han favorecido el desarrollo de una gran diversidad de cuerpos de agua, reflejándose también en una biota rica en especies. Los peces se destacan como uno de los taxa más diversos en los ecosistemas dulceacuícolas del país, contando con aproximadamente 506 especies pertenecientes a 47 familias. de la Vega-Salazar (2003) sugirió que la elevada diversidad ictiofaunística a nivel especie, en particular de especies endémicas, es debido a la interrelación de varios factores: la conjunción de fauna neártica y neotropical, la geografía física del país que cuenta con una vasta extensión latitudinal, el aislamiento del Altiplano de la Mesa Central y la adaptación de varios grupos marinos a corrientes de agua dulce.

Gracias a esta elevada riqueza de especies de peces y a su interés biológico, por ser fuente de alimento humano y por formar parte de las cadenas tróficas de otros vertebrados, la ictiofauna mexicana ha sido exhaustivamente estudiada en términos parasitológicos (Garrido-Olvera *et al.*, 2012). Se estima que el 60% de las especies de peces reportadas en el territorio nacional han sido estudiadas con respecto a sus parásitos (Pérez Ponce de León *et al.*, 2011), aunque este es el reflejo del intenso trabajo en este grupo de vertebrados, aún se

desconoce la helmintofauna de muchas especies endémicas mexicanas, sobre todo de aquellas con una distribución restringida a solo ciertos cuerpos de agua.

Aunque todas las cuencas hidrológicas del país han sido muestreadas para la colecta de peces y su estudio helmintológico, el esfuerzo de muestreo no ha sido equitativo. Los ríos del sur de México (ej. Cuenca del Usumacinta), han sido el principal foco de estudio. En particular la familia Cichlidae que tiene el mayor número de registros parasitológicos.

Específicamente la cuenca del Río Pánuco, es la cuarta cuenca hidrológica más grande del país, pero ha sido poco estudiada en relación a los parásitos de peces nativos a pesar de alto valor biológico. Los principales afluentes de esta cuenca se originan en la Sierra Madre Oriental, extendiéndose sobre 10 estados (Veracruz, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, Estado de México, Puebla, Guanajuato y el Distrito Federal (Urquiza y Rosales, 2000); es el hábitat de por lo menos 51 especies de peces, de los cuales el 60% son especies endémicas, destacándose en número de especies los géneros *Xiphophorus*, *Tampichthys (Dionda)*, *Astyanax* y *Priapella*. Hasta la fecha solo se reportan el trabajo de tres estudios con parásitos de peces en la cuenca del Pánuco.

Uno de los primeros trabajos enfocados a la parasitofauna fue realizado por Salgado-Maldonado *et al.* (2004) en el que enlistaron los helmintos de peces a lo largo de diferentes puntos de la cuenca. En este trabajo se reportaron 31 especies de parásitos encontradas en 17 especies de peces (de 51 especies presentes). A pesar de este esfuerzo de muestreo, varias especies de peces no fueron identificadas a nivel de especie o no fueron colectadas.

Posteriormente, Santacruz-Vázquez (2013) realizó un estudio de las comunidades de parásitos de 12 especies de peces (incluyendo siete especies nativas, dos exóticas y tres translocadas). Los autores reportaron que las especies dominantes de las comunidades de parásitos fueron las metacercarias *Centrocestus formosanus* y *Posthodiplostomum minimum*.

A pesar de que este fue un trabajo con enfoque ecológico, las zonas de colecta solo correspondieron a los estados de San Luís Potosí y Querétaro.

Tal como los anteriores trabajos lo afirman, la cuenca del Río Pánuco mantiene una alta diversidad endémica particularmente de peces de la familia Poeciliidae, entre ellas las especies hermanas *Xiphophorus malinche* Rauchenberger, Kallman y Morizot, 1990 y *X. birchmanni* Lechner y Radda, 1987 (Cui *et al.*, 2013). Su distribución es particularmente interesante, debido a que *Xiphophorus birchmanni* habita las latitudes bajas de la cuenca, mientras que *X. malinche* solo se encuentra en la parte alta en pocas y restringidas poblaciones; aunque en estudios previos se han reportado poblaciones simpátricas.

Posteriormente, Rosenthal *et al.* (2003) realizando análisis morfológicos y electroforéticos de especímenes de *X. birchmanni* y *X. malinche* observaron una extensiva hibridación en elevaciones intermedias del Río Calnali, con un gradiente de introgresión de desde las partes altas a las partes bajas del río. Los autores sugirieron que el rompimiento en la aislación reproductiva entre las especies podría ser el resultado del incremento de la contaminación en los afluentes, ya que contaminantes orgánicos podría interferir con la habilidad de reconocimiento de señales químicas de la pareja conspecífica. A partir del descubrimiento de estas zonas híbridas *X. birchmanni* × *X. malinche*, ha sido el enfoque de estudio de varias investigaciones referentes a su genética (Culumber *et al.*, 2011, 2014; Paczolt *et al.*, 2014) ecofisiología (Culumber *et al.* 2012; Johnson *et al.*, 2014) y elección de pareja (Wong *et al.*, 2005; Wong y Rosenthal 2006; Fisher y Rosenthal, 2007; Verzijden *et al.*, 2012), pues los híbridos son fértiles y pueden cruzarse entre sí y con individuos de especies parentales, formando complejas zonas híbridas, con varias generaciones de híbridos.

Así, en el interés de conocer los helmintos de estas poblaciones endémicas de

X. malinche, *X. birchmanni* y sus híbridos, Bautista-Hernández (2010) analizó las comunidades de parásitos de estas poblaciones de peces. En total se reportaron seis especies de helmintos: un monogéneo (*Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky y Venkatanarasaiah, 2004) tres digéneos, una forma adulta (*Paracreptrema rosenthali* Bautista-Hernández, Monks, Pulido-Flores y Miranda, 2015) y dos metacercarias (*Centrocestus formosanus* y *Uvulifer* sp.), un céstodo (*Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934) y un nemátodo (*Rhabdochona xiphophori* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2001). Los monogéneos y la metacercaria *Uvulifer* sp. fueron las especies compartidas entre las seis poblaciones estudiadas y las infracomunidades fueron altamente dominadas por *Ur. vaginoclastrum*.

Sin embargo, Culumber *et al.* (2011), realizaron análisis moleculares en varias poblaciones de peces *X. birchmanni* y *X. malinche* a lo largo de su distribución de la cuenca del Pánuco, enfocándose en las zonas híbridas, en la que se incluyeron aquellas poblaciones consideradas para el trabajo de Bautista-Hernández (2010). Los autores observaron que las poblaciones híbridas de *X. birchmanni*×*X. malinche* son estructuradas, es decir, se pueden identificar tres genotipos, los de especies parentales y los de individuos híbridos. Por lo que el trabajo de Bautista-Hernández (2010), en particular las comunidades de parásitos de las zonas híbridas, tomó otra perspectiva; ya que estos peces híbridos fueron identificados solo con base en caracteres morfológicos, bajo la premisa que las poblaciones híbridas estaban formadas solo por peces híbridos. Así pues surgió el planteamiento del presente trabajo, con el interés de re-analizar las comunidades de helmintos parásitos de *X. birchmanni*×*X. malinche* aplicando análisis moleculares para la correcta identificación de los peces en zonas híbridas.

En México, el presente trabajo es el primero en estudiar la composición y estructura de las comunidades de helmintos en una zona híbrida usando como modelo el complejo de

híbridos de *Xiphophorus birchmanni*×*X. malinche* dentro de dos niveles jerárquicos, infracomunidad y comunidad componente.

Objetivo general

Analizar las comunidades de parásitos de *Xiphophorus birchmanni*×*X. malinche* de acuerdo con los genotipos identificados en las zonas híbridas, en la Huasteca hidalguense.

Metas:

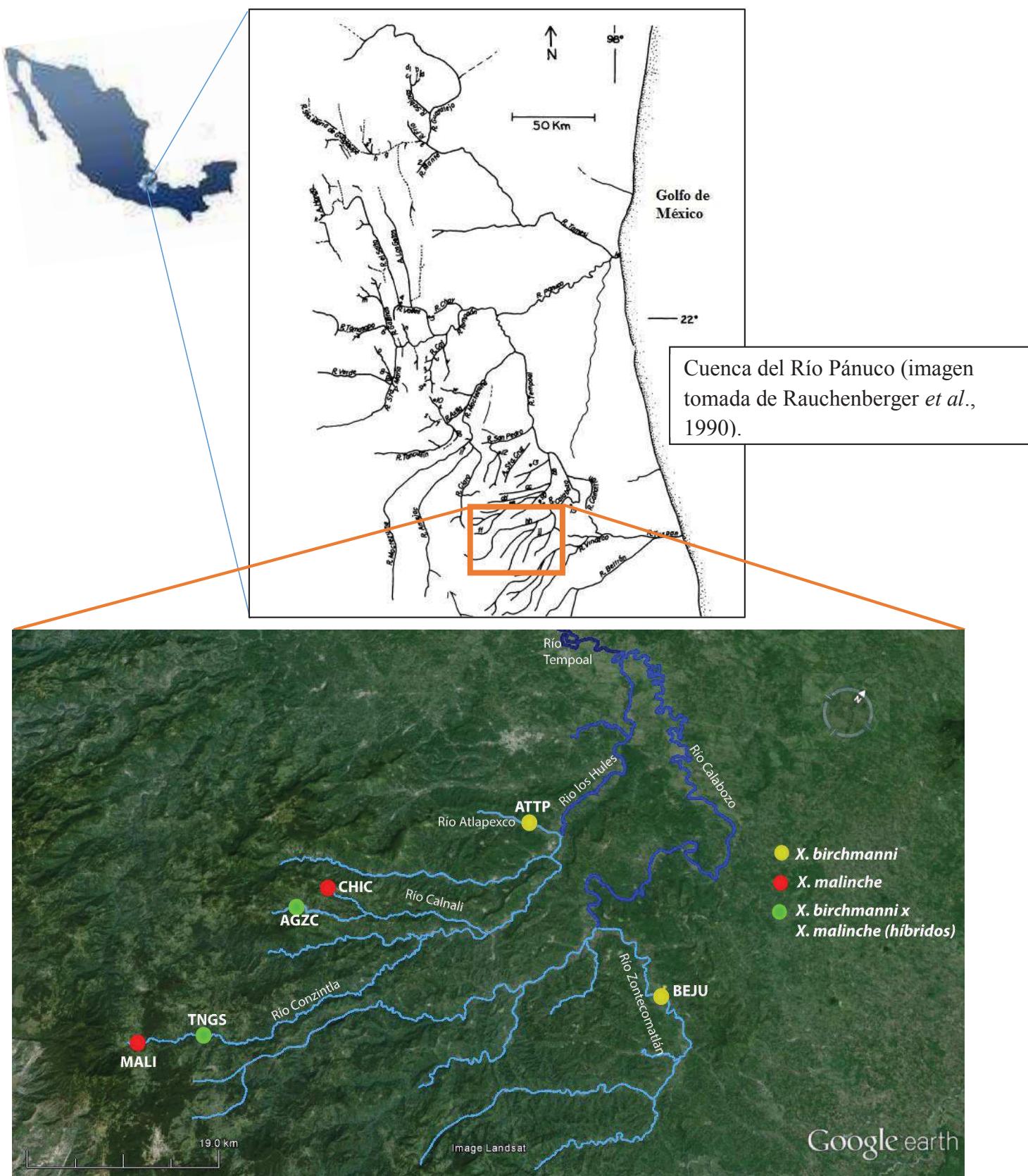
- Identificar a nivel taxonómico posible las especies de parásitos infectando *X. malinche* y *X. birchmanni*.
- Describir morfológicamente las especies de parásitos que sean nuevas para la ciencia.
- Compilar y precisar las definiciones de los principales términos y conceptos aplicados a estudios ecológicos de parásitos.
- Describir las comunidades de parásitos de *X. malinche* y *X. birchmanni* mediante el uso de parámetros de infección e índices de diversidad, dominancia y similitud.
- Identificar genéticamente los peces colectados en las zonas híbridas usando marcadores moleculares.
- Describir las comunidades de parásitos de los tres genotipos de peces presentes en las zonas híbridas, mediante el uso de parámetros ecológicos e índices de diversidad, dominancia y similitud.
- Comparar las comunidades de parásitos de las dos especies parentales, *X. malinche* y *X. birchmanni*, y las zonas híbridas usando índices de similitud.

1.3 Material y Métodos

1.3.1 Área de estudio

Con el objetivo de registrar las comunidades de parásitos de especies parentales en su distribución natural y en las zonas híbridas, se colectaron peces en seis localidades pertenecientes a cuatro principales ríos: Río Conzintla, Río Calnali, Río Zontecomatlán y Río Atlapexco (Figura 1). Aunque cada una de las localidades están distanciadas y separadas por formaciones montañosas, los ríos se adjuntan a dos vertientes: Río los Hules y Río Calabozo, que a su vez se unen al Río Tempoal, siguiendo su flujo hasta desembocar en el Pánuco. Para la colecta de peces de *X. malinche* y las zonas híbridas, se consideraron las mismas localidades reportadas por Bautista-Hernández (2010). Es decir, las poblaciones de *X. malinche* correspondieron las localidades de Chicayotla (CHIC) y Malila (MALI) y las zonas híbridas a las localidades de Tianguistengo (TNGS) y Aguazarca (AGZC). Los peces de *X. birchmanni* se colectaron en dos nuevas localidades, Benito Juárez (BEJU) y Atlatipa (ATTP), ya que de acuerdo con los datos publicados por Culumber *et al.* (2011) las poblaciones consideradas por Bautista-Hernández (2010) con respecto a esta especie no corresponden a poblaciones puras, es decir que tienen un porcentaje de peces con genotipo heterocigoto (híbrido).

Figura 1. Mapa de localización de las seis localidades consideradas para este trabajo.



1.3.2 Identificación de especies de parásitos

En orden de cumplir con el presente trabajo, primero fue importante recopilar el material colectado por Bautista-Hernández (2010) y corroborar la identificación de las especies de parásitos reportadas. Durante este proceso, se observó que la especie *Paracreptotrema* sp., digéneo infectando peces de *X. malinche*, no correspondía a ninguna de las especies descritas en el género. Después de realizar un estudio y comparación morfológico se determinó que era una nueva especie, la cual fue descrita como *P. rosenthali* (ver Bautista-Hernández *et al.*, 2015).

La terminología usada en parasitología puede ser confusa debido a la biología misma de los parásitos, pues éstos viven a expensas de otro organismo, mantienen complejos ciclos de vida que involucran a más de un hospedero y tienen una distribución de tipo binomial negativa, es decir pocos hospederos albergan una gran cantidad de parásitos, pero muchos hospederos se infectan con pocos o ningún parásito. Por lo que la aplicación de conceptos ecológicos de animales de vida libre, no siempre resulta efectiva, pues muchos de estos conceptos fueron pensados bajo la perspectiva de una distribución normal (Magurran, 2004). El uso de los conceptos y cálculos adecuados es importante para el estudio de las comunidades de parásitos para definir correctamente las entidades a estudiar, particularmente cuando el estudio involucra comparaciones de un grupo con otro. Debido a esto, para el presente trabajo se realizó una compilación de los principales conceptos y términos ecológicos (ver Bautista-Hernández *et al.*, en prensa).

1.3.3 Análisis de las comunidades de helmintos de las especies parentales

A partir de este punto, se usará el término “especie parental” para referirse a alguna o a las dos especies de peces involucradas en la cruda para la formación de híbridos. Las “poblaciones puras” se refieren a especímenes que mantienen un genotipo homocigoto.

Las comunidades de parásitos de *X. malinche* y *X. birchmanni* se trataron por separado para analizar su estructura y composición. El análisis de los datos consistió de dos partes: caracterización de la infección y parámetros de diversidad (riqueza, dominancia, diversidad, similitud).

Se caracterizó la infección de cada especie de helminto usando los parámetros de: prevalencia, abundancia, intensidad promedio e intervalo de intensidad. Para la descripción y cálculo de cada parámetro ver Bautista-Hernández *et al.* (en prensa).

Para el cálculo de parámetros de diversidad, se tomaron en cuenta dos niveles ecológicos: comunidad componente e infracomunidad, basándose en la definición de Bautista-Hernández *et al.* (en prensa). Se describieron los atributos de riqueza, diversidad, dominancia numérica y similitud con base al cálculo de diferentes índices que se especifican en la Tabla 1, tomada de Bautista-Hernández (2010).

Tabla 1. Índices de diversidad usados en dos niveles ecológicos (tomada de Bautista-Hernández, 2010).

Comunidad componente		Infracomunidad
Riqueza	# total de especies de helmintos	Promedio de especies de helmintos por hospedero individual examinado
Diversidad	Índice de Simpson	Índice de Brillouin
Dominancia numérica	Índice de Berger-Parker	% infracomunidades dominadas por una especie de helminto
Similitud	Índices de Jaccard y de Morisita-Horn	

Para determinar las diferencias entre los valores de diversidad se usó la prueba estadística de Chi-cuadrada, la cual se calculó en el programa de SPSS Statistics versión 17.0.

1.3.4 Identificación genética de los peces en zonas híbridas

Los peces examinados por Bautista-Hernández (2010), especialmente aquellos de las localidades de híbridos, fueron guardados y etiquetados individualmente en frascos con alcohol etílico (EtOH) al 96%. Por esto fue posible, consultar este material y realizar los análisis genéticos correspondientes. Además se realizaron nuevas colectas en las mismas poblaciones de peces con fin de incrementar el número de muestreo.

Los peces colectados en las zonas híbridas (Aguazarca y Tianguistengo) fueron identificados genéticamente aplicando las técnicas de Culumber *et al.* (2011). Se cortó un pedazo de la parte superior de la aleta caudal de cada pez y se preservó en alcohol 96%. Para la extracción de DNA se usó el protocolo de procedimientos del equipo DNeasy (Qiagen Inc.). La región control mitocondrial y tres intrones nucleares (DNA ligasa 1, DNA polimerasa beta y tomour proteína 53) se amplificaron usando PCR, bajo las mismas condiciones estandarizadas por Culumber *et al.* (2011). Para confirmar la amplificación de los marcadores se usó gel de agarosa al 2% en un equipo de electroforesis, posteriormente las muestras se secuenciaron y alinearon con el programa Sequencher 4.2. Para cada hospedero se obtuvieron cuatro genotipos que permitió separar a los individuos como: *X. malinche*, *X. birchmanni* y heterocigoto (híbridos).

Cada pez fue sometido a una disección para la revisión de órganos internos y externos. Los parásitos encontrados fueron cuantificados, fijados, preservados y etiquetados según las técnicas convencionales de Helmintología (Monks *et al.*, 2005). Posteriormente, los parásitos fueron teñidos y montados para su posterior identificación utilizando claves de identificación, además de las revisiones taxonómicas y descripciones originales de cada una de las especies (ver Bautista-Hernández, 2010).

1.3.5 Análisis de datos y descripción de las comunidades de parásitos

Los datos de abundancia y riqueza de los parásitos registrados en las zonas híbridas se trataron por separado de acuerdo al genotipo de cada hospedero, obteniendo tres subconjuntos de datos en cada localidad, parásitos de peces con genética de *X. malinche*, *X. birchmanni* e híbridos. Se calcularon los parámetros de infección e índices de diversidad como se menciona en la Tabla 1.

Por último, con el fin de comparar las comunidades componente de las especies parentales y las zonas híbridas en conjunto. Se tomaron los datos de presencia/ausencia para calcular el índice de similitud de Jaccard, usando la formula presentada en Bautista-Hernández (2010).

Capítulo II

A new species of *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infecting two species of poeciliids in Río Malila of the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, with a key to the species of the genus

Una nueva especie de *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infectando dos especies de poeciliidos en el Río Malila perteneciente a la cuenca del Río Pánuco, Hidalgo, México, con una clave dicotómica de las especies del género

Resumen. *Pacreptotrema rosenthali* sp. n. fue encontrado infectando el intestino de *Xiphophorus malinche* y *Pseudoxiphophorus jonesii*, peces colectados del afluente del Río Malila, tributario del Río Conzintla perteneciente a la cuenca del Río Pánuco, en Hidalgo, México. Las colectas se llevaron a cabo durante el 2008-2009. La nueva especie se diferencia de las otras cinco especies conocidas del género *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006 por presentar glándulas vitelógenas que se extienden desde el nivel anterior de la faringe a la parte media de los testículos, por tener una vesícula seminal con varios pliegues y un saco del cirro más ancho que el de las otras especies. La nueva especie es parecida a *P. heterandriae* por ser similares en la longitud de los ciegos, los cuales sobrepasan el margen posterior del ovario pero no llegan a los testículos. Una clave dicotómica para diferenciar las especies de *Paracreoptotrema* se incluye en el presente trabajo.

A new species of *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infecting two species of poeciliids in Río Malila of the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, with a key to the species of the genus

Christian E. Bautista-Hernández¹, Scott Monks¹,
Griselda Pulido-Flores¹, Rafael Miranda²

1 Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, Apartado Postal 1-10, C.P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México **2** University of Navarra, Department of Zoology and Ecology, School of Sciences, Irúnlarrea n°1, E-31008 Pamplona, Navarra, Spain

Corresponding author: Scott Monks (scottmonks@hotmail.com)

Academic editor: David Gibson | Received 20 June 2014 | Accepted 23 November 2014 | Published 16 February 2015

<http://zoobank.org/CIAFAE9D-C97D-427D-8C9C-21D166E8B3FD>

Citation: Bautista-Hernández CE, Monks S, Pulido-Flores G, Miranda R (2015) A new species of *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infecting two species of poeciliids in Río Malila of the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, with a key to the species of the genus. ZooKeys 482: 55–66. doi: 10.3897/zookeys.482.8144

Abstract

Paracreptotrema rosenthali sp. n. was discovered in the intestine of *Xiphophorus malinche* and *Pseudoxiphophorus jonesii*, collected from the headwaters of Río Malila, tributary of Río Conzintla, in the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, during 2008–2009. The new species differs from the five known species of *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006 by having vitelline follicles that extend from a level anterior to the pharynx to mid-testes, the seminal vesicle which is more extensively folded, and a wider cirrus sac. The new species resembles *P. heterandriae* in the length of its ceca, which surpasses the posterior margin of the ovary but do not reach the testes. A key to the species of *Paracreptotrema* is provided.

Keywords

Paracreptotrema, *Xiphophorus malinche*, helminth parasite, endemic species, key

Introduction

Despite an increase in our knowledge of the helminth parasites of the species of fish in México, Pérez-Ponce de León and Choudhury (2010) recently suggested that regions characterized by high biodiversity, such as the drainage basin of the Río Pánuco, need more intensive sampling. Their study indicated that the Poeciliidae, a family with many species endemic to México but with a limited range (Miller et al. 2005), could provide new information on the biodiversity of helminth parasites of freshwater fishes. *Xiphophorus malinche* Rauchenberger, Kallman & Morizot is such a poeciliid with a distribution restricted to the Río Pánuco basin. At present, it is known to inhabit only six isolated highland headwater streams (Culumber et al. 2011). Relatively little is known about the parasite communities of *X. malinche*; however, a recent study compared parasite communities between two populations of this species and reported differences in the helminth communities that the authors attributed to geographic isolation (Bautista-Hernández et al. 2014b). As part of that study, an undescribed species of *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006 was recovered in one of these populations; it is described herein and a key to the known species is presented.

Materials and methods

Adult specimens of *Xiphophorus malinche* (60 individuals; May 2008 to July 2009) and *Pseudoxiphophorus jonesii* (Günther, 1874) (*sensu* Agorreta et al. 2013) (= *Heterandria jonesii*) (30 individuals; August 2012) were collected from the Río Malila, a tributary of the Río Conzintla, northeastern Hidalgo, México. Fish were collected using minnow traps, brought live to the laboratory of the Centro de Investigaciones Científicas de las Huastecas Aguazarca (CICHAZ) field station in Calnali, Hidalgo, and examined within 24 h after capture. Fish were fixed in ethyl alcohol (EtOH 96%) for confirmation of their identification. Trematodes were collected live, killed in warm water and fixed for 24 h in alcohol-formalin-acetic acid. Specimens were stained with Mayer's carmalum or Delafield's hematoxylin, mounted whole in Canada balsam, and examined using bright-field and differential interference contrast optics. Illustrations were made with a drawing tube attached to the microscope; measurements are given in micrometers (μm) and are expressed as the range of measurements followed by the mean \pm standard deviation in parentheses. Comparisons of other members of the genus with the new species are made from the original descriptions, but full data on each species from all published works are given in Table 1; reported measurements are given exactly as in the original work because all of the original specimens were not available to be re-measured.

Results

Systematic account

Family Allocreadiidae (Looss, 1902)

Genus *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006

Type species. *Paracreptotrema blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006

Paracreptotrema rosenthali sp. n.

<http://zoobank.org/CD6087D6-0AA7-40B1-B06B-0756B52E2681>

Figure 1

Type material. Holotype (CNHE 9263), 3 paratypes (CNHE 9264 to 9266), and 3 paratypes (HWML 75051 to 75054).

Other material examined. *Paracreptotrema blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006 (CNHE-5315, Costa Rica; CNHE-7682, México); *P. heterandriae* Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Martínez-Ramírez, 2012 (CNHE-8242); *P. mendezi* (Sogandares-Bernal, 1955) Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006 (HWML-22193, 22194); and *P. profundulusi* Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Martínez-Ramírez, 2011 (CNHE-7684).

Type host. *Xiphophorus malinche* Rauchenberger, Kallman & Morizot (Poeciliidae). Vouchers deposited in MZNA fish collection, University of Navarra, Spain (Galicia et al. 2014).

Type locality. Río Malila, tributary of Río Conzintla, northeastern Hidalgo, México ($20^{\circ}44'N$; $98^{\circ}43'W$).

Site in host. Intestine.

Other host. *Pseudoxiphophorus jonesii* (Günther, 1874) (*sensu* Agorreta et al. 2013; = *Heterandria jonesii*). Vouchers deposited in MZNA fish collection, University of Navarra, Spain (Galicia et al. 2014).

Prevalence. In *X. malinche*, 7 of 88 infected (7.9%). In *P. jonesii*, 1 of 36 infected (2.77%).

Etymology. The species is named in honor of Gil G. Rosenthal, Department of Biology, Texas A&M University, College Station, Texas, and co-founder of the CICHAZ field station, for his friendship, contributions to the knowledge of species of *Xiphophorus*, and in recognition of his efforts to promote science in the Huasteca region of México.

Description. [Based on 8 specimens] Body 720–940 (830 ± 83 n = 7) long, robust, aspinose. Anterior end rounded; body 350–550 (417 ± 66 n = 7), widening gradually, reaching maximum width at level of middle to posterior margin of acetabulum, terminating in narrower posterior end. Few, small, pigment spots in forebody. Oral sucker wider than long, subterminal, 105–160 (125 ± 20 n = 7) long, 130–175 (140 ± 16

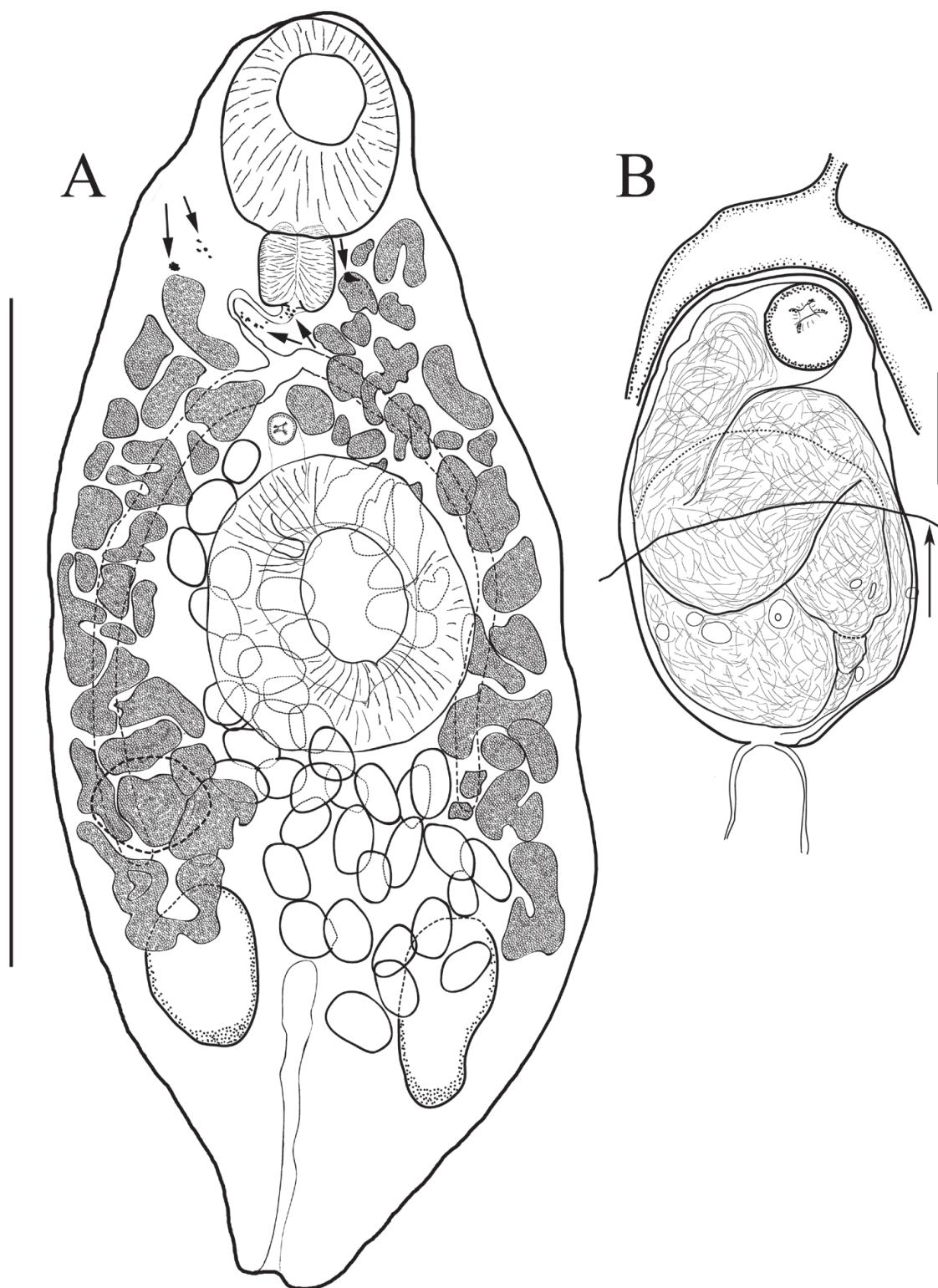


Figure 1. *Paracryptotrema rosenthali* sp. n. **A** Ventral view of holotype; arrows indicate fragments of eyespot pigment **B** Cirrus sac; arrow indicates anteriormost margin of acetabulum. Scale bars: **A** = 250 μm ; **B** = 25 μm .

$n = 7$) wide, with 2 papillae on posterior margin and several papillae along outer edge; opening subterminal, antero-ventrally directed. Average length of acetabulum, 170–230 (203 ± 18 $n = 8$) slightly greater than width, 180–225 (205 ± 15 $n = 7$), strongly

muscular, sunken, visible externally by its rounded opening; tegument of acetabulum with fine striations radiating outward from acetabular opening. Ratio of length of oral sucker to length of acetabulum 1:1.4–1:2.0 (1:1.6) and width of oral sucker to width of acetabulum 1:1.3–1:1.7 (1:1.5). Prepharynx absent. Pharynx muscular, well developed, 45–55 (52 ± 4, n = 6) long, 38–70 (56 ± 11 n = 6) wide. Esophagus short, winding, 45–75 (57 ± 16, n = 3) long, 5–10 (n = 2) wide. Cecal bifurcation short distance anterior to acetabular margin. Ceca, mostly obscured by vitelline follicles, extend posterior to acetabulum, 725 (right side) to 800 (left side) long (n = 1), following curve of body, just surpassing posterior margin of ovary but not reaching testes (Fig. 1). Ovary 63–135 (104 ± 25 n = 8) long, 98–145 (111 ± 16 n = 7) wide, entire, dextral (4 of 8) or sinistral (4 of 8), 350–600 (435 ± 85 n = 8), 48%–64% (54% ± 6% n = 7) from anterior end of body, overlapping posterior margin of acetabulum in some specimens. Mehlis' gland comprised of loose aggregate of gland cells, 25–63 (43 ± 12 n = 7) long, 25–68 (48 ± 15 n = 7) wide, partially obscured by vitelline follicles but more visible from dorsal perspective. Seminal receptacle postovarian, muscular. Laurer's canal not observed. Uterus with loop extending to posterior margin of testes. Vitellarium follicular, in 2 lateral fields, each consisting of a roughly-formed double row of follicles, 1 row more lateral and 1 partially overlapping acetabulum dorsally. Vitelline follicles extend from level anterior to pharynx to middle of testes, to posterior margin of testes in some specimens. Lateral fields of vitellarium loosely confluent antero-dorsal to acetabulum, dorsally overlapping ceca, lateral margins of acetabulum, ovary, and testes. Follicles consist of granular vitelline cells; vitelline ducts connect to large median vitelline reservoir filled with vitellocalcyl cells. Eggs number about 20 to 40, well developed, ovoid, operculate, 40–70 (52 ± 7 n = 40) long, 25–45 (32 ± 4 n = 40) wide. Testes 2, irregular in form but not lobed, longer than wide, post-equatorial, posterior to and separated from ovary. Right testis 110–188 (137 ± 30 n = 8) long, 50–155 (88 ± 37 n = 7) wide, anterior margin 460–700 (571 ± 83 n = 8), 63%–78% (71% ± 5% n = 7) from anterior end of body. Left testis 105–188 (136 ± 32 n = 8) long, 68–168 (96 ± 38 n = 7) wide, anterior margin 490–760 (591 ± 88 n = 8), 69%–84% (73% ± 6% n = 7) from anterior end of body. Cirrus sac elongate, median, dorsal, 75–110 (91 ± 18 n = 3) long, 68–103 (80 ± 20 n = 3) wide, containing coiled tubular seminal vesicle that occupies most of space in cirrus sac (Fig 1b). Genital pore median, between cecal bifurcation and anterior margin of acetabulum. Excretory vesicle I-shaped, tubular, narrow, reaching anteriorly to or slightly beyond level of mid-testes. Excretory pore terminal.

Remarks

The genus *Paracreptotrema* includes four species: *P. blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006, *P. mendezi* (Sogandares-Bernal, 1955), *P. profundulusi* Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Martínez-Ramírez, 2011, and *P. heterandriae* Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Vázquez, 2012. The specimens of *P. rosenthali* sp. n. from *X. malinche* share the features established in the

original concept of the genus (Choudhury et al. 2006). In general, there are five primary features that can be used to distinguish *P. rosenthali* sp. n. from the extant species: the shorter length of the ceca, the extent of the vitelline follicles, the extensive folding of the seminal vesicle, the width of the cirrus sac, and the extension (area occupied) of the uterus. *Paracreptotrema rosenthali* resembles *P. mendezi*, *P. blancoi*, and *P. profundulusi* in having a well-developed cirrus sac, but the new species stands out by having a seminal vesicle that is more extensively folded and the cirrus sac which is wider than those of the other three taxa. *Paracreptotrema rosenthali* sp. n. and *P. heterandriae* have ceca that extend past the ovary but not to the testes; however, in the latter species the body is longer and narrower than that of *P. rosenthali* sp. n. The vitellarium of the new species extends from a level anterior to the pharynx to the middle of the testes, and in some specimens reach but do not pass the posterior margin of the testes, and the follicular rows partially overlap the acetabulum dorsally. In *P. mendezi*, the vitellarium extends posteriorly from the oral sucker but does not pass the anterior margin of the testes. In *P. blancoi* it extends from the cecal bifurcation to the anterior edge of the testes. In *P. profundulusi*, the vitellarium extends to the posttesticular area, and in *P. heterandriae* the vitelline follicles extend from the cecal bifurcation to the posterior margin of the testes. The extent of the uterus of *P. rosenthali* sp. n. is similar to the uterine distribution of *P. blancoi* and *P. heterandriae* in that the uterus extends to the posterior margin of the testes, often filling the post-testicular area; in *P. profundulusi* the uterus is mostly pretesticular. The mean size of the eggs of *P. rosenthali* sp. n. (52 long by 32 wide) is similar to that of *P. blancoi* (55 by 39) and *P. profundulusi* (57 × 31); the mean egg size of *P. mendezi* (46 × 37) is smaller and that of *P. heterandriae* (72 × 40) is larger. The number of eggs in the uterus ranged from 20–40 among the specimens of the new species; the specimens of *P. blancoi* that we examined had fewer than 10 eggs and those of the three other species that we observed had from 8–24 eggs in the uterus.

Discussion

Geographic barriers play an important role in the isolation of fish populations and their helminth fauna (Pérez-Ponce de León and Choudhury 2010; Salgado-Maldonado et al. 2011; Bautista-Hernández et al. 2014b). Four of the five species of *Paracreptotrema*, including the one described in this paper, are parasites of poeciliid fish. Choudhury et al. (2006) suggested that *Paracreptotrema* spp. might be parasites exclusive to poeciliids in the Neotropical region. However, Salgado-Maldonado et al. (2011) described *P. profundulusi* from and reported *P. blancoi* in species of the Profundulidae, arguing that this was evidence that *Paracreptotrema* spp. could have a closer relationship with freshwater members of the Profundulidae than with the Poeciliidae because of the restricted distribution of the latter family in Central America. The geographic distribution of *Profundulus* is restricted to hydrological basins of Central America, extending northward only to the Isthmus of Tehuantepec (southeastern México), so the co-occurrence of the two species of *Paracreptotrema* in those fish could be due to recent contact between dif-

ferent host populations. The finding of the new species does not offer insights into the co-speciation of the members of the genus; i.e. the origin of each species and whether they originated in poeciliids or profundulids. For this reason, a phylogeny of the group is needed, ideally combined with a hypothesis regarding the taxa that host these species. Additionally, in cases where the localities of each species of helminth are widely separated, further studies are needed to verify the limits of the distribution of each.

The distribution of *X. malinche* is restricted to the more northern Hidalgo anticline, separated from southern populations of fish by the barrier range of the Mexican plateau (Kallman and Kazianis 2006), so it is not clear how the population of *P. rosenthali* sp. n. is linked to those species of Central America. Consistent with hypotheses regarding the orogeny and isolation of headwater populations, Bautista-Hernández et al. (2014b) reported differences in parasite communities between two populations of *X. malinche* (Chicayotla and Malila) that are separated only by two mountain ridges. Specifically, the Malila population was infected with three species of helminth, whereas the Chicayotla population was infected with four species. Our finding a new species restricted to the Malila population further supports the importance of host biogeographic factors with regard to the structure of helminths communities. Although helminth diversity is affected by the restricted distribution of their host, further studies are needed to evaluate the familial host specificity of species of *Paracreptotrema*. *Paracreptotrema mendezi* was collected from fish living in a lake but all other known species are from stream- and river-dwelling populations of fish; whether or not this factor is important for our understanding of the ecological relationships of the members of the genus is still unknown.

The papillae on the oral sucker were difficult to discern on our specimens. Two papillae on the posterior margin of the sucker were visible on some specimens, but only some of the papillae along outer edge were visible on a few specimens; thus, no papillae were included in the figure. We could discern several papillae along the outer edge of the oral sucker in specimens of *P. blanci*, *P. profundulisi*, and *P. heterandriae*, but the entire complement of papillae was not visible in any specimens we examined. Study of specimens using scanning electron microscopy will be necessary for a full assessment of the number of papillae present, but the number of specimens available at this time is not sufficient for such a study.

All known species of *Paracreptotrema* have an oral sucker that is wider than long (Table 1). The new species is not different in this respect. However, one specimen we collected, the holotype (unfortunately), had an oral sucker longer than wide (Fig. 1). This specimen was processed differently to any of the others, and it was one of six specimens from single-worm infections, but it is the only one with the different sucker size ratio. Even with that worm removed from the comparison, the oral sucker of *P. rosenthali* sp. n. is the largest of the known species. Similarly, the average length of the acetabulum was greater than the width, but in some worms this was reversed.

The presence of Laurer's canal has been reported for the four previously known species. We were not able to discern the canal in specimens of the new species. The limited material precluded mounting of specimens in a more favorable position for

Table I. Comparison of morphological characteristics of the five species described as *Paracreptotrema*. Data for *P. blancoi* (México), *P. blancoi* (Costa Rica), *P. mendezi* and *P. heterandriae* taken from Choudhury et al. (2006) and Salgado-Maldonado et al. (2012). Note: measurements are given exactly as in the original work with the same precision as reported and presented as the range followed by the mean.

	<i>P. blancoi</i>	<i>P. blancoi</i>	<i>P. mendezi</i>	<i>P. profundulusi</i> (text)**
Body length	465–732 (519)	500–850 (688)	680	600–990 (788)
Maximum width	200–387 (263)	250–450 (349)	310	287–500 (364)
Oral sucker length × width	70–90 (82) × 82.5–110 (90.4)	100–155 (126.7) × 100–155 (126.2)	100 × 120	102–150 (125) × 112–177 (137)
Ventral sucker length × width	162.5–207 (175.9) × 125–210 (173.8)	120–175 (153.2) × 130–205 (174)	170 × 170	165–250 (201) × 145–225 (189)
Sucker ratios				
Length	1.7–2.4 (1:2.1)	1.2–1.21 (1:1.2)	1:1.4 [†]	1.5–2.0 (1:1.6)
Width	1.4–2.5 (1:1.9)	1.2–1.7 (1: 1.4)		1.1–1.5 (1:1.4)
Pharynx length × width	25–50 (40) × 30–62.5 (47.2)	40–60 (50) × 45–75 (57)	50 × 60	37–62 (48) × 37–70 (49)
Ovary length × width	37.5–77.5 (51.5) × 25–75 (40.7)	55–110 (86.2) × 35–62.5 (69.2)	27 × 74	47–125 (72) × 50–125 (90)
Left testis length × width	45–75 (64.2) × 37.5–70 (52.5)	90–170 (132) × 70–120 (94.7)	180 × 90	87–175 (124) × 75–125 (93)
Right testis length × width	42.5–87.5 (63.7) × 35–62.5 (52.5)	89–167 (134) × 74–115 (95.1)	170 × 90	87–175 (122) × 60–112 (92)
Cirrus sac length × width	62.5–137.5 (83.2) × 30–50 (37.5)	– × 35–62.5 (52)	100 × 60	92–175 (135) × 37–95 (67)
Eggs length × width	45–60 (52) × 25–37.5 (32.5)	52.5–62.5 (55.4) × 32.5–42.5 (38.5)	46 × 37	50–62 (57) × 25–37 (31)
Locality	Río Papagayo basin, Guerrero, México	Área de conservación, Guanacaste, Costa Rica	Lake Gatun, Panama	Río Tehuantepec basin, Oaxaca, México
Host	<i>Profundulus punctatus</i> (Profundulidae)	<i>Priapichthys annectens</i> (Poeciliidae)	<i>Brachyrhaphis episcopi</i> (Poeciliidae)	<i>Profundulus punctatus</i> (Profundulidae)
Reference	Salgado-Maldonado et al. 2011	Choudhury et al. 2006	Sogandares-Bernal 1955	Salgado-Maldonado et al. 2011

Table I. Continued

	<i>P. profundulusi</i> (table)*	<i>P. heterandriae</i>	<i>P. rosenthali</i>
Body length	675–990 (820)	625–1,050 (783)	720–940 (830)
Maximum width	287–500 (380)	175–375 (252)	350–550 (417)
Oral sucker length × width	115–137 (124) × 117–150 (133)	100–160 (121) × 87–150 (113)	105–160 (125) × 130–175 (140)
Ventral sucker length × width	175–250 (205) × 145–225 (186)	112–195 (155) × 117–217 (163)	170–203 (203) × 180–225 (205)
Sucker ratios			
Length	1.5–2.0 (1:1.7)	0.9–1.6 (1:1.3)	1:1.6
Width	1.1–1.5 (1:1.3)	1.2–1.7 (1:1.4)	1:1.5
Pharynx length × width	37–62 (48) × 37–70 (51)	45–67 (54) × 50–75 (59)	45–55 (52) × 38–70 (56)
Ovary length × width	47–125 (82) × 75–125 (98)	55–112 (76) × 42–112 (72)	63–135 (104) × 98–145 (111)
Left testis length × width	87–155 (122.4) × 62–112 (92)	87–150 (119) × 52–125 (75)	105–188 (136) × 68–168 (96)
Right testis length × width	87–162 (123.4) × 60–112 (99)	87–150 (116) × 57–112 (79)	110–188 (137) × 50–155 (88)
Cirrus sac length × width	100–175 (141) × 37–87 (69)	100–145 (114) × 20–35 (28)	75–110 (91) × 68–103 (80)
Eggs length × width	52–60 (57) × 25–30 (27.8)	70–75 (72.5) × 35–41 (40)	47–70 (52) × 25–45 (32)
Locality	Río Tehuantepec basin, Oaxaca, México	Río la Antigua upper basin, Xalapa, Veracruz, México	Río Conzintla, Malila, Hidalgo
Host	<i>Profundulus punctatus</i> (Profundulidae)	<i>Heterandria bimaculata</i> (Poeciliidae)	<i>Xiphophorus malinche</i> (Poeciliidae)
Reference	Salgado-Maldonado et al. 2011	Salgado-Maldonado et al. 2012	Present study

*Data taken from the table displayed in Salgado-Maldonado et al. (2011).

**Data taken from the original description in text (Salgado-Maldonado et al. 2011).

observations of this structure, and no specimens were available for histological study. The populations of fish from which the specimens were collected are limited in size and fragile, and this helminth has not been found in other populations of fish close to the locality (Bautista-Hernández et al. 2014a; Bautista-Hernández et al. 2014b), but the presence of Laurer's canal needs to be confirmed by future studies.

Razo-Mendivil et al. (2014) provided molecular evidence that *P. heterandriæ* is a member of the Allocreadiidae, affording strong support for the familial relationship previously suggested by Choudhury et al. (2006) and Salgado-Maldonado et al. (2012). A more inclusive molecular study of the new species would provide additional information on the relationships of this species with *P. heterandriæ* and the other members of the genus. Molecular evidence would also provide confirmation of the specific identification of the putative species which have been identified to date. Morphological characters, some of which can vary intraspecifically, have been the primary features used to identify species; molecular techniques could verify or falsify the appropriateness of the morphological features that have been used.

Key to the identification of species of *Paracreptotrema*

- | | | |
|---|---|-------------------------------|
| 1 | Ceca do not surpass the anterior margin of the testes | 2 |
| — | Ceca surpass the anterior margin of the testes | 4 |
| 2 | Anterior margin of the vitelline follicles does not reach the anterior margin of the pharynx..... | <i>P. heterandriæ</i> |
| — | Anterior margin of the vitelline follicles surpasses the anterior margin of the pharynx | 3 |
| 3 | Uterus extends to the posterior margin of the hindbody | <i>P. mendezi</i> |
| — | Uterus does not extend to the posterior margin of the hindbody... | <i>P. rosenthali</i> |
| 4 | Vitellarium extends posterior to the testes..... | <i>P. profundulusi</i> |
| — | Vitellarium does not extend into the region posterior to the testes | <i>P. blancoi</i> |

Acknowledgments

We acknowledge the following people: Zachary W. Culumber, for help with the collection and identification of the fish; Roosevelt Rodríguez-Amador, who helped with the dissections; Luis García-Prieto and Scott L. Gardner (CNHE and HWML, respectively), for the loan of specimens; and Jorge Falcón-Ordaz for comments on an early version of this manuscript. Part of this manuscript was prepared during a postdoctoral research visit to the Harold W. Manter Lab by two of the authors (SM and GP-F), which was partially supported by funds from the Patronato Universitario (Gerardo Soza Castelán, President), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, and the Consorcio de Universidades Mexicanas. Principal support was provided by the project

"El efecto de hibridización en la diversidad de helmintos parásitos de peces del género *Xiphophorus*" (Clave 0127310) to SM, as was a scholarship from CONACYT to CEB-H (217861) during her PhD research project.

References

- Agorreta A, Domínguez-Domínguez O, Reina RG, Miranda R, Bermingham E, Doadrio I (2013) Phylogenetic relationships and biogeography of *Pseudoxiphophorus* (Teleostei: Poeciliidae) based on mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 66: 80–90. doi: 10.1016/j.ympev.2012.09.010
- Bautista-Hernández CE, Monks S, Pulido-Flores G (2014a) Comunidades de helmintos parásitos de algunas especies de peces de dos localidades de la Huasteca Hidalguense. Revista Biológico Agropecuaria Tuxpan 2: 476–480.
- Bautista-Hernández CE, Violante-González J, Monks S, Pulido-Flores G (2014b) Helminth communities of *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), endemic freshwater fish from the Pánuco River drainage, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: 838–844. doi: 10.7550/rmb.40560
- Culumber ZW, Fisher HS, Tobler M, Mateos M, Barber PH, Sorenson MD, Rosenthal GG (2011) Replicated hybrid zones of *Xiphophorus* swordtails along an elevational gradient. Molecular Ecology 20: 342–356. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04949.x
- Choudhury A, Pérez-Ponce de León G, Brooks DR, Daverin R (2006) *Paracryptotremata blan-coi* sp. n. (Digenea: Plagiorchiformes), in the olomina, *Priapichthys annectens* (Osteichthyes: Poeciliidae) from the Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. Journal of Parasitology 92: 565–568. doi: 10.1645/GE-3540.1
- Galicia D, Pulido-Flores G, Miranda R, Monks S, Amezcu-Martínez A, Imas-Lecumberri M, Chaves-Illana A, Ariño AH (2014) Hidalgo fishes: dataset on freshwater fishes of Hidalgo State (México) in the MZNA fish collection of the University of Navarra (Spain). ZooKeys 403: 97–109. doi: 10.3897/zookeys.403.7149, <http://gbrds.gbif.org/browse/agent?uuid=28c1c18b-64d8-4691-acdb-73e5653292f8>
- Kallman KD, Kazianis S (2006) The genus *Xiphophorus* in México and Central America. Zebrafish 3: 271–285. doi: 10.1089/zeb.2006.3.271
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM (2005) Freshwater fishes of México. University Chicago press, 490 pp.
- Pérez-Ponce de León G, Choudhury A (2010) Parasite inventories and DNA-based taxonomy: lessons from helminths of freshwater fishes in a megadiverse country. Journal of Parasitology 96: 236–244. doi: 10.1645/GE-2239.1
- Razo-Mendivil U, Pérez-Ponce de León G, Rubio-Godoy M (2014) Testing the systematic position and relationships of *Paracryptotrema heterandriae* within the Allocreadiidae through partial 28s rRNA gene sequences. Journal of Parasitology 100: 573–571. doi: 10.1645/13-421.1

- Salgado-Maldonado G, Caspeta-Mabdujano JM, Vázquez G (2012) A new allocreadiid (Trematoda) species from freshwater fish *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) in Southeastern México. *Journal of Parasitology* 98: 404–407. doi: 10.1645/GE-2907.1
- Salgado-Maldonado G, Caspeta-Mandujano JM, Martínez-Ramírez E (2011) *Paracreptotrema profundulusi* sp. n. and *P. blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks, and Daverdin, 2006 (Trematoda: Allocreadiidae) from freshwater fishes of the genus *Profundulus* (Teleostei: Profundulidae) in Southern México. *Journal of Parasitology* 97: 707–712. doi: 10.1645/GE-2662.1

Capítulo III

Capítulo de libro (en prensa), en “Estudios en Biodiversidad” Volumen I

Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología y su aplicación en estudios de caso

Resumen. Se realiza una revisión bibliográfica de los términos ecológicos usados en parasitología, de acuerdo con Margolis *et al.* (1982), Esch *et al.* (1990), Bush *et al.* (1997), Bush *et al.* (2001) y Zander, (2001), que hasta 1982 había sido un conflicto en parasitología, debido a que no existían conceptos establecidos para esta área, debido a que su importancia radicaba principalmente en la medicina. Aunado a esto, se incurría en conflictos con los conceptos ecológicos como hábitat, sitio, localidad entre otros de igual valor. Con base a lo anterior se propuso el desarrollo de nuevos conceptos, que sin duda alguna han ayudado a un mejor progreso y entendimiento de la dinámica de los parásitos, y han sido herramientas indispensables para el conocimiento de la diversidad, ecología, biogeografía, y evolución.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE ALGUNOS TÉRMINOS ECOLÓGICOS USADOS EN PARASITOLOGÍA, Y SU APLICACIÓN EN ESTUDIOS DE CASO

Christian Elizabeth Bautista-Hernández, Scott Monks, Griselda Pulido-Flores,
y Amado Erick Rodríguez-Ibarra

Resumen. Se realizó una revisión bibliográfica de los términos ecológicos usados en parasitología, de acuerdo con Margolis *et al.* (1982), Esch *et al.* (1990), Bush *et al.* (1997), Bush *et al.* (2001) y Zander, (2001), que hasta 1982 era un conflicto en parasitología, ya que a que no existían conceptos establecidos para esta área del conocimiento, debido a que esta disciplina se enfocaba principalmente en investigaciones médicas. Aunado a esto, se incurría en conflictos con los conceptos ecológicos como hábitat, sitio, localidad entre otros de igual valor. Con base en lo anterior Margolis *et al.* (1982) propusieron el desarrollo de nuevos conceptos, que sin duda alguna han ayudado en el entendimiento de la dinámica de los parásitos. Estas herramientas son indispensables para el conocimiento de la diversidad, ecología, biogeografía, y evolución del parasitismo.

Palabras clave: Parasitismo, ecología, conceptos, poblaciones, comunidades.

Introducción

El término simbiosis se refiere a la asociación de dos organismos de diferente especie que se encuentran viviendo juntos; con frecuencia es una asociación en la que intervienen las relaciones tróficas. Si ésta no es una interacción trófica, la relación se denomina *foresis* cuando dos organismos son meramente “compañeros de viaje”, sin existir dependencia fisiológica o bioquímica. El *Comensalismo*, es una simbiosis en la cual existe una relación trófica, y un solo organismo transfiere energía en esta interacción. El beneficiario ganador es

unidireccional, un simbionte es beneficiado y el otro no es dañado, ni beneficiado. Cuando en la relación hay una transferencia directa de energía entre las partes, las interacciones pueden ser mutualismo o explotación. En la relación mutualista, ambos simbiontes obtienen beneficios, pero ninguno puede sobrevivir sin el otro (Paracer y Ahmadijan, 2000).

En muchas relaciones simbiontes en donde se explota a uno de los organismos, los beneficios son en una sola dirección y por lo general existen algunas desventajas para el otro organismo involucrado causándole un daño. En la relación simbionte en la que un hospedero es atacado pero típicamente no muere, entonces el agresor es llamado microdepredador. Si más de un hospedero es atacado y siempre muere, el agresor es considerado como depredador. Si sólo un hospedero es atacado y muere por consecuencia de la presencia del otro organismo, el agresor es usualmente referido como un parasitoide. Finalmente, si sólo un hospedero es atacado pero típicamente no muere, el agresor es un parásito.

Por lo tanto, un parásito puede definirse como; un organismo que vive en ó sobre otro organismo, obteniendo de éste parte o la totalidad de los nutrientes. Por lo general, la palabra parásito siempre se ha referido a organismos desagradables, causantes de graves y extrañas patologías, y comúnmente, la primera reacción hacia estos organismos es matarlos y desaparecerlos de los ecosistemas; sin embargo, los parásitos son organismos comunes en los ecosistemas y se les encuentra en plantas, hongos, animales, etc. Varias estimaciones han propuesto que por lo menos un 50% de todas las plantas y animales están parasitados con algunos de los estadios del ciclo de vida de un parásito. En el amplio sentido, todos los virus, bacterias, y hongos son parásitos, pero tradicionalmente muchos parasitólogos se enfocan en el estudio de los parásitos de tipo eucariote, es decir los helmintos (Bush *et al.*, 2001).

Los helmintos son un grupo de organismos muy abundante en la naturaleza, que no están relacionados filogenéticamente, es decir, que no constituyen un grupo monofilético; en el que se incluyen miembros de cuatro fila: Platyhelminthes, Acanthocephala, Nematoda y Annelida. Todos ellos se caracterizan por ser metazoarios, macroparásitos y por tener un aspecto vermiforme (Brusca y Brusca, 2003).

La esencia del parasitismo se apoya en la naturaleza de la relación parásito-hospedero, que bajo una definición ecológica es el estudio de las relaciones entre organismo y su medio ambiente. Sin embargo, ecológicamente la relación parásito-hospedero es una “espada de doble filo”. Debido a que puede considerarse simultáneamente la ecología del hospedero en el ciclo de vida de un parásito, de tal forma que el hospedero es el hábitat para el parásito. Muchas de las variantes bióticas y abióticas influyen en la ecología de los hospederos, afectando también al parásito. Pero un hospedero vivo puede ser capaz de responder fisiológicamente e inmunológicamente a la infección del parásito (Bush *et al.*, 2001; Roberts y Janovy Jr., 2009), por lo que los parásitos comúnmente exhiben algún grado de adaptación y modificación en sus estructuras; mostrando una tasa reproductiva elevada, utilizándola como estrategia para su supervivencia; con ciclos de vida complejos, y reproducción asexual y sexual que les permite mantener una variabilidad genética, sin pasar por alto una distribución binomial negativa o sobredispersa también conocida como contagiosa (Esch *et al.*, 1990; Bush *et al.*, 2001; Brusca y Brusca, 2003; Roberts y Janovy Jr., 2009).

Distribución Binomial Negativa

La carga parasitaria se mide básicamente por la distribución de frecuencia de una especie de parásito en una población de hospederos. Se ha manifestado que la distribución de las frecuencias de los parásitos puede explicarse por una distribución de Poisson o binomial negativa.

La distribución de Poisson asume que la varianza es igual a la media; sin embargo se ha observado que por múltiples razones, la cantidad de variación para cada unidad muestreada es típicamente más alta que lo esperado por el proceso de Poisson, generando así una sobredispersión, como resultado de una heterogeneidad espacio-temporal en el proceso de producción de datos; típicamente por el efecto en los errores del muestreo, o una inadecuada observación (Lindén y Mäntyniemi, 2011). En el caso de los parásitos, Shaw *et al.* (1998) explicaron que en un escenario hipotético, en el que se asumea que el encuentro parásito-hospedero es aleatorio, en el que no hay mortalidad de los hospederos por el efecto de los parásitos; o un efecto inmunosupresor de los hospederos a la infección de los parásitos, y en donde la carga parasitaria alcanzara rápidamente un equilibrio en diferentes

períodos (edades) del hospedero, entonces se esperaría que la carga parasitaria siguiera una distribución de Poisson.

Se ha observado que la abundancia de los parásitos es usualmente sobredispersa con relación a la distribución de Poisson; por lo que la carga parasitaria se ajustan mejor al modelo de la distribución binomial negativa; debido a su cualidad de agregación, es decir, una gran cantidad de hospederos alberga un número pequeño de parásitos; mientras que la mayor parte de los parásitos se concentran en pocos hospederos (Alexander *et al.*, 2000). Aunque existan diferentes grados de agregación en un conjunto de datos de infección parasitaria, la distribución binomial negativa sigue ajustándose mejor a éstos datos (Shaw *et al.*, 1998; Monks y Nickol, 1989; Fig. 1).

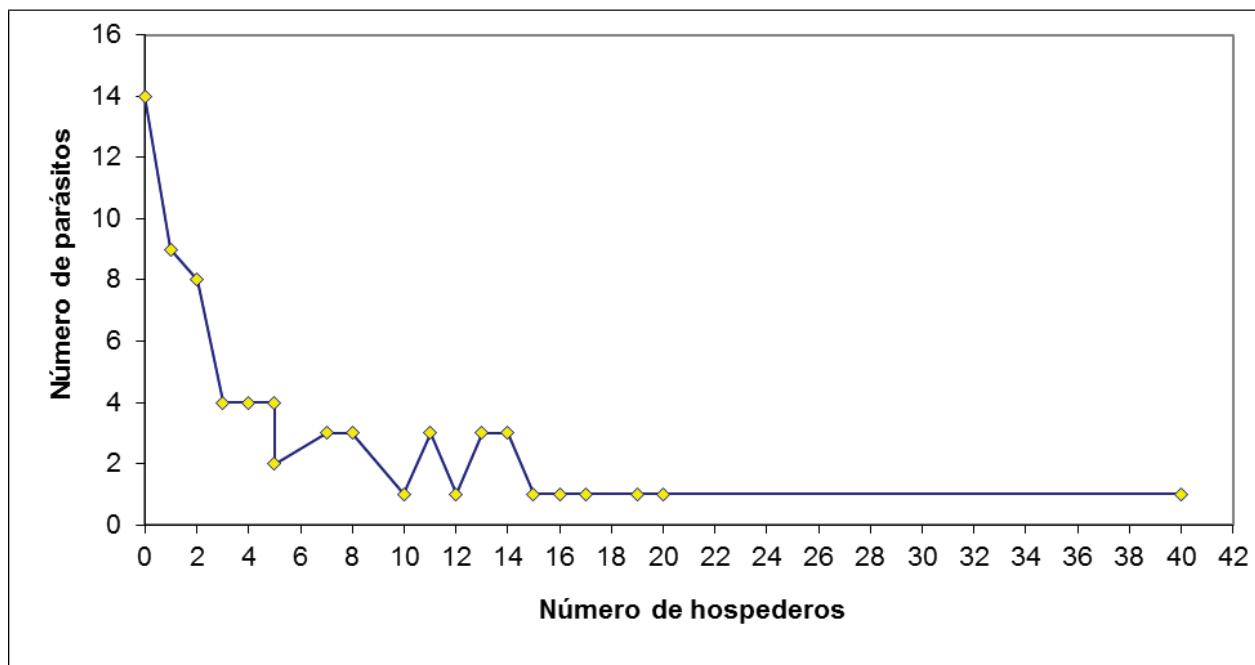


Figura 1. Gráfica demostrando la dinámica de la distribución binomial negativa en una carga parasitaria con datos empíricos. En la que se observa que pocos individuos de la población de hospederos albergan un alto número de parásitos y muchos hospederos infectados con poco número de parásitos.

En el contexto histórico, el uso de la distribución binomial negativa se ha utilizado desde hace casi un centenar de años para el ajuste estadístico de datos biológicos. Pero su uso en la medición de infecciones parasitarias proviene desde el trabajo de Bliss y Fisher (1953) quienes investigaron el ajuste de diferentes conjuntos de datos empíricos, incluyendo

datos de abundancia de parásitos, en diferentes modelos de sobredispersión. Los autores compararon varios modelos estadísticos como, la distribución de Neyman tipo A, la distribución logarítmica de Fisher, y la distribución binomial negativa; y encontraron que ésta última es la que mejor se ajusta al conjunto de datos de las infecciones parasitarias, de tal forma que se propuso a la distribución binomial negativa como el modelo más adaptable y generalmente más útil en un conjunto de datos parasitológicos. Adicionalmente Anderson y May (1978) propusieron la distribución binomial negativa como un modelo ecológico de la simulación de agregación de parásitos dentro de sus hospederos. Este modelo ha tenido gran influencia en la literatura parasitológica, ya que en el contexto de macroparásitos, donde el conteo de los parásitos por hospedero es más factible, la distribución binomial negativa se ha convertido en el método predominante para la modelación de agregación (Yakob *et al.*, 2014).

Ecología en parásitos

La ecología puede ser considerada en dos contextos, la autoecología y la sinecología. En lo que respecta al primer enfoque, se refiere el estudio de los organismos individuales o especies, por lo que el estudio a nivel de población se considera autoecología. Una población se define como un grupo de organismos de la misma especie ocupando o viviendo en un espacio y tiempo determinado, que comprende un único pool genético.

La sinecología se refiere a grupos de organismos de diferentes especies, que viven en el mismo espacio y tiempo determinado, es decir contempla estudios a nivel de comunidad. Una comunidad de organismos es definida como un grupo de poblaciones de diferentes especies ocupando un hábitat similar o ecosistema. Un ecosistema incluye a la comunidad de organismos, más el medio físico; y un gremio se describe como, especies funcionalmente similares en una comunidad, es decir especies que comparten o utilizan recursos en común. Los conceptos antes mencionados son aplicados en la ecología de organismos de vida libre, pero cuando estos conceptos se aplican en la ecología de los parásitos causan conflicto, en la autoecología y en la sinecología (Bush *et al.*, 2001; Roberts y Janovy Jr., 2009).

Mientras que en las poblaciones de organismos de vida libre se considera a todos los individuos de una misma especie, en un área geográfica determinada; en parasitología se

consideran a los parásitos de una misma especie dentro de un hospedero; o dentro de una población de hospederos, o se considera la comunidad de los parásitos dentro de un hospedero, población de hospederos, gremio de hospederos y/o ecosistema.

De tal forma, que para un pez de un lago, su hábitat es el lago, pero para un parásito de los peces de este lago, su hábitat no es el lago, es el intestino de un pez en particular; mientras que para el sitio de colecta de un parásito no es la referencia geográfica de colecta si no que es el órgano, cavidad o/y sistema en donde el parásito se encuentra alojado etc. Debido a esta diferencia surgieron conflictos en la aplicación de las otras definiciones con los parásitos.

Para estos términos el enfoque son la población o la comunidad de los parásitos con respecto a los hospederos y el ecosistema, que es donde los parásitos se desarrollan para culminar su ciclo biológico, debido a que el parásito necesita del medio ambiente en donde se desarrolla y de distintos hospederos, ya sea como hospederos intermediarios, paraténicos y reservorios (Esch *et al.*, 1990; Bush *et al.*, 2001; Roberts y Janovy Jr., 2009).

Primeros intentos de establecer términos ecológicos en parasitología

Hasta 1982 se hacía un uso incorrecto de las medidas estadísticas, y de los conceptos en el área de la parasitología, lo que había sido objeto de un amplio debate (Margolis *et al.*, 1982). Con base en los problemas mencionados, el presidente de la Sociedad Americana de Parasitología comisionó en 1981 la organización de un grupo de científicos enfocados en esta área, para definir, proponer y estandarizar conceptos ecológicos enfocados en parasitología, debido a la confusión que existía en el manejo de los términos ecológicos de los organismos de vida libre. Desde entonces, los estudios en las comunidades de parásitos han sido más frecuentes y diversos a nivel mundial. Como resultado de lo propuesto, la Sociedad publicó “The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of The American Society of Parasitologists)” por Margolis *et al.* (1982).

En esta publicación se establecieron nueve términos, incluyendo medidas estadísticas para poblaciones de parásitos; las cuales permiten cuantificar y describir las poblaciones de los parásitos, y algunos términos generales. Cabe mencionar que el único propósito fue

establecer definiciones con el objeto de estandarizar axiomas, y poner en orden aquellos que caían en confusión, o podrían estar usándose equivocadamente (Margolis *et al.*, 1982).

Posteriormente, Bush *et al.* (1997) publicaron un complemento de lo publicado por Margolis y colaboradores, puntualizando que fueron aportaciones, sugerencias y nuevos términos para la ecología de los parásitos; así mismo dieron el mismo valor para la ecología de comunidades y la ecología de poblaciones utilizadas en parasitología.

Posteriormente, Zander (2001) encontró una dificultad al evaluar la carga parasitaria en una comunidad de hospederos, porque no existía ningún concepto que definiera algo intermedio entre un nivel de componente de población y suprapoblación, y/o el componente de comunidad y supracomunidad. Por lo que propuso conceptos para delimitar lo que pareciera un solo nivel, y así medir con mayor facilidad la diversidad ecológica dentro de una población o comunidad de hospederos. Zander (2001) introdujo dos términos de gremio a lo propuesto por Margolis *et al.* (1982) y Bush *et al.* (1997), como un nuevo nivel para el estudio de la ecológica en los parásitos.

Originalmente Root (1967) definió el término de gremio, describiéndolo como “especies funcionalmente similares en una comunidad”, es decir especies que comparten o utilizan recursos en común (Esch *et al.*, 1990). Zander (2001) uso el concepto de Root (1967) e introdujo dos términos de gremio a lo propuesto por Margolis *et al.* (1982) y Bush *et al.* (1997), como un nuevo nivel para el estudio de la ecología en los parásitos, abriendo nuevas oportunidades para futuras investigaciones, como el estudio del proceso co-evolutivo entre los parásitos y los hospederos, incluso cuando el gremio no es un ensamble. Hasta la fecha, estos trabajos citados son los más seguidos en los trabajos de ecología de los parásitos.

Términos ecológicos actualmente usados en la parasitología

Conceptos a nivel población

Infrapoblación: Incluye a todos los individuos de una especie de parásito que habitan en un individuo de hospedero, en un tiempo determinado.

Componente de población: Incluye a los parásitos de una población de la misma especie, en una población de hospederos (Margolis *et al.*, 1982; Bush *et al.*, 1997).

Gremio de población: Incluye a los parásitos de una población de la misma especie, en una comunidad de hospederos (Zander, 2001).

Suprapoblación: Todos los individuos de una especie de parásitos, en todas las etapas de desarrollo dentro de todos los hospederos en su medio ambiente (Margolis *et al.*, 1982; Bush *et al.*, 1997).

Conceptos a nivel comunidad

Infracomunidad: Todas las especies de parásitos infectando a un solo hospedero.

Componente de comunidad: Todas las especies de parásitos explotando, una población de hospederos, en un tiempo determinado (Bush *et al.*, 1997; Margolis *et al.*, 1982).

Gremio de comunidad: Incluye a toda una comunidad de parásitos, en un ensamble o gremio de hospederos determinados (Zander, 2001).

Supracomunidad: Incluye a toda una comunidad de parásitos, en un ecosistema (Margolis *et al.*, 1982; Bush *et al.*, 1997).

A)

	Infra-	Componente-	Gremio-	Supra-
Población <i>Acanthobiotrium</i>				
Hospederos		 Hembra Macho	 Gremio de 5 especies	 Todos los hospederos de un céstodo parásito
Conceptos	Intensidad Competencia intraespecífica	Prevalencia Infestación densidad, epidemiología	Mecanismos de defensa Especificidad	Ciclo de vida, transferencia de parásitos Microescala del medio ambiente

	Infra-	Componente-	Gremio-	Supra-
Comunidad Helmintos parásitos				
Hospederos		 Hembra Macho	 Gremio de 5 especies	 Todos los hospederos de una comunidad de parásitos
Conceptos	Competencia interespecífica Nicho ecológico	Migración, colonización Diversidad	Dominancia Especies núcleo y especies satélite	Especies alogénicas contra autogénicas Evolución de la comunidad de parásitos

Figura 2. Esquemas a nivel población y comunidad de helmintos en sus diferentes representaciones dentro de sus hospederos (Modificado de Zander, 2001). A) población de helmintos; B) comunidad de helmintos.

Conceptos que ayudan a comprender la dinámica de los parásitos

Sitio: Es un hospedero o grupo de hospederos, en el cual se recolecta una muestra particular de parásitos, este término es paralelo a la localidad geográfica pero a la escala del parásito.

Localidad: Es el lugar geográfico de captura o colecta del hospedero.

Nicho: El nicho de un parásito se refiere al papel que despeña tanto como en el medio en que se desarrolla e interactúa dentro de una comunidad (Bush *et al.*, 1997). Margolis *et al.* (1982) mencionan que el uso de nicho debería ser generalmente evitado, a menos que sea específicamente aplicado con la definición de Whittaker *et al.* (1973).

Hábitat: Se refiere a la localización espacial de los parásitos, y su ambiente físico y químico dentro del hospedero.

Colonización: Es el fenómeno mediante el cual un parásito llega y establece una población donde ningún parásito está presente, en un tiempo determinado. Este término se refiere a poblaciones dentro de hospederos y no a localidades (ver conceptos en el nivel poblacional).

Especies núcleo: son esas especies que ocurren con una alta frecuencia y densidad (Esch *et al.*, 1990).

Dogiel (1964) analizó los cambios de la diversidad de los parásitos en un componente de comunidad entre los hospederos que realizan migración, y estableció una clasificación ecológica de los parásitos; incluyéndolos en cuatro categorías, cada una basada en su transmisión específica y proceso. La categoría de “parásitos ubicuos” incluye ectoparásitos que pueden ser transmitidos en el intervalo de la migración; “especies del Sur” son parásitos que infectan a las aves en los sitios invernales y no son transportados al norte exitosamente; “especies del norte” son especies de parásitos adquiridas en el verano por las crías, y no son transportadas con éxito al Sur; “especies migratorias” son parásitos que infectan a los hospederos durante los procesos de migración, y usualmente no son transmitidas a otras especies? en los sitios de migración.

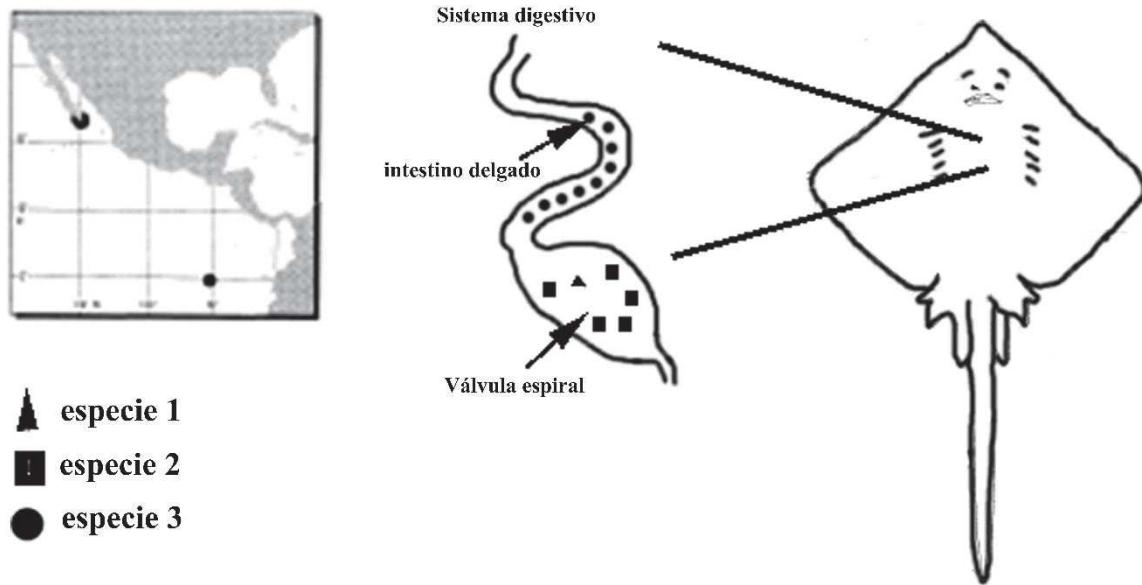


Figura 3. Dinámica de parásitos; Localidad Península de Baja California Sur; el sitio de los parásitos puede ser relativo de acuerdo al tipo de estudio que se pretenda realizar, si se puntualiza en la competencia interespecífica (competencia de las especies) el sitio de la especie 1 es la parte posterior del intestino delgado, y su hábitat es el intestino delgado; especie dos y tres, válvula espiral es el sitio y su hábitat; la especie satélite s es la número uno; la especie tres es núcleo.

Esch *et al.* (1988) introdujeron los conceptos de especies alogénicas y especies autogénicas con el objeto de mejorar la definición de la transmisión y dinámica de los parásitos. Definiendo a las especies autogénicas, a las especies que desarrollan todas sus fases o estadios de vida en un medio acuático, incluyendo la vida adulta de un micro o macro parásito. Las especies alogénicas son las que parte de su desarrollo, sean fases o estadios lo realizan en un medio acuático, y lo terminan (como adultos) en un medio terrestre, en hospederos vertebrados terrestres.

Medidas ecológicas a nivel de población

En una población de parásitos, en la cual que se consideran todos los individuos de una sola especie de parásitos, en un lugar y tiempo determinado, se puede determinar la infección con base en Margolis *et al.* (1982), Bush *et al.* (1997) y Zander (2001).

Prevalencia: Se expresa como número de individuos de una especie de hospedero infectados con una especie de parásito, entre el número de hospederos examinados

(expresado como porcentaje). La prevalencia entendida como una descripción estadística por datos en parásitos de presencia-ausencia en una muestra de hospederos. A los hospederos se les clasifica en dos categorías, infectados y no infectados, la prevalencia es uno de los parámetros más usados, reportando la descripción de la infección parasitaria cuando sólo se requiere la detección de la presencia de los parásitos, y no la enumeración de la presencia individual.

Incidencia: El número de nuevos hospederos que llegan a ser infectados con un parásito en particular (micro y macroparásito) durante un intervalo de tiempo específico, dividido entre el número de hospederos no infectados presentes desde el comienzo de un intervalo de tiempo. La incidencia es una descripción estadística usada para determinar el riesgo de adquirir una nueva infección por individuos en una población de hospederos, esta medida comúnmente se usa para monitorear la propagación de enfermedades clínicas en humanos y animales domésticos.

Densidad: Número de individuos de una especie en particular de parásitos por unidad de área, volumen, o peso de hospedero infectado, sea tejido u órgano. Es usado por los ecólogos ampliamente, y puede ser aplicado en parasitología. Bush *et al.* (1997) recomiendan que la densidad debe ser usada cuando se realiza un censo de todos los parásitos en un hospedero o población de ellos.

Intensidad: (de infección) es el número de individuos de una particular especie de parásitos en un sólo hospedero infectado (el número de individuos en una infrapoblación).

Intensidad promedio: es la intensidad promedio de una especie en particular de parásito, entre los miembros infectados de una especie en particular de hospederos; en otras palabras es el número total de parásitos de una especie en particular, encontrados en una muestra dividida por el número de hospederos infectados con esa especie de parásito.

Abundancia: Número total de individuos de una especie en particular de parásitos, en una muestra de hospederos en particular, dividido entre el número total de hospederos de especies examinados (incluyendo ambos, infectados y no infectados). Es igual al número de individuos de una especie en particular de parásitos por hospedero examinado.

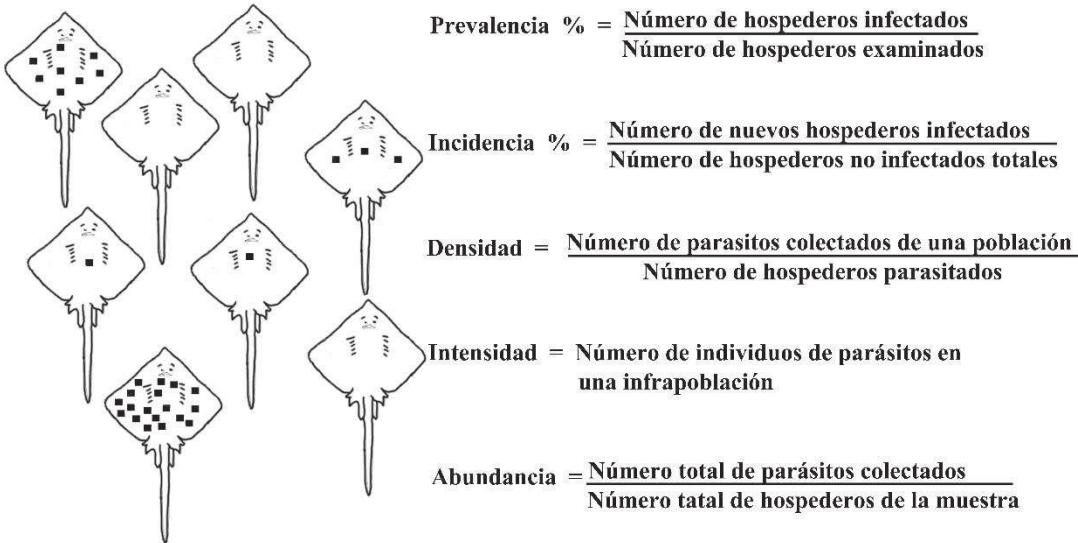


Figura 4. Parámetros ecológicos; se observa un total de ocho hospederos de los cuales sólo cinco se encuentran infectados por una especie de parásito, con un total de 31 ejemplares de parásitos de la misma especie. Prevalencia = 62 %, de la población está infectada; incidencia se considera cuando existen más de un muestreo, donde se describe estadísticamente el riesgo de adquirir la infección por nuevos individuos en una población de hospederos; la densidad = 6.2; la intensidad se representa con un máximo y mínimo, intensidad = 1, 1, 3, 8 y 18 (18-1); y la abundancia = 3.83.

Discusión

Posterior a la publicación de Margolis *et al.* (1982), el número de publicaciones de ecología de poblaciones y comunidades de parásitos se incrementó considerablemente a nivel mundial. Esto se debió a que existían discrepancias de acuerdo a las definiciones y conceptos entre la ecología de organismos de vida libre y la ecología de los parásitos. De igual manera se han seguido realizando modificaciones después de esta compilación de términos ecológicos, los cuales han enriquecido este campo de estudio. Los conceptos clave que se han determinado, han dado pauta para evaluar a los parásitos en los niveles de población y comunidad.

En una población de parásitos se puede evaluar la caracterización de la infección. Esto es la dinámica del parásito, en una población o comunidad de hospederos. A través de esto se puede conocer la competencia intraespecífica que existe en un hospedero. Esto se

determina con la medida de intensidad, mientras que la infestación de un parásito se logra por medio de la prevalencia, algunas de estas medidas son muy utilizadas en parasitología médica ya que describen la dinámica de algunos micro y macroparásitos, evalúa el porcentaje de un muestra tomada a través del número de organismos infectados, y se considera un número real. En algunos casos la incidencia se ha utilizado incorrectamente como sinónimo de prevalencia; la intensidad nos expresa un intervalo numérico, mientras que la abundancia también es conocida como densidad relativa.

Así mismo, con los valores de estas medidas se puede conocer la calidad de un ecosistema, se puede vislumbrar una explicación de las interacciones ecológicas, y la distribución de los hospederos entre otros. Todo lo anterior influye en el conocimiento de los términos ecológicos, sin embargo las definiciones y conceptos ecológicos descritos para organismos de vida libre no tiene el mismo significado en los parásitos. Por ende, fue necesario adecuarlos al área de la parasitología.

En algunos casos sólo se les asignó un enfoque respecto al hospedero, situándolo como “el área geográfica”. En los endoparásitos, su entorno y su recurso natural primordial es el hospedero, relativamente, debido a que el parásito consigue su alimento directamente del hospedero por medio de ósmosis, mientras que otros parásitos no absorben el alimento, sino que lo ingieren de manera directa del hospedero.

Conclusiones

La importancia de los parásitos es diversa; son útiles para ambos tipos de inventarios debido a su importancia como indicadores estables de interacciones tróficas en los ecosistemas, y como agentes etiológicos de enfermedades en el hombre, animales domesticados y de vida silvestre (Manter, 1966; Gardner *et al.*, 1992; Lamothe-Argumedo, 1994; Brooks, 2000; Pérez-Ponce y García-Prieto, 2001). Así mismo, son importantes reguladores de las poblaciones, y son potentes agentes de mantenimiento de los ecosistemas de la integridad y estabilidad. También, los parásitos pueden ser importantes mediadores de la conducta de sus hospederos, son indicadores estables de la estructura trófica de los ecosistemas (Brooks, 2000).

La fauna parasita aporta una nueva dimensión al entendimiento de las interacciones ecológicas, de los patrones de distribución de los hospederos, y al de la compleja historia de muchas regiones y biotas (Gardner *et al.*, 1992; Lamothe-Argumedo, 1994; Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001).

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Veracruzana, Campus Tuxpan y la Dra. María Alejandra López-Jiménez y la Dra. Marisela López-Ortega por la gestión para el uso de las instalaciones de dicha institución. Asimismo, AERI agradece al CONACyT por la Beca Nacional concedida para los estudios dentro de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación (reconocido en PNPC), UAEH.

Literatura citada

- Alexander, N., R. Moyeed, y J. Stander. 2000. Spatial modelling of individual-level parasite counts using the negative binomial distribution. *Biostatistics* 1:453-463.
- Anderson, R. M., y R. M. May. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* 47:219-247.
- Bliss, C. I., y R. A. Fisher. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics* 9:176-200.
- Brooks, D. R. 2000. Parasites Systematics in the 21st Century: Opportunities and obstacles. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz, Río de Janeiro* 95:99-107.
- Brusca, R. C., y G. J. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. United States of America. 895 p.
- Bush, A. O., J. C. Fernandez, G. W. Esch, y J. R. Seed. 2001. Parasitism (The diversity and ecology of animal parasites). Cambridge University Press, Cambridge, United States of America. 566 p.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz, y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83:575-583.
- Dogiel, V. A. 1964. General Parasitology. Oliver and Boyd, Ltd., London, England. 516 p.
- Esch, G. W., A. W. Shostak, D. J. Marcogliese, y T. M. Goater. 1990. Pattern and processes in helminth parasite communities: an overview. En: Esch, G. W., A. O. Bush, y J. M. Aho (Eds). *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall, London. pp. 1-19.
- Esch, G. W., C. R. Kennedy, A. O. Bush, y J. M. Aho. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology* 96:519-532.
- Gardner, S. L., y M. L. Campbell. 1992. Parasites as probes for biodiversity. *Journal of Parasitology* 78:596-600.

- Lamothe-Argumedo, R. 1994. Importancia de la helmintofauna en el desarrollo de la acuacultura. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 65:195-200.
- Lindén, A., y S. Mäntyniemi. 2011. Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. Ecology 92:1414-1421.
- Manter, H. W. 1966. Parasites of fishes as biological indicators of recent and ancient conditions. En: McCauley, J. E. (Ed). Host-parasite relationships, Proceedings of the Twenty-Sixth Annual Biology Colloquium. State University Press, Corvallis, Oregon, United States of America. 59-71.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris, y G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of The American Society of Parasitologists). Journal of Parasitology 68:131-133.
- Monks, S., y B. B. Nickol. 1989. Effect of *Moniliformis moniliformis* density on distribution within the definitive host population (*Rattus norvegicus*). International Journal for Parasitology 19:865-874.
- Paracer, S., y V. Ahmadjian. 2000. Symbiosis: an introduction to biological associations Oxford University Press. Oxford, R. U. 291 p.
- Pérez-Ponce de León, G., y L. García-Prieto. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. Biodiversitas 37:7-11.
- Roberts, L. S., y J. J. Janovy Jr. 2009. Foundations of Parasitology. McGraw-Hill Education. Columbus, Ohio, United States of America. 728 p.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-green gnatcatcher. Ecological monographs 37:317-350.
- Shaw, D. J., B. T. Grenfell, y A. P. Dobson. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. Parasitology 117:597-610.
- Whittaker, R. H., Levin, S. A., y R. B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. American Naturalist 107:321-338.
- Yakob, L., R. J. Soares Magalhães, D. J. Gray, G. Milinovich, N. Wardrop, R. Dunning, J. B. Franziska Bieri, G. M. Williams, y A. C. A. Clements. 2014. Modelling parasite aggregation: disentangling statistical and ecological approaches. International Journal for Parasitology 44:339-342.
- Zander, C. D. 2001. The guild as a concept and a means in ecological parasitology. Parasitology Research 87:484-488.

Capítulo IV

Helminth communities of *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), endemic freshwater fish from the Pánuco River, Hidalgo, Mexico

Comunidades de helmintos de *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), especie dulceacuícola endémica del río Pánuco, Hidalgo, México

Resumen. Se compararon y examinaron las comunidades de helmintos de peces de *Xiphophorus malinche* de dos localidades de la cuenca del río Pánuco (Chicayotla y Malila), Hidalgo, México. Se registraron cinco especies de helmintos: dos digéneos, *Paracreptotrema* sp. y metacercarias de *Uvulifer* sp.; una especie de monogéneo adulto, *Urocleidoides vaginoclastrum*; un céstodo adulto, *Bothriocephalus acheilognathi*, y un nemátodo adulto *Rhabdochona xiphophori*. La especie de monogéneo resultó ser la más frecuente y abundante en las comunidades. Las demás especies se encontraron en baja abundancia. Sólo 2 especies de helmintos fueron encontradas en ambas localidades. La riqueza de especies, la abundancia y la diversidad se analizaron tanto a nivel de comunidad componente como de infracomunidad. La abundancia de helmintos y la longitud patrón de los peces están correlacionadas. *Uvulifer* sp. fué más abundante en peces pequeños, pero *Ur. vaginoclastrum* fue más abundante en peces de talla grande. Las diferencias observadas en este estudio pueden ser atribuidas a factores bióticos y abióticos resultado de la separación geográfica de las localidades durante la orogenia de la sierra Madre Oriental, que restringió a los peces a cuerpos de agua aislados.



Helminth communities of *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), endemic freshwater fish from the Pánuco River, Hidalgo, Mexico

Comunidades de helmintos de *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), especie dulceacuícola endémica del río Pánuco, Hidalgo, México

Christian Elizabeth Bautista-Hernández¹, Juan Violante-González², Scott Monks^{1✉} y Griselda Pulido-Flores¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 1-10, 42001 Pachuca, Hidalgo, Mexico.

²Laboratorio de Ecología, Unidad Académica de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero. Gran Vía Tropical Núm. 20, Fraccionamiento Las Playas, 39390 Acapulco, Guerrero, Mexico.

✉ scottmonks@hotmail.com

Abstract. A total of 141 highland swordtails, *Xiphophorus malinche*, were collected from 2 localities in the Pánuco river drainage (Chicayotla and Malila) from Hidalgo, México. The parasite community structure of the 2 localities was examined and compared. Five taxa of helminths were recovered: 2 digeneans, adults of *Paracreptotrema* sp. and metacercariae of *Uvulifer* sp.; an adult monogenean, *Urocleidoides vaginoclastrum*; an adult cestode, *Bothriocephalusacheilognathi*, and an adult nematode, *Rhabdochona xiphophori*. Among them, *Ur. vaginoclastrum* was the most frequent and abundant species. The remaining species were rare and found at low mean abundance. Only 2 species of helminth were found at both localities. The observed species richness, individual abundance, and diversity were low at component community and infracommunity levels. Abundance of helminths and fish standard length were correlated. *Uvulifer* sp. was more abundant in small fish, but *Ur. vaginoclastrum* showed the opposite pattern, high abundance in larger fish. Differences observed in this study can be attributed to abiotic and biotic environmental factors resulting from the geographic separation of these localities during the orogeny of the Sierra Madre Oriental that restricted fish to isolated headwaters.

Key words: component community, infracommunity, Sierra Madre Oriental, prevalence, abundance, diversity.

Resumen. Se compararon y examinaron las comunidades de helmintos de peces de *Xiphophorus malinche* de 2 localidades de la cuenca del río Pánuco (Chicayotla y Malila), Hidalgo, México. Se registraron 5 especies de helmintos: 2 digéneos, *Paracreptotrema* sp. y metacercarias de *Uvulifer* sp.; 1 especie de monogéneo adulto, *Urocleidoides vaginoclastrum*; 1 céstodo adulto, *Bothriocephalusacheilognathi*, y 1 nemátodo adulto *Rhabdochona xiphophori*. La especie de monogéneo resultó ser la más frecuente y abundante en las comunidades. Las demás especies se encontraron en baja abundancia. Sólo 2 especies de helmintos fueron encontradas en ambas localidades. La riqueza de especies, la abundancia y la diversidad se analizaron tanto a nivel de componente de comunidad como de infracomunidad. La abundancia de helmintos y la longitud patrón de los peces están correlacionadas. *Uvulifer* sp. fué más abundante en peces pequeños, pero *Ur. vaginoclastrum* fue más abundante en peces de talla grande. Las diferencias observadas en este estudio pueden ser atribuidas a factores bióticos y abióticos resultado de la separación geográfica de las localidades durante la orogenia de la sierra Madre Oriental, que restringió a los peces a cuerpos de agua aislados.

Palabras clave: componente de comunidad, infracommunidad, sierra Madre Oriental, prevalencia, abundancia, diversidad.

Introduction

The genus *Xiphophorus* (Pisces: Poeciliidae) nominally has 26 species, commonly called swordtails or platyfish, which are distributed in freshwater streams from northeastern México to eastern Honduras. In the Mexican drainages, the species are found in parts of the coastal

plain and on the eastern to southeastern slopes of the Sierra Madre Oriental, but never beyond the barrier range of the Mexican plateau (Kallman and Kazianis, 2006). Several studies of the phylogeny of the genus have been conducted (e.g., Meyer et al., 1994; Marcus and McCune, 1999) and the results support the recognition of 3 principal clades. *Xiphophorus malinche* Rauchengerber, Kallman and Morizot, 1990 (Highland swordtail) is 1 of 9 members of the clade that inhabits the tributaries of the Río Pánuco

basin. Its distribution is restricted to headwaters and highland streams of the Río Pánuco (Kallman and Kazianis, 2006; Culumber et al., 2011). *Xiphophorus malinche* has been the focus of the variety of behavioral ecology studies (Culumber et al., 2012; Verzijden et al., 2012), but, to date, only 4 species of *Xiphophorus* have been examined for helminth parasites (Salgado-Maldonado et al., 2004, 2005; Salgado-Maldonado, 2006), and *X. malinche* was not included in any of those studies. Furthermore, none of those studies described the parasite communities in a quantitative form. Therefore, the main goal of the present work is to record the helminth fauna of *X. malinche* and to describe the structure of its helminth community.

Materials and methods

Between May 2008 and July 2009, 141 adult specimens of *X. malinche* were collected using minnow traps. Fish were collected from 2 localities; Chicayotla ($n= 81$; $20^{\circ}55'30''$ N, $98^{\circ}34'36''$ W) and Malila ($n= 60$; $20^{\circ}44'2''$ N, $98^{\circ}42'54''$ W), belonging to the Arroyo Xontla and Río Conzintla, respectively, in the Pánuco drainage in Hidalgo, Mexico. Fish were taken alive to the laboratory of Centro de Investigaciones Científicas de las Huastecas Aguazacarca (CICHAZ), pithed, and internal and external organs were examined for helminths. Helminths were collected, counted, and processed according to Monks et al. (2005). Infection parameters were calculated and applied according to definitions proposed by Bush et al. (1997). Analyses were made at the levels of component community (i.e., all the helminths in all fish collected per site) and infracommunity (i.e., all the helminths in each individual host, Holmes, 1986; Zander, 2001). In order to determinate if the sample size was sufficient, accumulative species curve was plotted and the observed values fitted to the Clench Model to assess an asymptotic trend (Clench, 1979; Magurran, 2004). The non-parametric species richness estimator Bootstrap was calculated to estimate the number of missing species for each component community (Poulin, 1998). To describe the component community, the total number of species of helminth, the total number of individual helminths, the Simpson index (H), as a measure of diversity, and the Berger-Parker Index, as a measure of numerical dominance, were used (Magurran, 2004). Infracommunity level parameters were described by using the mean of number of species of helminth per fish, the mean number of individual helminths, and the mean Brillouin Diversity Index value per host. Finally, the infracommunities were compared qualitatively within the locality using the Jaccard similarity index and quantitatively using the Morisita-Horn index (Magurran, 2004). Possible differences in abundance for species recorded in the 2

localities were evaluated using χ^2 -test. Correlations were carried out using Spearman's Rank test. Voucher specimens of helminths were deposited in the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.; the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska Lincoln, Lincoln, Nebraska, USA; and the Colección de Helmintos, (CHE), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico. Specimens deposited include *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti 1934 (CNHE-9267), *Paracreptotrema* sp. (CHE-9263 to 9266; HWML-75051 to 75054), *Urocleidooides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky and Venkatanarasiah, 2004 (CNHE4376, 9270 to 9275; HWML-75046 to 75050, 64628 to 64633), and *Rhabdochona xiphophori* Caspeta-Mandujano, Moravec and Salgado-Maldonado, 2001 (CHE-9268, 9269; HWML-64624 to 64627).

Results

The helminthological record for *X. malinche* now comprises 5 species of helminth from 2 localities: 2 digenleans, adults of *Paracreptotrema* sp. and metacercariae of *Uvulifer* sp.; a monogenean, *Urocleidooides vaginoclastrum*; an adult cestode, *Bothriocephalus acheilognathi*, and adult nematodes, *Rhabdochona xiphophori*. The cumulative species curve and the nonparametric species richness estimator value indicate that the inventory presented here for both localities can be considered complete (Bootstrap: Chicayotla= 4.37; Malila= 3.05).

In Chicayotla, 2067 individual helminths were collected, represented by 4 species; *Uvulifer* sp., *R. xiphophori*, *U. vaginoclastrum* and *B. acheilognathi*. Infection parameter values for each taxon are shown in Table 1. The data indicate that *U. vaginoclastrum*, as well as *R. xiphophori* and *Uvulifer* sp. were frequent (prevalence > 60%) and abundant (mean intensity > 3.8), and *B. acheilognathi* was the only rare species (infrequent and of low mean intensity). Of the 81 individual fish, 20 were infected with at least 1 species of helminth, 36 harbored 2 species, and 22 fish had a maximum of 3 species. The total number of individuals of all species per fish ranged from 1 to 161, with a mean number of helminths per host 25.51 ± 33.35 . The mean number of species per fish was 1.95 ± 0.82 . The Brillouin index ranged from 0 to 0.85, with a mean diversity value of 0.39 ± 0.20 . The Berger-Parker dominance index values ranged from 0.5 to 0.99, with a mean value of 0.83 ± 0.12 .

In the locality of Malila 417 individual helminths of 3 species were collected: *Ur. vaginoclastrum*, *R. xiphophori*, and *Paracreptotrema* sp. Infection parameters for each

Table 1. Ecological parameters for the helminths of *Xiphophorus malinche*, from 2 localities in Hidalgo, México. n= total number of helminths collected; % = prevalence; Ab= abundance; MI= mean intensity; RI= range of intensity

Helminths (site of infection)	Chicayotla (n= 81)					Malila (n= 60)				
	n	%	Ab	MI	RI	n	%	Ab	MI	RI
Digenea										
<i>Paracreptotrema</i> sp. (intestine)										
<i>Uvulifer</i> sp. (skin and fins)	189	60.4	2.3±4.2	3.8	1-21	5	6.6	0.08±0.5	1.3	1-2
Cestoda										
<i>B. acheilognathi</i> (intestine)	1	1.2	0.01	1	1					
Monogenea										
<i>Ur. vaginoclastrum</i> (gills)	1684	74.0	20.7± 35.4	28	1-161	407	56.6	6.7±14.6	11.9	1-67
Nematoda										
<i>R. xiphophori</i> (intestine)	193	59.2	2.3±4.4	4	1-23	5	6.6	0.08±0.5	1.3	1-2

taxa of helminth are given in Table 1. *Urocleidoides vaginoclastrum* had the highest prevalence and abundance (57% and 6.7 helminths per fish, respectively), and the remaining species were rare and infrequent. The total number of individual helminths of all species per fish ranged from 1 to 67, with a mean number of 6.95±12.44 individuals per host. The infracommunity in fish of Malila was species-poor; of 60 fish, 35 were infected with 1 species of helminth, 3 fish had 2 species, and 1 fish had a maximum of 3 species. The mean number of species per host was 0.70±6.95. It was not possible to calculate the Brilloin index because the number of infracommunities with more than 2 species of helminth was low. The Berger-Parker dominance index values ranged from 0.50 to 0.98, with a mean of 0.75±0.17.

The comparison between the helminth fauna of both study sites indicated that there are differences in the composition of species present in each site. *Uvulifer* sp. and *B. acheilognathi* were found only in fish of Chicayotla, and *Paracreptotrema* sp. was collected only from fish of Malila. *Rhabdochona xiphophori* and *U. vaginoclastrum* were the species common to both component communities (Table 1), resulting in a Jaccard value of 0.40 and Morisita-Horn value of 0.97. The latter value showed that the component communities were highly influenced by the abundance of the dominant species. The Simpson diversity index was 0.31 in Chicayotla and 0.04 in Malila; the community at Chicayotla was more diverse than that at Malila. Evenness values were 0.46 in Chicayotla and 0.37 in Malila, relatively similar values. The Berger-Parker dominance index values were 0.81 in Chicayotla and 0.97 in Malila, and both localities were numerically dominated by *Ur. vaginoclastrum*.

No differences were observed between the sex of fish and the infection parameters or richness for any of

the recorded helminth species. However, a significant correlation between mean abundance and fish size was observed. In Chicayotla, host size had a negative correlation with mean abundance of the metacercariae, *Uvulifer* sp. ($r_s = -1$; $p < 0.01$); and in Malila, mean abundance of *U. vaginoclastrum* was positively correlated with host size ($r_s = 0.34$; $p < 0.04$); none of the remaining species had a significant correlation in either population.

Discussion

Most of the species of helminths registered in this study have been recorded previously as parasites of species of *Xiphophorus* in other bodies of water in México (Salgado-Maldonado, 2006; Mendoza-Palmero and Aguilar-Aguilar, 2008). However, this is the first report of the digenetic *Paracreptotrema* in *Xiphophorus*, although *P. heterandriae* has been reported recently from a species of Poeciliidae (*Heterandria bimaculata* [Heckel, 1848], *sensu* Salgado-Maldonado et al. 2012; =*Pseudoxiphophorus "bimaculata"* *sensu* Agorreta et al. 2013), *P. profundulisi* from 2 species of Profundulidae (*Profundulus punctatus* [Günther, 1866] and *P. balsanus* Ahl, 1935), and *P. blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks, and Daeverdin, 2006 from *P. punctatus*, *P. balsanus*, and *P. oaxacae* (Meek, 1902) (Salgado-Maldonado et al., 2011). It should be noted that Salgado-Maldonado et al. (2011) did not find specimens of *Paracreptotrema* in individuals of *X. hellerii* Heckel, 1848 sympatric with *P. balsanus* and *P. punctatus*.

With respect to the other species of helminth, *Urocleidoides vaginoclastrum* is a species originally described from *Xiphophorus hellerii* Heckel, 1848, a commonly kept aquarium species native to southern México and Central America that had been introduced to India (Jogunoori et al., 2004). It is possible that this monogenean originated

in the neotropics, where its host also originated. Recently, Mendoza-Palmero and Aguilar-Aguilar (2008) made the first report of *U. vaginoclastrum* in a natural habitat, parasite of the gills of *X. hellerii* introduced to the Los Berros spring, Durango, México. However, the authors observed that there were slight morphological differences in the sclerotized structures of the haptor in their specimens with respect to the specimens described from India, which they speculated might be due to differences in the fixation method used in their study. Although the specimens collected in the present study conform generally to previous descriptions, the fine morphology of the worms collected in Malila and Chicayotla should be reviewed and compared to the specimens of *U. vaginoclastrum* from Durango and those from India to determine whether morphological differences are real or just artifacts of fixation methods. *Xiphophorus hellerii* also has been introduced to Hidalgo (Culumber et al., 2013), although its helminthofauna has not been reported.

Species of *Rhabdochona* are well known for host specialization at the family, genus and species level (Sánchez-Álvarez et al., 1998; Mejía-Madrid and Pérez-Ponce de León, 2003). *Rhabdochona xiphophori* originally was described in *Xiphophorus* sp. from the Pánuco drainage (Caspeta-Mandujano et al., 2001) and is now considered a specialist parasite of the Poeciliidae because it has been reported only from water bodies inhabited by *X. hellerii*, infecting only that species of fish (Mejía-Madrid et al., 2005). However, Mejía-Madrid et al. (2005) reported *R. xiphophori* as a parasite of 2 species of goodeids (*Allotoca catarinae* [de Buen, 1942] and *Xenotoca eiseni* [Rutter, 1896]), those authors suggested that this infection likely occurred due to ecological host-extension.

The tapeworm *B.acheilognathi* is an introduced species, now widely distributed throughout México (Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003), and is particularly common in the region (Gutiérrez-Cabrera et al., 2005). However, despite the fact that *B.acheilognathi* is widespread and found in high abundance in native fish species in many drainages, such as the Lerma-Santiago and Rio Balsas (Salgado-Maldonado and Pineda-López, 2003), it appears that it is not widely dispersed or common in native fishes in the Pánuco. Salgado-Maldonado et al. (2004), in their list of helminth parasites in the Pánuco, only registered this cestode in 5 of 17 native species that they examined. In the present study, only a single immature individual of *B.acheilognathi* was recovered from 1 fish.

Habitat characteristics, both biotic and abiotic, may facilitate the establishment and spread of helminths in certain populations of host. Some variables, such as the size of the water body, physical-chemical characteristics

of the water, and the distance between each body of water in the region, are factors that have been associated with the number of species of helminth in fish populations and the mean abundance of a given species of helminth (Bagge et al., 2004).

Another aspect that affects the community structure of parasites are the characteristics of the host (body size, age, geographic distribution, food habits, etc.), which can make certain potential hosts more susceptible to colonization by new parasites, in addition to the fact that evolutionarily older species have typically accumulated more parasites than comparatively younger species (Poulin, 1997). In the case of *X. malinche*, the species is restricted to headwaters of the Pánuco drainage, a habitat/locality that was formed during the uplifting and folding of the Sierra Madre Oriental. During this process populations became isolated in the headwaters of multiple, disconnected streams (Kallman and Kazianis, 2006). Differences in the habitat or environment, such as the aforementioned water chemistry, distance to other populations, etc., of these disconnected stream populations may account for differences in the parasite communities. However, more populations of fish must be sampled consistently in order to elucidate a strong hypothesis about structuring factors.

Pineda-López et al. (2005) pointed out that an important component in the determination of helminth parasite community composition of Mexican poeciliids is the dominance of generalist, allogenic species that use freshwater fish as a secondary intermediate host or as a paratenic host. Salgado-Maldonado (2006) documented the helminths parasites of 24 species of poeciliids and 100% of the communities of helminths of those hosts were dominated proportionally by larval stages (larval Digenea, Cestoda, Nematoda, and Acanthocephala). The only 4 species of *Xiphophorus* for which parasites were reported (Salgado-Maldonado, 2006) had the same pattern; the only other mention of the helminths of a species of *Xiphophorus* does not provide complete data (Salgado-Maldonado et al., 2011).

However, our data does not fit their prediction. The component community of *X. malinche* is dominated by adult helminths (mostly monogeneans), although an allogenic species is present (1 of 5 species; 189 of 2067 individuals= 9%). One possible explanation for the low number of allogenic species and of larval parasites in general in our data is that fish-eating birds are rarely observed at the localities included in this study (CEBH personal observation). Migratory waterfowl play an important role on the transmission and spread of allogenic species (Pineda-López et al., 2005; Salgado-Maldonado, 2006). Martínez-Morales et al. (2007) reported few piscivorous birds within the distribution of *X. malinche*. The absence

of large, ictiophagus birds in the region could be because of the relative lack of open areas around the upstreams of the Pánuco drainage and abiotic factors (i.e. water speed, type of perching area, etc.). However, 4 species of kingfisher have been reported in the Huasteca region (Martínez-Morales et al., 2007), although their helminths have not been studied. These species could be the definitive hosts of the larval digenetic, *Uvulifer* sp., reported herein.

The infracommunities studied herein were generally species-poor (on average, only 1-2 species of helminth per fish) and were dominated by the monogenean *Urocleidoides vaginoclastrum*. This is consistent with infracommunities reported for other freshwater fishes in México (Martínez-Aquino et al., 2004, 2007; Martínez-Aquino and Aguilar-Aguilar, 2008). Kennedy (1989) suggested that infracommunities with low rates of colonization, low numbers of species and of individuals, and with low or no presence of interspecific interactions is a general pattern in freshwater fishes. As well, the diet of a species of fish may also influence parasite species richness; this may be an influencing factor in the present study because 3 of the 5 species reported here for *X. malinche* infect the fish via dietary habits.

In the present study, *U. vaginoclastrum* was the dominant species, but the abundance of the species varied significantly between the 2 localities ($\chi^2 = 7.11$; $p < 0.05$). One factor that may determine the abundance of monogeneans on a host is the parasite's body size. Several studies have observed that as helminth body length increases, its abundance decreases, with the largest species of parasites naturally requiring more space and resources (Blackburn and Gaston, 1997; Poulin and Justine, 2008; Randhawa and Poulin, 2009). However, Poulin et al. (2008) has argued that this pattern does not always determine helminth parasite communities and those differences may be attributed to other interspecific factors.

Across all fish from Chicayotla, the metacercariae of *Uvulifer* sp. was found to have a negative correlation between parasite abundance and host body length. Lemly and Esch (1984) suggested that metacercariae of *Uvulifer ambloplitis* base their survival success and the completeness of their life cycle on the size of fish that it infects, such that the smaller the size of the host, the greater the abundance of metacercariae. Violante-González et al. (2009) found a similar pattern in cultivated fish, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), infected by *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) Dubois, 1970. The authors suggested that this negative correlation might be due to behavioral differences between fingerlings and adults. Their reasoning was that small fish could get refuge among the aquatic vegetation, where they would be in constant proximity to snails (intermediate hosts), greatly

increasing the probability of becoming infected (Violante-González et al., 2009).

The infections of *U. vaginoclastrum* in fish from Malila revealed a positive correlation between parasite abundance and host body length. Öztürk and Altunel (2006) and Cable and van Oosterhout (2007) suggested independently that the abundance of this species of helminth increased with the age/size of the fish, since larger (and older) fish have a greater gill surface area, which permits abundance to increase over time, correlated with the increasing size of the host.

Because this is the first ecological study of the parasites of *X. malinche*, we cannot offer conclusive hypotheses, but, overall, our data indicate that the parasite communities of this species of fish are different in structure at the component level in each locality. We suggest that this is likely attributed to differences in local abiotic and biotic factors that determine the pool of species present in each locality. However, more solid hypotheses must await studies from additional localities and from sympatric species.

Acknowledgments

The authors thank all those who made possible the examination of specimens, especially Scott L. Gardner of HWML and Gabor Racz, Curator and Collection Manager, respectively, at the HWML, and Mary Hanson Pritchard, Affiliate of the HWML, who provided access to literature in the laboratory archives, and Luis García-Prieto (CNHE) who provided access to literature and specimens. Part of this manuscript was prepared during a Postdoctoral research visit to the HWML by the authors (SM and GPF); the HWML provided office and laboratory space, access to computers, the reprint collection, and microscopes. This study was supported by funds from the Patronato Universitario (Gerardo Soza Castelán, President), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH), and the Consorcio de Universidades Mexicanas. We thank Gil G. Rosenthal, co-director of Centro de Investigaciones Científicas de las Huastecas Aguazarcá, for allowing us to use the facilities and for the hospitality of the Laboratorio de Ecología, Unidad Académica de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero, during a visit by CEBH (with a scholarship from the “Espacio Común de Educación Superior”). Zachary W. Culumber helped with collection and identification of fish. This work was supported by the project “Helmintos de algunas especies de *Xiphophorus* de la Huasteca Hidalguense” (Clave 091431) to SM from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología and a scholarship from Conacyt to CEBH during her Ph.D. research project (217861).

Literature cited

- Agorreta, A., O. Domínguez-Domínguez, R. G. Reina, R. Miranda, E. Bermingham and I. Doadrio. 2013. Phylogenetic relationships and biogeography of *Pseudoxiphophorus* (Teleostei: Poeciliidae) based on mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 66: 80-90.
- Bagge, A. M., R. Poulin and E. T. Valtonen 2004. Fish population size, and not density, as the determining factor of parasite infection: a case study. Parasitology 128:305-313.
- Blackburn, T. M. and K. J. Gaston. 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. Journal of Animal Ecology 66:233-249.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz and A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology 83:575-583.
- Cable, J. and C. van Oosterhout. 2007. The impact of parasites on the life history evolution of guppies (*Poecilia reticulata*): the effects of host size on parasite virulence. International Journal for Parasitology 37:1449-1458.
- Caspeta-Mandujano, J. M., F. Moravec and G. Salgado-Maldonado. 2001. Two new species of rhabdochonids (Nematoda: Rhabdochonidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. Journal of Parasitology 87:139-143.
- Clench, H. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. Journal of the Lepidopterists' Society 33:216-231.
- Culumber, Z. W., H. S. Fisher, M. Tobler, M. Mateos, P. H. Barber, M. D. Sorenson and G. G. Rosenthal. 2011. Replicated hybrid zones of *Xiphophorus* swordtails along an elevational gradient. Molecular Ecology 20:342-356.
- Culumber, Z. W., S. Monks and R. Miranda. 2013. Report of *Xiphophorus hellerii* in the arid Metztitlán Canyon Biosphere Reserve in Mexico. Environmental Biology of Fishes online first print:1-5.
- Culumber, Z. W., D. B. Shepard, S. W. Coleman, G. G. Rosenthal and M. Tobler. 2012. Physiological adaptation along environmental gradients and replicated hybrid zone structure in swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). Evolutionary Biology 25:1800-814.
- Gutiérrez-Cabrera, A. E., G. Pulido-Flores, S. Monks and J. C. Gaytán-Oyarzún. 2005. Presencia de *Bothrioccephalusacheilognathus* Yamaguti, 1934 (Cestoidea: Bothrioccephalidae) en peces de Metztitlán, Hidalgo, México. Hidrobiológica 15:283-288.
- Holmes, J. C. 1986. The structure of helminth communities. International Journal for Parasitology 17:203-208.
- Kallman, K. D. and S. Kazianis. 2006. The Genus *Xiphophorus* in Mexico and Central America. Zebrafish 3:271-285.
- Jogunoori, W., D. C. Kritsky and J. Venkatanarasaiah. 2004. Neotropical Monogenea 46. Three new species from the gills of introduced aquarium fishes in India, the proposal of *Heterodylus* n. g. and species of *Urocleidoides* Mizelle and Price, 1964 (Polyonchoinea: Dactylogyridae). Systematic Parasitology 58:115-124.
- Kennedy, C. R. 1989. Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages? In Pattern and processes in helminth parasite communities, G. W. Esch, A. O. Bush and J. M. Aho (eds.). Springer Netherlands, Houten, p. 131-156.
- Lemly, A. D. and G. W. Esch. 1984. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications. Journal of Parasitology 70:475-492.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing Company, Malden, Mass. 256 p.
- Marcus, J. M. and A. R. McCune. 1999. Ontogeny and phylogeny in the northern swordtail clade of *Xiphophorus*. Systematic Biology 48:491-522.
- Martínez-Aquino, A. and R. Aguilar-Aguilar. 2008. Helminth parasites of the pupfish *Cyprinodon meeki* (Pisces: Cyprinodontiformes), an endemic freshwater fish from North-Central Mexico. Helminthologia 45:48-51.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza and C. Mendoza-Palmero. 2007. Helminth parasite communities of *Characodon audax* and *C. lateralis* (Pisces: Goodeidae), endemic freshwater fishes from Durango, Mexico. Southwestern Naturalist 52:125-130.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza and M. P. Ortega-Olivares. 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from lake Chapala, Jalisco, Mexico. Journal of Parasitology 90:889-890.
- Martínez-Morales, M. A., R. Ortiz-Pulido, B. de la Barreda, I. L. Zuria, J. Bravo-Cadena and J. Valencia-Hervert. 2007. Hidalgo. In Avifaunas estatales de México: sociedad para el estudio y conservación de la aves en México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto and T. A. Peterson (eds.). CIPAMEX Pachuca, Hidalgo, México, p. 49-95.
- Mejía-Madrid, H. H., O. Domínguez-Domínguez and G. Pérez-Ponce de León. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Mexico with biogeographical considerations. Comparative Parasitology 72:200-211.
- Mejía-Madrid, H. H. and G. Pérez-Ponce de León. 2003. *Rhabdochona ahuehuensis* n. sp. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the Balsas goodeid, *Ilyodon whitei* (Osteichthyes: Goodeidae), in Mexico. Journal of Parasitology 89:356-361.
- Mendoza-Palmero, C. A. and R. Aguilar-Aguilar. 2008. Record of *Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kristsky and Venkatanarasaiah, 2004 (Monogenea: Dactylogyridae) from a freshwater fish in Mexico. Parasitology Research 103:1235-1236.
- Meyer, A., J. M. Morrissey and M. Schartl. 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. Nature 368:539-542.

- Monks, S., V. R. Zárate-Ramírez and G. Pulido-Flores. 2005. Helminths of freshwater fishes from the Metztitlán Canyon Reserve of the Biosphere, Hidalgo, Mexico. Comparative Parasitology 72:212-219.
- Öztürk, M. O. and F. N. Altunel. 2006. Occurrence of *Dactylogyrus* infection linked to seasonal changes and host fish size on four cyprinid fishes in lake Manyas, Turkey. Acta Zoologica Academicae Scientiarum Hugaricae 52:407-415.
- Pineda-López, R., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera, N. Hernández-Camacho, A. Orozco-Zamorano, S. Contreras-Robledo, G. Cabañas-Carranza and R. Aguilar-Aguilar. 2005. Helminth parasites of viviparous fishes in Mexico. In Viviparous fishes, H. Grier and M. C. Uribe (eds.). New life publications, Homestead, Florida. p. 437-456.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. Annual Review of Ecology and Systematics 28:341-358.
- Poulin, R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. Journal of Parasitology 84:485-490.
- Poulin, R. and J.-L. Justine. 2008. Linking species abundance distributions and body size in monogenean communities. Parasitology Research 103:187-193.
- Poulin, R., J. L. Luque, F. Guilhaumon and D. Mouillot. 2008. Species abundance distributions and numerical dominance in gastrointestinal helminth communities of fish hosts. Journal of Helminthology 82:193-202.
- Randhawa, H. S. and R. Poulin. 2009. Determinants and consequences of interspecific body size variation in tetrathyridian tapeworms. Oecologia 169:759-769.
- Rauchenberger, M., K. D. Kallman and D. C. Morizot. 1990. Monophyly and geography of the Río Pánuco Basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. American Museum Novitates 2975:1-41.
- Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. Zootaxa 1324:1-357.
- Salgado-Maldonado, G., R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera and C. Mendoza-Palmero. 2005. Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan River basin, Mexico. Parasitology Research 96:69-89.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R. F. Pineda-López, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos and N. Mercado-Silva. 2004. Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco River Basin, East Central Mexico. Comparative Parasitology 71:190-202.
- Salgado-Maldonado, G., J. M. Caspeta-Mandujano and E. Martínez-Ramírez. 2011. *Paracreptotrema profundulus* n. sp. and *P. blancoi* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks, and Daverdin, 2006 (Trematoda: Allocreadiidae) from freshwater fishes of the Genus *Profundulus* (Teleostei: Profundulidae) in Southern México. Journal of Parasitology 97:707-712.
- Salgado-Maldonado, G., J. M. Caspeta-Mandujano and G. Vázquez. 2012. A new allocreadiid (Trematoda) species from freshwater fish *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) in Southeastern Mexico. Journal of Parasitology 98:404-407.
- Salgado-Maldonado, G. and R. F. Pineda-López. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. Biological Invasions 5:261-268.
- Sánchez-Álvarez, A., L. García-Prieto and G. Pérez-Ponce de León. 1998. A new species of *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Nematoda: Rhabdochonidae) from endemic goodeids (Cyprinodontiformes) from two mexican lakes. Journal of Parasitology 84:840-845.
- Verzijden, M. N., Z. W. Culumber and G. G. Rosenthal. 2012. Opposite effects of learning cause asymmetric mate preferences in hybridizing species. Behavioral Ecology 23:1133-1139.
- Violante-González, J., M. García-Varela, A. Rojas-Herrera and S. Guerrero. 2009. Diplostomiasis in cultured and wild tilapia *Oreochromis niloticus* in Guerrero State, Mexico. Parasitology Research 105:803-807.
- Zander, C. D. 2001. The guild as a concept and a means in ecological parasitology. Parasitology Research 87:484-488.

Capítulo V

Helminth parasites of *Xiphophorus birchmanni* (Pisces: Poeciliidae), from the lower streams of the Pánuco River drainage, Hidalgo, México

Helmintos parásitos de *Xiphophorus birchmanni* (Pisces: Poeciliidae), de las partes bajas de la cuenca del Río Pánuco, Hidalgo, México

Resumen. Un total de 59 especímenes de *Xiphophorus birchmanni* Lecherer and Radda, 1987, fueron colectados de dos localidades en la parte baja de la Cuenca del Río Pánuco, en Hidalgo y Veracruz (Atlatipa y Benito Juárez, respectivamente), México. 10 especies de helmintos fueron reportadas; seis digéneos en estado larval: *Posthodiplostomum* sp., *Uvulifer* sp., *Centrocestus formosanus*, *Ascocotyle* sp., *Haplorchis pumilio*, y *Echinostomatidae* gen. sp; 2 monogéneos adultos, *Urocleidoides vaginoclastrum* y *Gyrodactylus* sp.; una larva de cestodo *Glossocercus auritus*; y una larva de nemátodo *Estrongylides* sp. Entre estas, *Ur. vaginoclastrum* y *Centrocestus formosanus* fueron las especies más frecuentes y abundantes, el resto de las especies fueron raras y se encontraron con poca abundancia. Las diferencias observadas entre las comunidades componente y las infracomunidades, pueden ser atribuidas a factores abióticos y bióticos resultado de la separación geográfica de las localidades durante la orogenia de la Sierra Madre Oriental, manteniendo así la aislación de las diferentes comunidades de parásitos.

**Helminth parasites of *Xiphophorus birchmanni* (Pisces: Poeciliidae), from the lower streams of
the Pánuco River drainage, México**

Christian Elizabeth Bautista-Hernández¹

Juan Violante-González²

Scott Monks^{1,*}

Griselda Pulido-Flores¹

¹ Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Apartado Postal 1-10, C.P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México. chris.elizabeth@gmail.com; gpflores6@hotmail.com

² Laboratorio de Ecología, Unidad Académica de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero, Gran Vía Tropical No. 20, Fraccionamiento Las Playas, A.P. 39390, Acapulco Guerrero, México. viojuang@yahoo.com.mx

* Corresponding author: scottmonks@hotmail.com Phone 771-717-2000, ext. 6658; Fax 771-717-2112

Abstract. A total of 59 specimens of *Xiphophorus birchmanni* Lecherer and Radda, 1987, the sheepshead swordtail, were collected from two localities in the lower Pánuco River drainage from Hidalgo and Veracruz (at Atlatipa and Benito Juárez, respectively), México. The structure of the parasite communities of fish from the two localities was examined and compared. Ten taxa of helminths were recovered: six larval digeneans: *Posthodiplostomum* sp., *Uvulifer* sp., *Centrocestus formosanus*, *Ascocotyle* sp., *Haplorchis pumilio*, and *Echinostomatidae* gen. sp; 2 adult monogeneans, *Urocleidoides vaginoclastrum* and *Gyrodactylus* sp.; a larval cestode, *Glossocercus auritus*; and a larval nematode, *Eustrongylides* sp. Among these, *Ur. vaginoclastrum* and *Centrocestus formosanus* were the most frequent and abundant species. The remaining taxa were rare and found at low mean abundance. Component community and infracommunity differences observed in this study can be attributed to abiotic and biotic environmental factors resulting from the geographic separation of these localities during the orogeny of the Sierra Madre Oriental that restricted fish to isolated localities. Maintenance of this isolation has produced the different communities that we see today.

Keywords: component community, infracommunity, Sierra Madre Oriental, prevalence, abundance, diversity.

Introduction

Poeciliidae, a family of live bearing fishes, is among the ten families with the greatest number of endemic species reported in mexican river drainages (de la Vega-Salazar, 2003). The genus *Xiphophorus*, included in this family, has 26 species that are distributed along the coastal plain and the Atlantic slopes of the Sierra Madre Oriental, and 21 of the 26 species of this genus are endemic to México. *Xiphophorus birchmanni* Lecherer and Radda, 1987 (sheepshead swordtail) has a distribution restricted to the downstream portions of a few tributaries of the Pánuco and Tuxpan drainage (Rauchenberger et al., 1990). Many studies have been conducted on the phylogeography, behavior and ecology of this species (Wong and Rosenthal, 2005; Fisher and Rosenthal, 2007; Gutierrez-Rodriguez et al., 2008; Fisher et al., 2009; Rosenthal et al., 2011; Kindsvater et al., 2012; Wilson et al., 2013). However, the majority of studies of *X. birchmanni* have focused on the species' sympatry with close relative *X. malinche*, examining aspects of behavioral ecology, physiology and genetics (Rosenthal et al., 2003; Wong and Rosenthal, 2006; Fisher et al., 2006; Culumber et al., 2012; Verzijden et al., 2012; Willis et al., 2012; Culumber and Rosenthal, 2013).

Despite the interest in *X. birchmanni*, the helminth fauna of the species has never been studied. Bautista-Hernandez et al. (2014) reported the helminths of *X. malinche*

Rauchengerber, Kallman and Morizot, 1990 and Salgado-Maldonado et al. (2004) reported the helminths of 17 species of fish of the Pánuco drainage; *Xiphophorus* sp. was part of their list; however, the fish collected by those authors were not identified to the species level, so this is the first formal report of helminths of *X. birchmanni*. The main objective of this study is to present the helminthological record of *X. birchmanni* and to describe the helminth community structure.

Materials and methods

A total of 55 adult specimens of *X. birchmanni* were collected using minnow traps. Fish were collected from two localities; Benito Juarez, Veracruz ($n= 29$; $20^{\circ}52'56.73''N$; $98^{\circ}12'14.55''W$), belonging to the Río Zontecomatlán and Atlatipa ($n = 26$, $21^{\circ} 2'17.78''N$; $98^{\circ}22'33.79''W$), Río Atlapexco, both rivers join and form part of the Pánuco drainage. Fish were taken alive to the laboratory of the Centro de Investigaciones Científicas de las Huastecas “Aguazarca” (CICHAZ), pithed, and internal and external organs were examined for helminths. Parasites were collected, counted, and processed according to Monks et al. (2005). Infection parameters were calculated and applied according to definitions proposed by Bush et al. (1997); prevalence (percent of fish that were infected), abundance (number of helminths per examined fish \pm standard deviation) and mean intensity (mean number of helminths per infected fish). Analyses were made at the levels of component community (i.e., all the helminths in all fish collected per site) and infracommunity (i.e., all the helminths in each individual host; Zander, 2001). In order to determinate if the sample size was sufficient, accumulative species curve was plotted and the observed values fitted to the Clench Model to assess an asymptotic trend (; Magurran, 2004). The non-parametric species richness estimator Bootstrap was calculated to estimate the number of missing species for each component community (Poulin, 1998). To describe the component community, the total number of species of helminth, the total number of individual helminths, the Simpson index (H), as a measure of diversity, and the Berger-Parker Index, as a measure of numerical dominance, were used (Magurran, 2004). Infracommunity level parameters were described by using the mean of number of species of helminth per fish, the mean number of individual helminths, and the mean Brillouin Diversity Index value per host. Finally, the infracommunities were compared qualitatively within the locality using the Jaccard

similarity index and quantitatively using the Morisita-Horn index (Magurran, 2004). Possible differences in abundance for species recorded in the two localities were evaluated using Chi²-test. Correlations were carried out using Spearman's Rank coefficient (rs). Voucher specimens of helminths were deposited in the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Universidad Autónoma de México, D. F., México; the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska Lincoln, Lincoln, Nebraska, U.S.A.; and the Colección de Helmintos, (CHE), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Results

Ten helminth taxa were recovered from fish inhabiting the two sampled sites. The helminthological record enlisted 6 species of larval digenetic (metacercariae) *Posthodiplostomum* sp., *Uvulifer* sp., *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) Price, 1932, *Ascocotyle* sp., *Haplorchis pumilio* (Looss, 1896) Looss, 1899; and Echinostomatidae gen. sp.; two species of monogenean *Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky and Venkatanarasaiah, 2004 and *Gyrodactylus* sp., a larval cestode (metacestode) *Glossocercus auritus* (Rudolphi, 1819) Bona, 1994 and a larval nematode *Eustrongylides* sp.

The cumulative species curve and the nonparametric species richness estimator value indicate that the inventory for both localities can be considered nearly complete (Bootstrap: Benito Juárez = 10.95; Atlatipa = 3.12). In the locality of Benito Juárez, the non-parametric estimator predicted one more species of helminth to be found in that population of fish. No differences were observed between the sex of fish and the infection parameters or richness for any of the recorded helminth species.

The fish of Benito Juárez harbored 10 species of helminth, *Posthodiplostomum* sp., *Uvulifer* sp., *C. formosanus*, *Ascocotyle* sp., *H. pumilio*, Echinostomatidae gen. sp; *Ur. vaginoclastrum*, *Dactylogyrus* sp., *G. auritus* and *Eustrongylides* sp. At the component community level, *C. formosanus* was the most abundant species, infecting 100% of the fish with a mean of 42 worms per host. The second most abundant species was *U. vaginoclastrum*, with a prevalence of 100%, with 12.6 worms per fish. The remaining species were rare, infrequent, and reached very low abundance values (Table 1). At the level of the helminth infracommunities, of the 29 fish that were necropsied, eight individuals harbored at least two species of helminth, 16 fish were infected with three species of

helminths, and five of the 29 fish harbored more than four species. The total number of individuals of all parasite species per host varied from 1 to 200, with a mean number of helminths per host of 60 ± 51 . The mean number of species per host was 2.9 ± 0.75 . The Brillouin index ranged from 0.25-1.08 with a mean diversity value of 0.58 ± 0.21 . The Berger-Parker dominance index values ranged from 0.40-0.93 (0.68 ± 0.16).

In the locality of Atlatipa, the fish were infected with only three species, *Ur. vaginoclastrum*, *C. formosanus* and *Uvulifer* sp. (Tabla 1). The monogeneans and the metacercarie of *C. formosanus* represent the species with the highest values of prevalence (100 and 84%, respectively). The species of *Uvulifer* was found rarely and infrequently. The total number of individual helminths per host ranged from 1 to 67, with a mean number of 32.3 ± 15.2 individuals per fish. At the infracommunity level, 3 of the 26 fish necropsied harbored 1 species of helminth, 22 were infected with 2 species of helminth and just 1 fish was parasitized with 3 species. The mean number of species per host was 1.9 ± 0.39 . The Brillouin index values ranged from 0-0.64 with a mean diversity value of 0.43 ± 0.19 and the Berger-Parker dominance index values ranged from 0.5-1 (0.75 ± 0.15).

As expected, the helminth fauna at each locality was different in species composition. Only three of the 10 species were shared between the component communities: *Ur. vaginoclastrum*, *C. formosanus*, and *Uvulifer* sp., resulting in a Jaccard value of 0.3 and a Morisita-Horn value of 0.70. The Simpson index values were similar in both component communities (Benito Juárez = 0.42; Atlatipa = 0.45), despite the fact that Benito Juárez was the component community with the highest species richness and that Atlatipa harbored only three species. The Berger-Parker dominance index (d) values were 0.72 in Benito Juárez, dominated by *C. formosanus*, and 0.65 in Atlatipa, dominated by *Ur. vaginoclastrum*. No differences were observed between the sex of fish and the infection parameters or richness for any of the recorded helminth species.

Table 1. Helminth parasite of *Xiphophorus birchmanni* in two localities of the Pánuco river drainage.

Helminths (site infection)	Benito Juárez (n=29)				Atlatipa (n=26)			
	n	%	Ab.	I.P.	n	%	Ab.	I.P.
Larval digenea								
<i>Centrocestus formosanus</i> (gills)	1263	96.6	42.1	43.5	291	84.6	11.1	13.2
<i>Uvulifer</i> sp. (skin and fins)	3	10	0.1	1	3	7.6	0.11	1.5
<i>Ascocotyle</i> sp. (intestine wall)	9	6.6	0.3	4.5				
<i>Haplorchis pumilio</i> (base of fins)	67	16.6	2.2	13.4				
Echinostomatidae gen. sp. (mesenterie)	6	20	0.2	1				
<i>Phostodiplostomum</i> sp. (mesentarie)	3	10	0.1	1				
Larval cestoda								
<i>Glossocercus auritus</i> (mesentarie)	1	3.3	0.03	---				
Monogenea								
<i>Gyrodactylus</i> sp. (fins)	2	3.3	0.06	---				
<i>Urocleidoides vaginoclastrum</i> (gills)	377	96.6	12.5	13	546	100	21	21
Larval nematoda								
<i>Eustrongylides</i> sp. (mesentarie)	5	16.6	0.1	1				

Discussion

All species of helminth listed herein have been recorded previously in freshwater fishes of Mexican river drainages, including in fishes of the Pánuco river drainage (Salgado-Maldonado et al., 2004; Salgado-Maldonado, 2006), except the metacercarie of *Haplorchis pumilio*. This is the first time this species has been reported in the Pánuco river drainage and the first report of it infecting a species of *Xiphophorus*.

Eight of the ten species reported in this study were larval stages, all of them parasites of fish-eating birds, which serve as their definitive host. *Centrocestus formosanus* and *H. pumilio* are exotic species in México. These two species arrived in México due to the introduction of the snail *Melanoides tuberculata* as a food resource for *Mylopharyngodon piceus*, a carp that was also introduced into the country for economic, fish-farming purposes. Many studies have focused on *C. formosanus* due to its importance as a widespread exotic species inhabiting many freshwater bodies in México, and also for its relationship to fish aquaculture (López-Jiménez, 1987; Arizmendi, 1992; Scholz and Salgado-Maldonado, 2000). However, the metacercariae of *Haplorchis pumilio* more recently has been found parasitizing native freshwater fishes in Mexico (Scholz and Salgado-Maldonado, 2001; Vidal-Martínez et al., 2001; Salgado-Maldonado et al., 2005). Until now, only eight species of fish had been reported infected with this metacercariae; *X. birchmanni* now is added to this list. *Ascocotyle* sp., *Uvulifer* sp. and *Posthodiplostomum* sp. are generalists, widely distributed in México due to the mobility of their final host, piscivorus birds. Salgado-Maldonado et al. (2004) found that *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) was a common parasite of fishes in the Pánuco river drainage, infecting ten species, *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927) has been found in just four species of fish of the region, and metacercariae of the *Ascocotyle* complex (*Ascocotyle (Ascocotyle) tenuicollis*) in just one species.

Glossocercus auritus and *Eustrongylides* sp. also are parasites of fish-eating birds, but they are less widely distributed than the metacercariae mentioned above. *Glossocercus* sp. has been recorded before in state of Hidalgo (Scholz and Salgado-Maldonado, 2001; Monks et al., 2005) with a low prevalence and abundance (mean of one worm per fish), infecting small freshwater fish (*Poecilia mexicana*, *Poecilopsis gracilis*, *Chirostoma jordani*). Scholz and Salgado-Maldonado (2001) discussed that this metacestode could have

a narrow host specificity to herons (*Egretta* and *Casmerodius*). This is the first record of *G. auritus* infecting *Xiphophorus* that inhabit the Pánuco drainage. The larvae of *Eustrongylides* sp. has a wider distribution in Mexican drainages, in the Pánuco river drainage it previously has been recorded infecting just two species, *Herichthys labridens* and *Poecilia mexicana* (Salgado-Maldonado, 2004).

Urocleidoides vaginoclastrum recently has been reported from *X. malinche*, another poeciliid with a restricted distribution and endemic to the Pánuco drainage. Mendoza-Palmero and Aguilar-Aguilar (2008) suggested that this monogenean might be a specialist parasite of poeciliids. So far has just been reported infecting *Xiphophorus helleri* and, recently *Pseudoxiphophorus (Heterandria) bimaculata* (Salgado-Maldonado et al. 2013).

Comparing two populations of fish *X. birchmanni* reveals that each has a distinct component community. Fish from Benito Juárez harbored ten species of helminth and fish from Atlatipa were infected with just three species. Although, the Simpson index values indicated little difference in the diversity of the two populations (Benito Juárez = 0.42; Atlatipa = 0.45); this could be explain for the fact that this diversity index is highly influenced by the dominant species (Magurran, 2004).

The Jaccard index showed, the two localities have a low similarity in parasite species composition, sharing just three species: *Ur. vaginoclastrum*, *C. formosanus* and *Uvulifer* sp. As Valtonen et al. (2001) pointed out, component communities of the same species of host (e.g., different populations), they often share species of parasite but only occasionally do they have identical species composition. This is because the assemblage of component communities of different populations of hosts are influenced by the pool of currently and locally available species of helminth. Additionally, the biotic and abiotic factors characteristic of different host populations has an affect the availability of certain species, as does biogeographic history.

We found that the component community of Benito Juárez consisted mostly of larval stages, although the majority of them had low incidence and intensity, except *Centrocestus formosanus* which was the dominant species ($d = 0.72$). Since Mexico is a seasonal refuge for many migratory piscivorous birds, Pineda-López et al. (2005), suggested that an important component of helminth parasite communities of Mexican poeciliid and goodeid fishes is the dominance of generalist, allogenic parasite species that use freshwater fish as a

secondary intermediate host or as a paratenic host. Our data from Benito Juarez were consistent with this prediction.

The pattern of the component community in Atlatipa does not fit well with this hypothesis. Fish in this locality were infected with *C. formosanus*, but *U. vaginoclastrum* was dominant in the community ($d = 0.65$). Bautista-Hernández et al. (2014) suggested that the lack of an extensive diversity of fish-eating birds (potential definitive hosts) in the region could be a factor influencing the component communities. Furthermore, the authors suggested that the restricted distribution of the host, combined with the geographical barriers between populations, strongly influences the composition of parasite communities in different populations.

Kennedy (1989) suggested that infracommunities with low rates of colonization, low numbers of species and of individuals, and with low or no presence of interspecific interactions are the general pattern in freshwater fishes. Our data for *X. birchmanni* were consistent with this pattern. The infracommunities were the infracommunities were species-poor, since each host individual harbored 2 species of parasites on average, mainly dominated by *U. vaginoclastrum* and *C. formosanus*. This pattern is also consistent with infracommunities reported for other freshwater fishes in México (Martínez-Aquino et al., 2004, 2007; Martínez-Aquino and Aguilar-Aguilar, 2008).

The ichthyofauna of the Pánuco drainage has been of interest to parasitologists; however, the majority of the studies have not gone beyond simple lists of helminths parasites of different species of fish (Salgado-Maldonado et al. 2004), or the description of new species (Caspeta-Mandujano et al. 2001; Salgado-Maldonado et al. 2013; Bautista-Hernández et al. 2015), and few studies have focused on the analysis of parasite communities. Bautista-Hernandez et al. (2014) recently described component communities of a close related species *X. malinche*, in two localities in Hidalgo (Chicayotla and Malila). In Chicayotla, four species were reported (*Uvulifer* sp., *Urocleidoides vaginoclastrum*, *Bothriocephalus acheilognathi* and *Rhabdochona xiphophori*) and in Malila, three species (*Paracreptotrema rosenthali*, *R. xiphophori* and *Ur. vaginoclastrum*). Although populations of *X. malinche* and *X. birchmanni* inhabit the same streams of the Pánuco drainage, they are confined to different altitudes; *X. malinche* is restricted to highland streams, while *X. birchmanni* is found at low elevation (Culumber et al., 2011). These two

species have distinct helminth communities. While the former species had communities harboring four adult species of the five reported, the latter had communities mostly comprised of larval stages (8 of 10 species). As Garrido-Olvera et al. (2012) argued one of the most important factor to determinate the composition of helminth communities in freshwater fish in México, is the geographic range of the host. They observed a positive correlation between the geographic distribution of hosts and their helminth species richness. Species with broad distributions have richer assemblages than those with limited distribution, due to the fact that fishes that inhabit many localities feed on a wider variety of prey and are exposed to colonization by more parasite species than fishes with a narrow distribution. As Culumber et al. (2011) report, *X. malinche* is confined to fewer localities in the Pánuco drainage than *X. birchmanni*. The difference in the distribution of these two species is one of the factors that could be contributing to differences in the structure of their helminth communities.

Furthermore, it has been showed that there is a correlation between altitude and species richness in most taxa, a factor that could contribute to a greater availability of intermediate hosts downstream compared to upstream. Blasco-Costa et al. (2013) observed a correlation between the abundance of digeneans infecting fish and river flow in which parasites were more abundant downstream, which they attributed to the downstream flow of water favoring the displacement and dispersion of invertebrates. The helminth communities in the Pánuco drainage reflects this pattern, *Xiphophorus birchmanni* (in Benito Juárez) harbored a richer community of helminths as would be expected if there was a diversity invertebrates intermediate hosts.

Acknowledgments

We acknowledge Zachary W. Culumber for help with fish collection and identification. This work was supported by the project “El efecto de hibridación en la diversidad de helmintos parásitos de peces del género *Xiphophorus*” (Clave 0127310) to SM and a scholarship from CONACYT to CEB-H during her Ph.D. research project (217861).

Literature cited

- Arizmendi-Espinosa, M. A. (1992). Descripción de algunas etapas larvarias y de la fase adulta de *Centrocestus formosanus* de Tezontepec de Aldama, Hidalgo. *Anales del Instituto de Biología serie Zoología*, 63: 1 – 11.
Bautista-Hernández, C. E., Violante-González, J., Monks, S., Pulido-Flores, G. (2014). Helminth communities of *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), endemic

- freshwater fish from the Pánuco River drainage, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 838 – 844.
- Bautista-Hernández, C. E., Monks, S., Pulido-Flores, G., Miranda, R. (2015). A new species of *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infecting two species of poeciliids in Río Malila of the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, with a key to the species of the genus. *ZooKeys*, (482): 55 – 66.
- Blasco-Costa, I., Koehler, A. V., Martin, A., Poulin R. (2013). Upstream-downstream gradient in infection levels by fish parasites: a common river pattern?. *Parasitology*, 140(02), 266-274.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., Shostak, A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83(4): 575 – 583.
- Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F., Salgado-Maldonado, G. (2001). Two new species of rhabdochonids (Nematoda: Rhabdochonidae) from freshwater fishes in Mexico, with a description of a new genus. *Journal of Parasitology*, 87(1):139 –143
- Culumber, Z. W., Rosenthal, G. G. (2013). Population-level mating patterns and fluctuating asymmetry in swordtail hybrids. *Naturwissenschaften*, 100 (8): 801 – 804.
- Culumber, Z. W., Fisher, H. S., Tobler, M., Mateos, M., Barber, P. H., Sorenson, M. D., Rosenthal, G. G. (2011). Replicated hybrid zones of *Xiphophorus* swordtails along an elevational gradient. *Molecular ecology*, 20(2), 342-356.
- Culumber, Z. W., Shepard, D. B., Coleman, S. W., Rosenthal, G. G., Tobler, M. (2012). Physiological adaptation along environmental gradients and replicated hybrid zone structure in swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). *Evolutionary Biology*, 25: 1800 – 1814.
- de la Vega-Salazar, M. Y. (2003). Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*, 72
- Fisher, H., S., Rosenthal, G. G. (2009). Multivariate male traits misalign with multivariate female preferences in the swordtail fish, *Xiphophorus birchmanni*. *Animal Behavior*, 78(2):265 – 269.
- Fisher, H., Rosenthal, G. G. (2007). Male swordtails court with an audience in mind. *Biology letters*, 3(1): 5 – 7.
- Fisher, H., Wong, B. B. M., Rosenthal, G. G. (2006). Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1591): 1187 – 1193.
- Garrido-Olvera, L., Arita, H. T. and Pérez-Ponce de León, G. (2012). The influence of host ecology and biogeography on the helminth species richness of freshwater fishes in Mexico. *Parasitology*, 139(12), 1652-1665.
- Gutiérrez-Rodríguez, C., Shearer, A. E., Morris, M. R., de Queiroz, K. (2008). Phylogeography and monophyly of the swordtail fish species *Xiphophorus birchmanni* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). *Zoologica Scripta*, 37(2): 129 – 139.
- Kallman, K. D., Kazianis, S. (2006). The genus *Xiphophorus* in Mexico and Central America. *Zebrafish*, 3(3): 271 – 285.
- Kennedy, C. R. (1989). Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages?. In: Esch, G. W., Bush, A. O., Aho, J. M. (Eds) *Pattern and processes in helminth parasite communities*. Springer Netherlands, Houten, pp. 131 – 156.
- Kindsvater, H., Rosenthal, G. G., Alonzo, S. (2012). Maternal size and age shape offspring size in a live-bearing fish, *Xiphophorus birchmanni*. *PLoS ONE*, 7(11): e48473.
- López-Jiménez, S. (1987). Enfermedades más frecuentes de las carpas cultivadas en México. *Acuavisión. Revista Mexicana de Acuacultura*, 2: 11 – 13.

- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Malden, USA, Blackwell Publishing Company, 256 pp.
- Martínez-Aquino, A., Aguilar-Aguilar, R. (2008). Helminth parasites of the pupfish *Cyprinodon meeki* (Pisces: Cyprinodontiformes), an endemic freshwater fish from North-Central Mexico. *Helminthologia*, 45(1): 48 – 51.
- Martínez-Aquino, A., Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G., Ortega-Olivares, M.P. (2004). Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from lake Chapala, Jalisco, México. *Journal of Parasitology*, 90(4):889 – 890.
- Martínez-Aquino, A., Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G., Mendoza-Palmero, C. (2007). Helminth parasite communities of *Characodon audax* and *C. lateralis* (Pisces: Goodeidae), endemic freshwater fishes from Durango, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 52(1): 125 – 130.
- Mendoza-Palmero, C.A., Aguilar-Aguilar, R. (2008). Record of *Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky and Venkatanarasaiah, 2004 (Monogenea: Dactylogyridae) from a freshwater fish in Mexico. *Parasitology Research*, 103(5): 1235-1236.
- Monks, S., Zárate-Ramírez, V. R., Pulido-Flores, G. (2005). Helminths of freshwater fishes from the Metztitlán Canyon Reserve of the Biosphere, Hidalgo, Mexico. *Comparative Parasitology*, 72(2): 212 – 219.
- Pineda-López, R., Salgado-Maldonado, G., Soto-Galera, E., Hernández-Camacho, N., Orozco-Zamorano, A., Contreras-Robledo, S., Cabañas-Carranza, G., Aguilar-Aguilar, R. (2005). Helminth parasites of viviparous fishes in Mexico. In: Grier, H., Uribe, M. C. (Eds) *Viviparous Fishes*. Florida, USA: New Life Publications, pp. 437 – 456
- Poulin, R., 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal Parasitology*, 84(3): 485 – 490.
- Rauchenberger M, Kallman K. D., Morizot D. C. (1990). Monophyly and geography of the Río Pánuco Basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. *American Museum Novitates*, 2975: 1 – 41.
- Rosenthal, G., de la Rosa Reina, X., Kazianis, S., Stephens, M., Morizot, D. C., Ryan, M., García de León, F. (2003). Dissolution of sexual signal complexes in a hybrid zone between the swordtails *Xiphophorus birchamanni* and *Xiphophorus malinche* (Poeciliidae). *Copeia*, 2003(2): 299 – 307.
- Rosenthal, G. G., Fitzsimmons, J., Woods, K. U., Gerlach, G., Fisher, H. (2011). Tactical Release of a Sexually-Selected Pheromone in a Swordtail Fish. *PLoS ONE*, 6(2): 1 – 5.
- Salgado-Maldonado, G. (2006). Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa*, 1324: 1 – 357.
- Salgado-Maldonado, G., Novelo-Turcotte, M. T., Vazquez, G., Caspeta-Mandujano, J., Quiroz-Martínez, B., Favila, M. (2014). The communities of helminth parasites of *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) from the upper Río La Antigua basin, east-central Mexico show a predictable structure. *Parasitology*, 141(07), 970-980.
- 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. *Parasitology Research*, 112(5): 1891 – 1901.

- Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Mendoza-Palmero, C. (2005). Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan River basin, Mexico. *Parasitology Research*, 96(2): 69 – 89.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., Pineda-López, R. F., Caspeta-Mandujano, J. M., Aguilar-Castellanos, E., Mercado-Silva, N. (2004). Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco River Basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology*, 71(2): 190 – 202.
- Scholz, T., Salgado-Maldonado, G. (2000). The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *American Midland Naturalist*, 143(1): 185 – 200.
- Scholz, T., Salgado-Maldonado, G. (2001). Metacestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) parasitising fishes in Mexico. *Systematic Parasitology*, 49(1): 23 – 40.
- Valtonen, E.T., Pulkkinen, K., Poulin, R., Julkunen, M. (2001). The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology*, 122(4): 471 – 481.
- Verzijden, M. N., Culumber, Z. W., Rosenthal, G. G. (2012). Opposite effects of learning cause asymmetric mate preferences in hybridizing species. *Behavioral Ecology*, 23(5): 1133 – 1139.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M. L., Scholz, T., González-Solís, D., Mendoza-Franco, E. F. (2001). *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. D. F., México, Instituto Politécnico Nacional, 182 pp.
- Wilson, A. J., Grimmer, A., Rosenthal, G. G. (2013). Causes and consequences of contest outcome: aggressiveness, dominance and growth in the sheepshead swordtail, *Xiphophorus birchmanni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7): 1151 – 1161.
- Willis, P. M., Rosenthal, G. G., Ryan, M. J. (2012). An indirect cue of predation risk counteracts female preference for conspecifics in a naturally hybridizing fish *Xiphophorus birchmanni*. *PLoS ONE*, 7(4): e34802.
- Wong, B., Rosenthal, G. G. (2006). Female disdain for swords in a swordtail fish. *The American Naturalist*, 167(1): 136 – 140.
- Wong, B. B. M., Rosenthal, G. G. (2005). Shoal choice in swordtails when preferences conflicts. *Ethology*, 111(2): 179 – 186.
- Zander, C. D. (2001). The guild as a concept and a means in ecological parasitology. *Parasitology Research*, 87(6): 484 – 488.

Capítulo VI

Comunidades de helmintos del complejo de híbridos de *X. birchmanni* × *X. malinche*

A continuación, se presentan los resultados obtenidos del análisis de las comunidades de helmintos de *X. birchmanni* × *X. malinche* en dos zonas híbridas (Tianguitengo y Aguazarca) a nivel comunidad componente e infracomunidad, así como la caracterización de las infecciones, cálculo de índices de diversidad y similitud y la comparación de las comunidades de parásitos de las zonas híbridas con las comunidades de especies parentales. Además, se presenta la discusión de estos resultados al final de este capítulo.

6.1 Peces

Durante el periodo de muestreo, que comprendió de junio del 2012 a marzo de 2013, se colectaron un total de 212 peces en dos localidades del estado de Hidalgo (Aguazarca y Tianguistengo), que representan dos zonas híbridas, donde se colectaron tanto los dos genotipos parentales y su híbrido (Tabla 2).

Tabla 2. Localidades de muestreo y número de peces colectados en la Huasteca hidalguense. Nota: *X. birchmanni* × *X. malinche* = peces híbridos; *X. birchmanni* y *X. malinche* = especies parentales.

Localidad	Especie hospedero	Peces revisados
Tianguitengo (TNGS)	<i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	21
	<i>X. birchmanni</i>	32
	<i>X. malinche</i>	57
	<i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	57
Aguazarca (AGZC)	<i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	19
	<i>X. malinche</i>	20
Total		212

6.2 Registro helmintológico

Se identificaron tres especies de helmintos: un monogéneo adulto, *Urocleidoides vaginoclastrum*; una metacercaria, *Uvulifer* sp.; y un nemátodo adulto, *Rhabdochona xiphophori* (Tabla 3).

Tabla 3. Especies de helmintos colectados (TNGS = Tianguistengo; AGZC= Aguazarca).

Helmintos colectados	Helminto	Estadio	Sitio de infección	Localidad
<i>Urocleidoides vaginoclastrum</i>	Monogenea	adulto	branquias	TNGS, AGZC
<i>Uvulifer</i> sp.	Digenea	metacercaria	piel	TNGS, AGZC
<i>Rhabdochona xiphophori</i>	Nematoda	adulto	intestino	TNGS

6.3 Caracterización de las infecciones

Los parámetros de infección indicaron que la composición de helmintos fue diferente en cada genotipo de hospedero. Se observó que *R. xiphophori* fue la única especie que no fue compartida entre las dos localidades (Tabla 4, 5). En Aguazarca, *Ur. vaginoclastrum* infectó el 77% de los peces con genotipo híbrido contándose un total de 963 monogéneos, que fue el número más alto comparado con los genotipos parentales (Tabla 4). En peces de genotipo *X. malinche* en la misma localidad, se registró la menor abundancia de monogéneos (117 individuos) ya que solo el 65% de los peces fueron infectados, con un número promedio de 9 helmintos por pez parasitado. En cuanto a *Uvulifer* sp., los peces de Tianguistengo fueron los menos infectados, con una prevalencia con intervalos del 6.2% al 31.5% en comparación con los peces en Aguazarca (19% –60%; Tabla 5).

Tabla 4. Parámetros de infección de los parásitos de *Xiphophorus malinche*, *X. birchmanni* y *X. birchmanni*×*X. malinche* en la localidad de Aguazarca N=número de individuos; % =prevalencia; Ab.= abundancia relativa; I.P.=Intensidad promedio

Helmintos	<i>X. malinche</i>				<i>X. malinche</i>				<i>X. birchmanni</i>			
	n	%	Ab.	I.P.	n	%	Ab.	I.P.	n	%	Ab.	I.P.
<i>Ur. vaginoclastrum</i>	117	65	5.8	9	963	77	16.6	22	239	79	13	16
<i>Uvulifer</i> sp.	49	60	2.4	4	103	49	1.78	3.6	19	53	1	2

Tabla 5. Parámetros de infección de los parásitos de *Xiphophorus malinche*, *X. birchmanni* y *X. birchmanni*×*X. malinche* en la localidad de Tianguistengo. n=número de individuos; % =prevalecia; Ab.= abundancia relativa; I.P.=Intensidad promedio.

Helmintos	<i>X. malinche</i>				<i>X. malinche</i>				<i>X. birchmanni</i>			
	n	%	Ab.	I.P.	n	%	Ab.	I.P.	n	%	Ab.	I.P.
<i>Ur. vaginoclastrum</i>	263	56.1	4.6	8.2	243	66.6	11.5	17.3	219	46.8	6.8	14.6
<i>R. xiphophori</i>	75	38.6	1.3	3.4	11	28.5	0.5	1.8	43	28.1	1.3	4.7
<i>Uvulifer</i> sp.	28	31.5	0.4	1.5	6	19	0.3	1.5	2	6.2	0.06	1

De manera general, se observó que en las poblaciones de peces examinadas los monogéneos fueron los helmintos que se registraron con los valores más altos en los parámetros de infección. De manera particular, los peces de Aguazarca tuvieron el mayor y el menor número de monogéneos registrados, contándose 963 monogéneos en *X. birchmanni*×*X. malinche* y 117 gusanos en peces con genotipo *X. malinche*.

6.4 Variación entre los parámetros de infección de las especies de helmintos

Los valores de los parámetros de infección de las tres especies registradas en las zonas híbridas fueron evaluados estadísticamente para determinar si existía una variación significativa entre éstos y los genotipos de peces. En la localidad de Tianguistengo, los valores de prevalencia de dos de las tres especies registradas (monogéneos y las metacercarias) fueron significativamente diferentes. Así pues, *Ur. vaginoclastrum* fue más prevalente en peces de híbridos en comparación con los otros dos genotipos

$(\chi^2 = 7.62, p < 0.05)$. *Uvulifer* sp. también tuvieron una diferencia significativa en el valor de incidencia en peces de *X. malinche* ($\chi^2 = 16.93, p < 0.05$). El resto de los valores de infección no tuvieron ninguna variación significativa (Figura 2).

Para los peces de Aguazarca, no se mostró una diferencia significativa entre los parámetros de infección y los genotipos de peces (Figura 3).

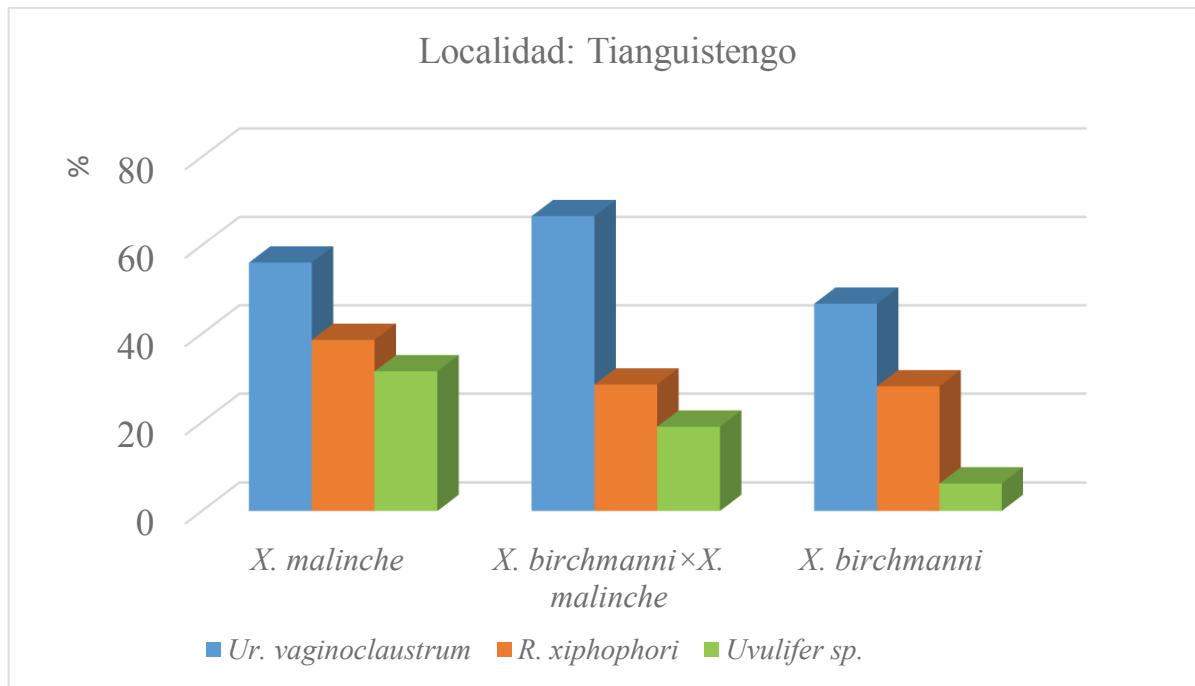


Figura 2. Gráfica de porcentaje de peces infectados con tres especies de parásitos registradas en la zona híbrida de Tianguistengo.

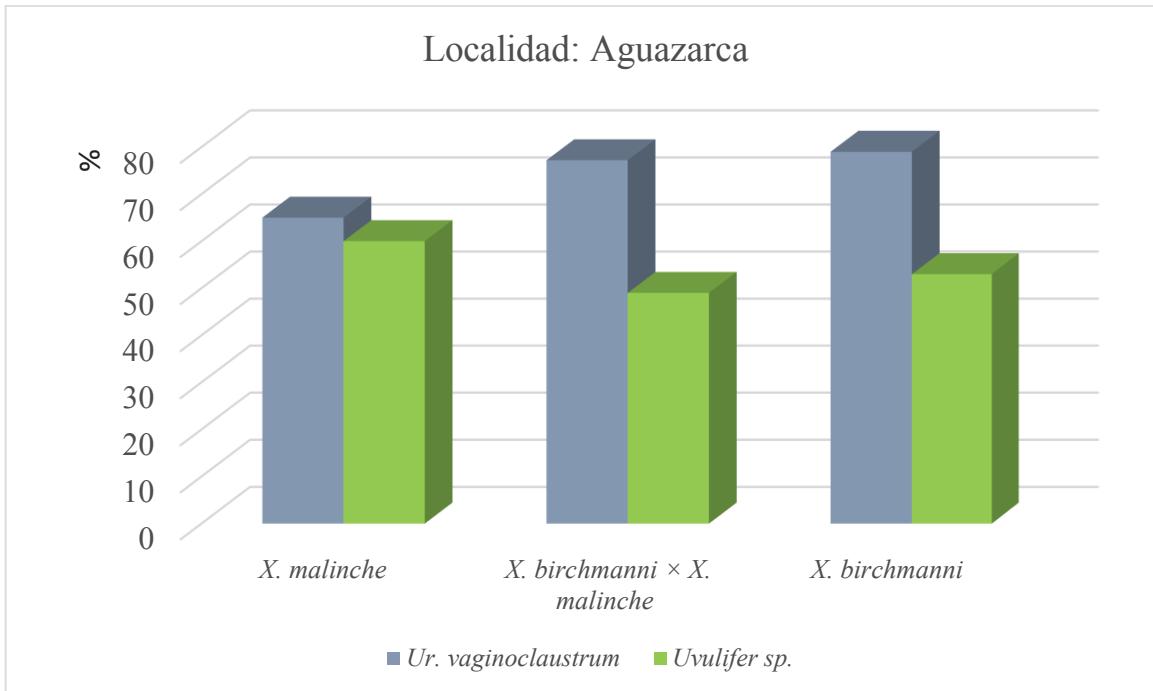


Figura 3. Gráfica de porcentaje de peces infectados con tres especies de parásitos registradas en la zona híbrida de Aguazarca.

6.5 Comunidades componente

La riqueza de las comunidades componentes fueron de dos (Aguazarca) a tres especies (Tianguistengo; Tabla 6, 7) El número total de individuos tuvo intervalos entre 1066 a 166, ambos valores correspondieron a peces de AGZC. Cabe señalar que a pesar de que en la localidad de Aguazarca solo se encontraron dos especies de parásitos el número total de individuos fue alto. Tal como se observó anteriormente con los resultados de los parámetros de infección, el monogéneo *Ur. vaginoclastrum* fue la especie dominante en todas comunidades componentes. Pero el índice de Berger-Parker tuvo diferentes intervalos, en Aguazarca presentó el valor más alto en peces de *X. malinche* (0.70) y en Tianguistengo los peces híbridos tuvieron el valor máximo (0.93) en comparación con los otros dos genotipos.

Tabla 6. Índices de diversidad calculados para la comunidad componente de peces de tres diferentes genotipos en la localidad de Tianguistengo. Nota: U= *Urocleidoides vaginoclastrum*

	<i>X. birchmanni</i> x		
	<i>X. birchmanni</i>	<i>X. malinche</i>	<i>X. malinche</i>
Riqueza (S)	3	3	3
Número de helmintos	264	260	366
Índice de Simpson (1-D)	0.28	0.12	0.43
Índice de Berger-Parker	0.8	0.9	0.7
Especie dominante	U	U	U

Tabla 7. Índices de diversidad calculados para la comunidad componente de peces de tres diferentes genotipos en la localidad de Aguazarca. Nota: U= *Urocleidoides vaginoclastrum*

	<i>X. birchmanni</i> x		
	<i>X. birchmanni</i>	<i>X. malinche</i>	<i>X. malinche</i>
Riqueza (S)	2	2	2
Número de helmintos	258	1066	166
Índice de Simpson (1-D)	0.13	0.17	0.4
Índice de Berger-Parker	0.92	0.9	0.7
Especie dominante	U	U	U

En las dos localidades se observó que el índice de Simpson tuvo los valores más altos en las comunidades de helmintos de los peces de *X. malinche* (0.43 en Tianguistengo y 0.41 en Aguazarca). Mientras que los valores más bajos, es decir las comunidades componente menos diversas se observaron en diferentes genotipos de peces, en el caso de Tianguistengo los peces híbridos tuvieron un valor de 0.12 (Tabla 6), seguido por la comunidad componente de *X. birchmanni* en Aguazarca (0.13; Tabla 7).

Sí comparamos los valores del índice de Simpson en los tres genotipos de peces en las dos localidades, observamos que existen diferencias entre la diversidad de comunidades de parásitos de peces híbridos y las especies parentales (Figura 4). En general, los peces híbridos presentaron diferentes valores con respecto a la localidad estudiada, en el caso de Tianguistengo los híbridos tuvieron una diversidad baja en comparación las especies parentales, mientras que en Aguazarca, los híbridos tienen una diversidad un poco más alta que el genotipo de *X. birchmanni* pero más baja que *X. malinche*.

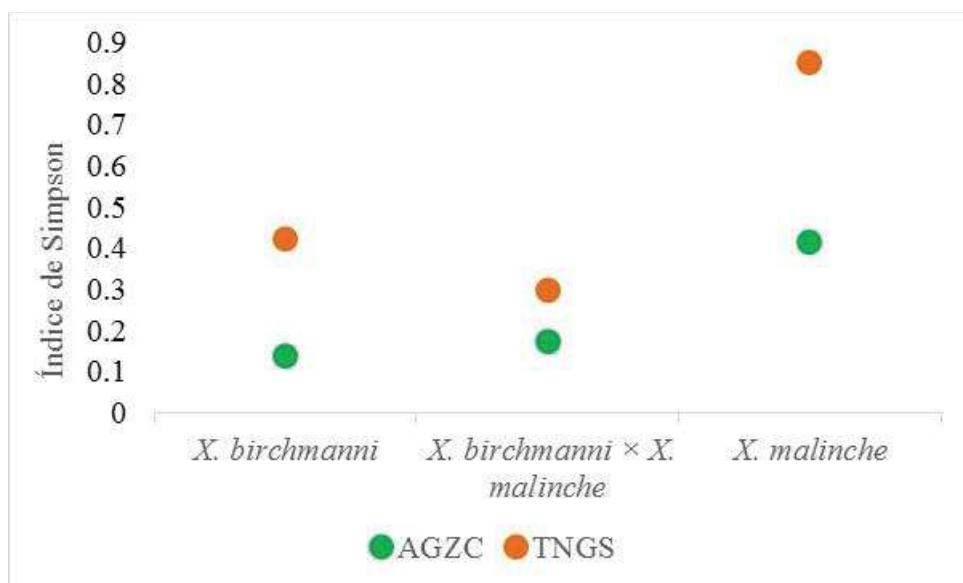


Figura 4. Gráfica de los valores del índice de Simpson en los tres genotipos de peces en dos zonas híbridas. AGZC=Aguazarca; TNGS= Tianguistengo

6.6 Infracomunidades

Las infracomunidades de parásitos en Tianguistengo y Aguazarca son pobres en riqueza de especies. El índice de diversidad de Brillouin calculó que los peces de *X. birchmanni* en Tianguistengo tuvieron el valor más alto de diversidad y para Aguazarca fue en *X. malinche*.

Tabla 8. Índices de diversidad calculados para las infracomunidades de peces de tres diferentes genotipos en la localidad de Tianguistengo.

	<i>X. birchmanni</i>	<i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	<i>X. malinche</i>
Peces revisados	32	21	58
Peces parasitados	18	15	48
No. Promedio de especies± D.E.	0.81±0.82	1.14±0.91	1.25±0.78
No. Promedio de parásitos± D.E.	8.25±16.95	12.38±21.82	6.34±11.52
Índice Brillouin (promedio)	0.41±0.10	0.24±0.24	0.22±0.20
Indice de Berger-Parker (promedio)	0.67±0.14	0.81±0.20	0.82±0.18
Especie dominante	monogéneo	monogéneo	monogéneo

De acuerdo a lo datos calculados con el índice de Berger-Parker, también las infracomunidades fueron altamente dominadas por *Ur. vaginoclastrum*, con valores entre el 0.67 al 0.82 (Tablas 7 y 8). En general las infracomunidades fueron infectadas con un promedio de uno o dos especies de parásitos, en Tianguistengo solo cuatro hospederos se encontraron parasitados con tres especies.

Tabla 8. Índices de diversidad calculados para las infracomunidades de peces de tres diferentes genotipos en la localidad de Aguazarca.

	<i>X. birchmanni</i>	<i>X. birchmanni</i> × <i>X. malinche</i>	<i>X. malinche</i>
Peces revisados	19	57	20
Peces parasitados	17	49	16
No. Promedio de especies± D.E.	1.31±0.67	1.26±0.69	1.25±0.78
No. Promedio de parásitos± D.E.	13.5±16.3	18.7±25.03	8.3±8.42
Índice Brillouin (promedio)	0.29±0.09	0.37±0.1	0.39±0.09
Indice de Berger-Parker (promedio)	0.85±0.08	0.78±0.1	0.76±0.1
Especie dominante	monogéneo	monogéneo	monogéneo

6.7 Similitud entre las comunidades componente de las zonas híbridas

Cualitativamente las dos localidades tienen una similitud del 100%, debido a que en los tres genotipos de peces no hubo una diferencia en la riqueza de especies. Sin embargo, con el índice de Morisita-Horn se obtuvo diferencias de acuerdo a la localidad. En Aguazarca, los peces híbridos y de *X. birchmanni* conformaron un grupo con similitud de 0.99 que a su vez se agruparon con peces de *X. malinche* con un valor de 0.94 (Figura 5). En Tianguistengo los peces de *X. malinche* y *X. birchmanni* se agruparon con 0.98 de similitud y los peces híbridos son similares con éste grupo con un valor de 0.96 (Figura 6).

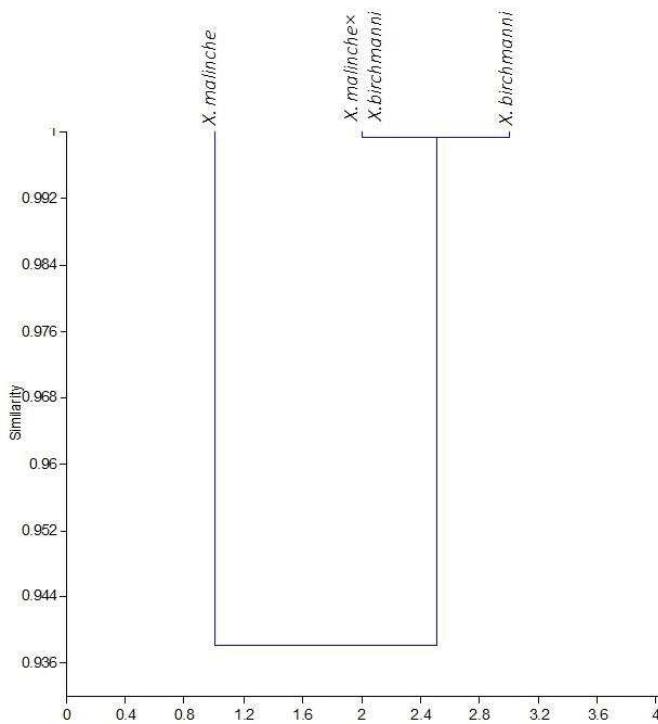


Figura 5. Dendrograma de similitud de especies de helmintos parásitos infectando los peces de Aguazarca.

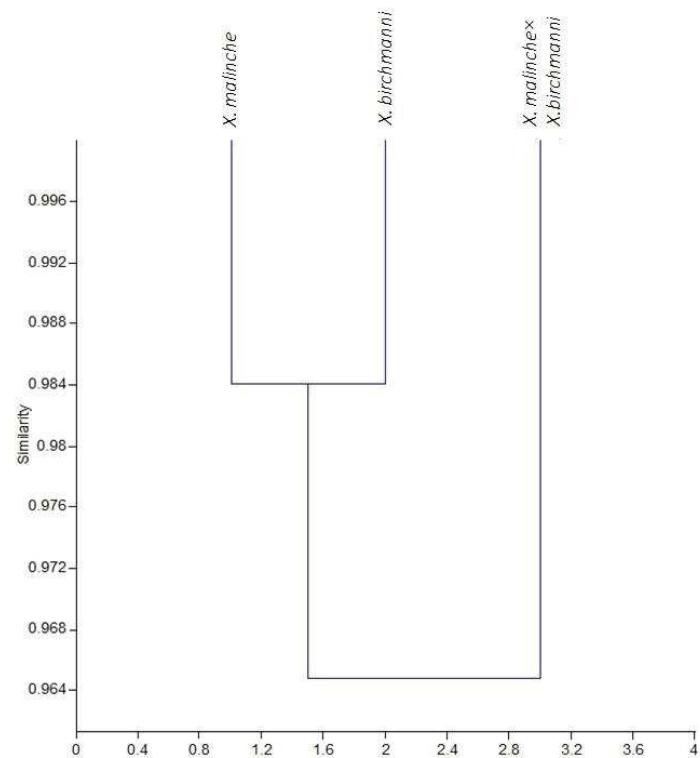


Figura 6. Dendrograma de similitud de especies de helmintos parásitos infectando los peces de Aguazarca.

6.8 Similitud entre comunidades componente de especies parentales y zonas híbridas

Para realizar el análisis de similitud de todas las componentes de comunidad en conjunto, se tomaron los datos de los helmintos registrados en las especies parentales más los datos de las zonas híbridas presentados en este capítulo. Cada comunidad componente está representada por una localidad. En total son seis localidades, dos para *X. malinche* Chicayotla (CHIC) y Malila (MALI) (Capítulo IV), dos para *X. birchmanni* Benito Juárez (BEJU) y Atlatipa (ATTP) (Capítulo V), y las dos zonas híbridas Tianguistengo (TNGS) y Aguazarca (AGZC).

Calculando el índice de Jaccard, se observó que existen dos grupos diferentes, determinados por la infección de dos especies de parásitos. El primero, está formado por todas las comunidades componente, con una similitud del 20% por la presencia del monogéneo *U. vaginoclastrum*. El segundo grupo se conformó por las comunidades componente infectadas con la metacercaria *Uvulifer* sp. (similitud del 35%), exceptuando la comunidad de parásitos de *X. malinche* de la localidad de Malila en la que no se reportó este parásito (figura 7).

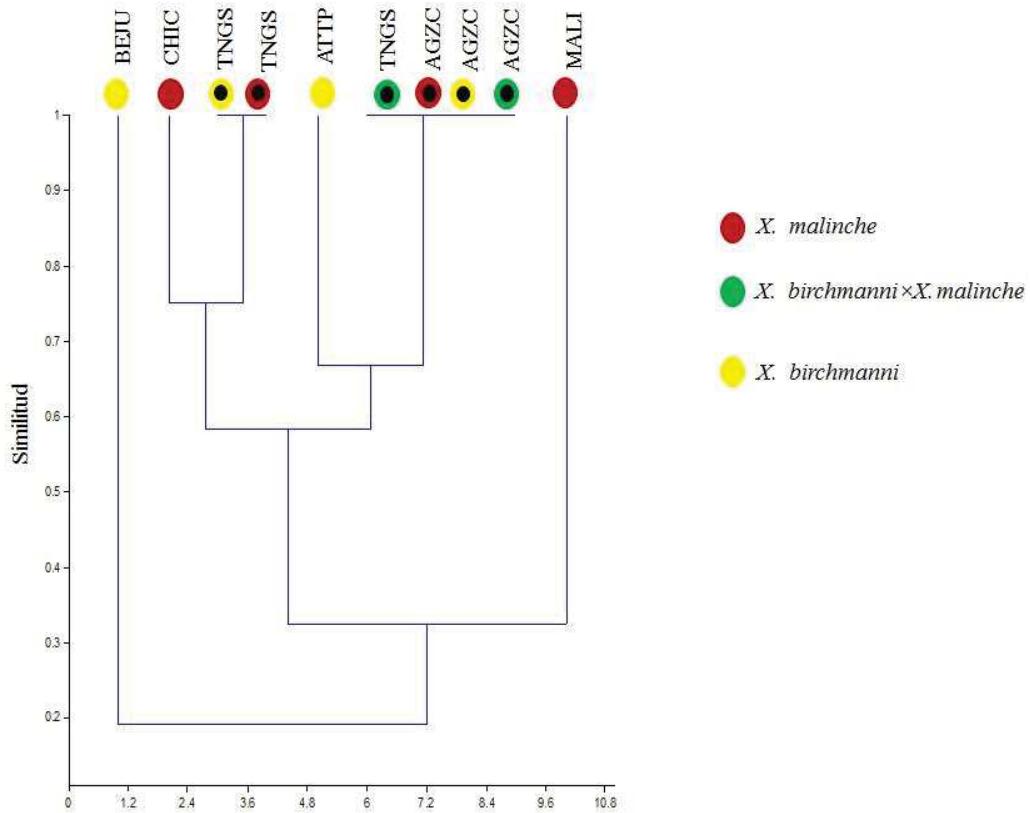


Figura 7. Dendograma de similitud con datos cualitativos (índice de Jaccard) comparando las comunidades componente de parásitos de *X. malinche*, *X. birchmanni* y las zonas híbridas. Los círculos con un punto negro en el centro se refieren a los peces colectados en las zonas híbridas diferenciado en color de acuerdo al genotipo de los peces.

6.9 Discusión

A pesar de que los peces han sido uno de los grupos con mayor número de investigaciones relacionadas con sus parásitos, la mayoría de estos estudios se han enfocado principalmente en inventarios taxonómicos o en el estudio de los factores que influencian la distribución o composición faunística de un grupo de hospederos particular (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011). Existen otros pocos estudios enfocados en la estructura y composición de las comunidades de parásitos en ciertas especies de peces en poblaciones aisladas (ej., Martínez-Aquino y Aguilar-Aguilar, 2008, Martínez-Aquino *et al.*, 2011). Sin embargo no existe ninguna investigación en México en el que se evalué la interacción parásito-hospedero en hospederos híbridos y en sus especies parentales.

En este primer estudio de los parásitos de *Xiphophorus birchmanni*×*X. malinche* se reportaron tres especies de helmintos, un digéneo en estado larval (metacercaria) *Uvulifer* sp., un monogéneo *Urocleidoides vaginoclastrum* y un nemátodo *Rhabdochona xiphophori*. Las tres especies han sido reportadas anteriormente en la cuenca del Pánuco (Bautista-Hernández *et al.*, 2014; Salgado-Maldonado *et al.*, 2004). *Uvulifer* sp. es una especie con una amplia distribución en todas las cuencas hidrológicas de México, debido a que su hospedero definitivo son aves ictiófagas migratorias, y se considera una especie generalista, ya que puede infectar un intervalo muy amplio de especies de peces dulceacuícolas. El nemátodo *R. xiphophori* fue descrito infectando peces *Xiphophorus* sp. en la cuenca del Pánuco y hasta la fecha solo se ha registrado en peces de los afluentes de altitudes bajas de esta cuenca. Bautista-Hernández *et al.* (2014) reportaron este nemátodo en la localidad de Chicayotla y Malila. Esta última localidad se localiza a solo 8 km de Tianguistengo (zona híbrida) reportada en este trabajo.

Los monogéneos *Ur. vaginoclastrum*, fueron descritos originalmente infectando peces de acuario, el poecilido *Xiphophorus hellerii* en India. Sin embargo, estos peces son nativos de México, que por su belleza ornamental han sido introducidos en diferentes países (Jogunoori *et al.*, 2004), por lo que es probable que este monogéneo haya llegado con su hospedero hasta India. Posteriormente, Mendoza-Palmero *et al.* (2008) reportó *Ur. vaginoclastrum* en una población translocada de *X. hellerii* en Durango; confirmando así que este monogéneo tiene un origen en el neotrópico mexicano como su hospedero. El reporte de *Ur. vaginoclastrum* en este trabajo, es también una evidencia que este monogéneo infecta poblaciones naturales de otras especies de poecilidos (*X. malinche* y *X. birchmanni*).

Bautista-Hernández (2010) reportó por primera vez los parásitos en la zonas híbridas de *X.birchmanni*×*X. malinche* en Tianguistengo y Aguazarca. Sin embargo, la diferencia entre este estudio y el presente trabajo radica en la identificación de los hospederos. Bautista-Hernández (2010) se basó en caracteres morfológicos para distinguir a los peces, mientras que en este trabajo la identificación de los hospederos se realizó con base en análisis genéticos que resultó en la distinción de tres genotipos habitando simpátricamente en la misma localidad: individuos con genotipo puro de *X. malinche*, *X. birchmanni* o híbrido, que consecuentemente tuvo un efecto en la estructura de las comunidades de parásitos presentes en estas localidades.

Aunque los resultados de ambos estudios coinciden en aspectos generales como: riqueza de especies, comunidades componente altamente dominadas por los monogéneos e infracomunidades pobres en número de especies. Existe una diferencia en el número de parásitos cuando se correlaciona con la identificación genética de los peces.

Los parámetros de infección reportados por Bautista-Hernández (2010) en la localidad de Tianguistengo y Aguazarca mostraron que los monogéneos *Ur. vaginoclastrum* dominaban las comunidades componente de parásitos, ya que fueron abundantes con una alta prevalencia. La localidad de Aguazarca presentaba la mayor abundancia de monogéneos en comparación con Tianguistengo, en promedio 17 gusanos por hospedero infectado en Aguazarca y 12 monogéneos en Tianguistengo. En los resultados obtenidos en este trabajo se observó que en Aguazarca la abundancia varía de acuerdo con el genotipo de los peces, presentándose un mayor número de monogéneos por hospedero revisado en los peces híbridos (16.6), seguido por la abundancia de parásitos de *X. birchmanni* (13) y el valor más bajo fue presentado en *X. malinche* (5.8). Este mismo patrón se observó en Tianguistengo, los monogéneos fueron más abundantes en híbridos que en especies parentales.

Así mismo, en los valores diversidad usando el índice de Simpson, Bautista-Hernández (2010) reportó para Aguazarca $D = 0.2$ y para Tianguistengo $D = 0.36$. Los análisis de las comunidades de parásitos por genotipo de hospedero demostraron que el índice varía, en Tianguistengo los peces híbridos tuvieron un valor de diversidad más bajo que con respecto a las especies parentales ($D = 0.12$ híbridos; $D = 0.28$ en *X. birchmanni* y $D = 0.43$ en *X. malinche*). En Aguazarca, se observó un patrón diferente, las especies parentales presentan valores de diversidad de $D = 0.13$ en *X. birchmanni* y $D = 0.4$ en *X. malinche*, mientras que los peces híbridos presentan un valor más cercano a lo calculado para *X. birchmanni* ($D = 0.17$; figura 3).

Estas diferencias observadas entre la abundancia y diversidad de parásitos con respecto a los genotipos de los peces, puede aportar un mejor entendimiento de la estructura y composición de las comunidades de parásitos en la zona híbrida de *X. birchmanni* × *X. malinche* y en los mecanismos involucrados en los patrones de infección.

Aunque, este es el primer trabajo en México en relación al estudio de las comunidades de parásitos en una zona híbrida, existen otros estudios relacionados usando como modelo zonas híbridas de otros organismos, que pueden ser comparables con los resultados que reportamos aquí.

6.9.1 Peces híbridos y parásitos

Existen varios trabajos que compararon la abundancia de parásitos con respecto a la identificación genética de peces. Nybelin (1937), estudiando monogéneos de peces cíprinidos híbridos, observaron que los híbridos sólo albergaban especies de monogéneos que estaban presentes en sus especies parentales y no de aquellas especies de peces simpátricas. Así mismo, Cloutman (1988) estudió el parasitismo de híbridos de *Lepomis* spp. y confirmó lo reportado por Nybelin (1937). Más tarde, El Gharbi *et al.* (1992) investigaron la especificidad hospedatoria de *Dactylogyrus* sp. en un complejo híbrido de *Barbus meridionalis* × *B. hassi* en España. Los autores observaron que en los peces híbridos que presentaban un mayor porcentaje de genes de *B. meridionalis*, solo fueron parasitados por especies de monogéneos específicos para ésta especie de hospedero y no los de *B. hassi*.

Otro ejemplo es el monogéneo *Diplozoon gracile* que fue encontrado parasitando especies simpátricas de ciprínidos (*Gobio gobio*, *Barbus meridionalis* y *Barbus barbus*) en los ríos del sur de Francia (Le Brun, 1989). El número de peces *G. gobio* parasitados (prevalencia de *D. gracile*) fue el mismo en todos las localidades de estudio, mientras que en las poblaciones de *Barbus* spp. las prevalencias fueron diferentes. Después de realizar estudios genéticos, los autores observaron que *B. meridionalis* y *B. barbus* mantenían una zona híbrida. La prevalencia de *D. gracile*, tanto en poblaciones de *B. meridionalis* y

B. barbus como en las poblaciones de sus híbridos, se mostraba de acuerdo a los diferentes niveles de introgresión de los hospederos. Los parásitos fueron más prevalentes en poblaciones puras de *B. meridionalis*, menos prevalentes en *B. barbus* y en los híbridos la prevalencia fue intermedia entre las que mostraban las especies parentales. Un aspecto muy interesante fue que la prevalencia de *D. gracilis* estaba correlacionado con la proporción génica de *B. meridionalis* sobre la genética de *B. barbus*; la frecuencia de *D. gracilis* aumentaba con el incremento de la porcentaje génico de *B. meridionalis* (Le Brun *et al.*, 1992).

Las respuestas a la infección de parásitos por parte de organismos híbridos son variables y dependientes de la resistencia inmune de los individuos. Varias investigaciones han encontrado un patrón de vigor híbrido (resistencia), en que los genomas recombinados tienen menor carga parasitaria que en comparación con los parentales (eg.: Boecklen y Spellenberg, 1990; Moulia *et al.*, 1995). Otros autores han demostrado que los híbridos pueden ser más susceptibles a la infección de parásitos y sugieren que esto se debe a la separación de genes co-adaptativos durante el proceso de hibridación (ej.: Sage *et al.*, 1986; Dupont y Crivelli, 1988). Fritz *et al.* (1999) observaron que además del vigor híbrido y la susceptibilidad híbrida, también pueden presentarse infecciones intermedias (aditiva y dominante). El escenario aditivo se describe como que la resistencia de los híbridos es el promedio de las especies parentales (ej.: Aguilar y Boecklen, 1992; Tovar-Sánchez, 2006) el escenario dominante es cuando la resistencia de los híbridos difiere para una de las especies parentales, pero no es diferente de la otra (ej.: Christensen *et al.*, 1995). Fritz *et al.* (1999) propusieron éstos cuatro escenarios como las principales respuestas a la infección de parásitos que podrían observarse en un estudio de parásitos en una zona híbrida (Figura 8).

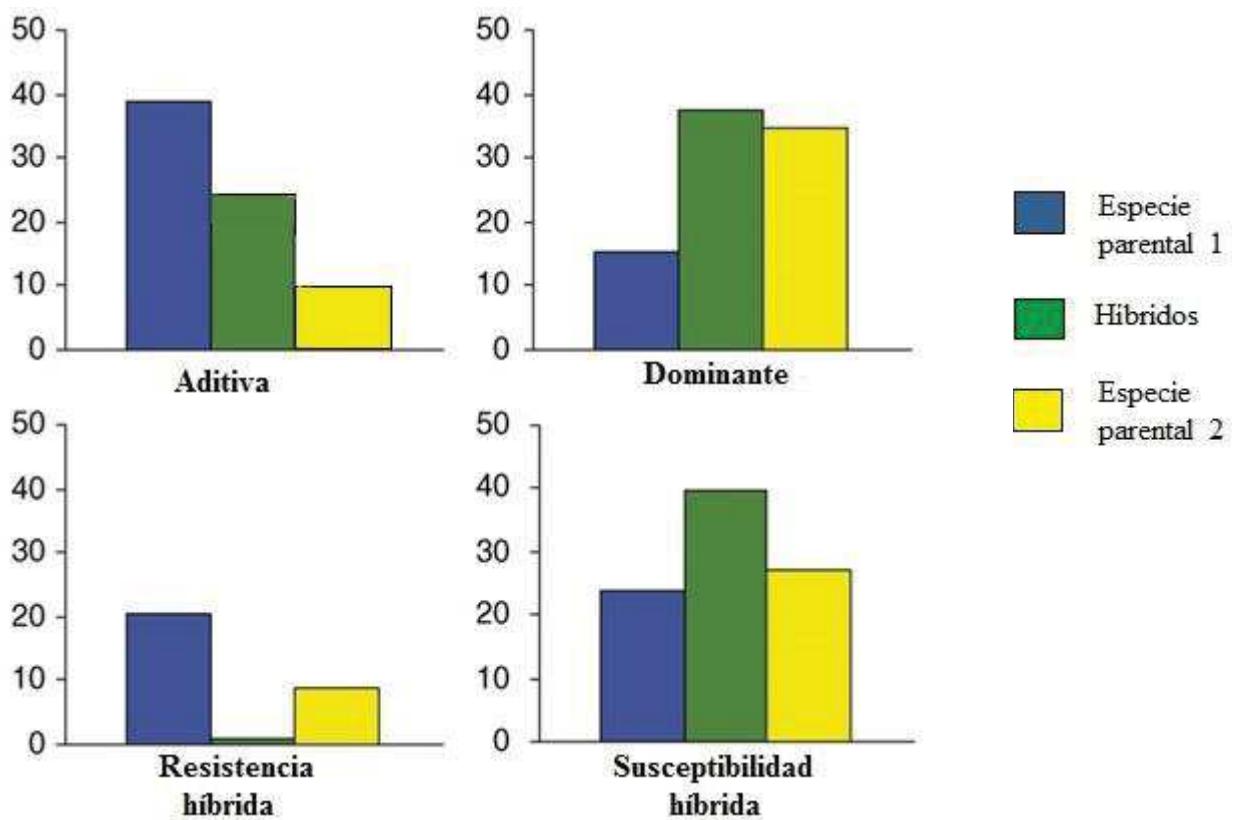


Figura 8. Cuatro escenarios de infección para la distribución de parásitos en híbridos en relación a las líneas parentales. (Modificado de Wolinska *et al.*, 2008).

Sin embargo, Wolinska *et al.* (2008) argumentaron que las escenarios de infección intermedia propuestos por Fritz *et al.* (1999) se basaron solo en investigaciones con un muestreo puntual e infecciones experimentales con una sola especie de hospedero; factores que pueden limitar la observación de patrones de infección dinámicos en una zona híbrida. En contrario, los autores destacaron el análisis de los niveles de infección en poblaciones híbridas con base en lo propuesto en la hipótesis de la reina roja. Explicando que la selección recíproca podría ser dependiente de la frecuencia; es decir, cuando cierto genotipo de hospedero llega a ser común (abundante) en una población, estos tienen una probabilidad más alta de ser infectado por parásitos. Los hospederos con genes raros de resistencia tienen cierta ventaja selectiva, lo cual favorece su adecuación aumentando su frecuencia; pero los parásitos capaces

de infectar este nuevo genotipo se ven favorecidos. De esa forma se presenta un ciclo dinámico finito, entre la variación genética tanto de los hospederos como de los parásitos.

Tomando en cuenta los escenarios de infección propuestos por Fritz *et al.* (1999), en los resultados de este trabajo se observó una diferencia en los valores de diversidad (de acuerdo con el índice de Simpson) entre localidades y entre genotipos. En Aguazarca, los híbridos y las especies parentales se comportan como el escenario dominante, ya que los peces híbridos tienen un valor de diversidad similar a lo observado con *X. birchmanni*. Pero no así, en Tianguistengo donde se observó un escenario de resistencia híbrida, en la que los peces con genotipos recombinados presentan una más baja diversidad de parásitos con respecto a sus especies parentales. Es posible que la diferencia en la riqueza de especies presente en cada localidad tenga una influencia sobre los escenarios observados, pues en Aguazarca solo se reportaron dos especies de parásitos y en Tianguistengo se encontraron tres especies. Debido a que los muestreos fueron puntuales en un tiempo determinado, no es posible evaluar la hipótesis propuesta por Wolinska *et al.* (2008). Sin embargo, de acuerdo con éstos autores, los escenarios de infección podrían aparecer durante diferentes puntos en el tiempo, formando parte de las oscilaciones de la selección dependiente de la frecuencia. Por lo que un muestreo prolongado podría permitir ver diferentes escenarios de infección fluctuando en el tiempo.

6.9.2 Monogéneos en zonas híbridas

Es muy común encontrar monogéneos como parásitos de peces. Los antecedentes de varios estudios han propuesto a este grupo de helmintos como una herramienta útil en el estudio del parasitismo relacionado a la hibridación, debido a que presentan una alta tasa de especificidad hospedera (Moulia, 1999). Tal como anteriormente se ha discutido, *Urocledoides vaginoclastrum* fue abundante en las zonas híbridas, dominando las

comunidades componentes hasta un 92% (Tabla 6) que se ve reflejado en el valor del índice de Simpson, ya que éste es sensible a las especies más abundantes (Magurran, 2004). Por lo que los monogéneos podrían ser considerados como un buen indicador de la interacción parásito-hospedero en los híbridos de *X. birchmanni* × *X. malinche*.

Con base en el conceso de varios estudios sobre parásitos en zonas híbridas de peces se ha observado que existen dos importantes factores generales que intervienen en la composición y estructura de las infra-poblaciones de monogéneos en estos sistemas: 1) la especificidad del parásito, y 2) la posición espacial de los híbridos con respecto a las especies parentales.

Los ectoparásitos con un ciclo de vida directo generalmente presentan una más alta especificidad hospedera que en comparación con los endoparásitos con ciclos de vida más complejos (Šimková *et al.*, 2013). Esta especificidad es el resultado de la co-evolución entre el hospedero y sus parásitos específicos, en la que la presencia de ciertas especies se delimita por barreras genéticas de los hospederos. Por lo que en una zona híbrida, se esperaría que los parásitos mantuvieran esta estricta especificidad a solo las especies parentales. Šimková *et al.* (2013) estudiando el efecto de la especificidad hospedera sobre la hibridación de dos interespecies (*Cyprinus carpio* y *Carassius gibelio*), ambas con especies parásitos especialistas, observaron que la especificidad de los monogéneos (*Dactylogyrus* spp.) no tiene una estricta co-adaptación, pues demostraron que los genotipos híbridos son susceptibles a especies de parásitos que exhiben alta especificidad en las especies parentales. Aunque los híbridos albergaron una mayor riqueza de especies de parásitos que las especies parentales, la abundancia de monogéneos fue menor en híbridos que en los genotipos puros. Tal como proponen los autores, estos patrones de infección sugieren que las poblaciones

naturales de híbridos albergando una más alta diversidad de especies que la de genotipos puros, funcionan como reservorios de especies de parásitos facilitando su dispersión.

En cuanto a la baja abundancia de parásitos en híbridos, Šimková *et al.* (2013) explicaron que este fenómeno podría deberse a factores fisiológicos específicos de los peces. Es conocido que los ectoparásitos, tal como los monogéneos, son sensibles a los estímulos químicos de la superficie de los hospederos (ej: mucosas; Buchmann y Lindenstrøm, 2002), favoreciendo o restringiendo la susceptibilidad a la infección. Considerando este punto, la composición química de las mucosas de las branquias en híbridos es realmente una mezcla de sustancias específicas de cada una de las especies parentales, por lo que las infecciones de parásitos especialistas están mediadas por el reconocimiento de los estímulos químicos específicos de su hospedero, pero restringidas por la presencia de los compuestos de la otra especie parental, explicando así la alta diversidad y baja abundancia de monogéneos en *C. carpio*×*C. gibelio*.

El segundo factor general influenciando la comunidad de parásitos de peces híbridos son las características ecológicas de los hospederos. Pues como se ha observado en varias zonas híbridas, la diferencia en la posición trófica y espacial de los peces juega un rol importante en la estructuración de las infra-poblaciones de parásitos. Por ejemplo, Dupont y Crivelli (1988) estudiando un complejo híbrido de *Rutilus rubilio*×*Alburnus alburnus* en un lago de Grecia, observaron que los híbridos mantenían una alta diversidad de especies de monogéneos (*Dactylogyrus* spp.), albergando las mismas especies especialistas de los hospederos parentales, pero la intensidad de cada infección variaba: las especies especialistas de *R. rubilio* eran más dominantes en los híbridos en contraste con las especies específicas de *A. alburnus*; patrón que encontró su explicación en la distribución espacial de los

hospederos. Los peces híbridos y *R. rubilio* ocupan el mismo hábitat costero, por lo que ambos peces están expuestos a las mismas especies de parásitos, pero no así con la especie pelágica de *A. alburnus* la cual solo frecuenta la costa del lago durante la época de desove.

Tal que los híbridos demostraron que el componente fisiológico de la especificidad hospedera se complementa con el componente ecológico de especificidad.

Debido a la baja diversidad de parásitos en las zonas híbridas, en este trabajo no fue posible detectar helmintos especialistas para cada especie parental que fuera comparable con los estudios anteriores mencionados. Sin embargo, es adecuado considerar que existe una influencia ecológica que delimita las comunidades de parásitos de *X. birchmanni* × *X. malinche*. Los híbridos habitan en simpatría con especies parentales, por lo que el contacto directo de los hospederos puede facilitar la infección de parásitos como los monogéneos.

También, factores ecológicos pueden estar asociados con la infección de *Rhabdochona xiphophori* en Tianguistengo, pues la presencia de este nemátodo podría ser un indicador que los peces no presentan una especialización alimenticia de acuerdo a su genotipo, este parásito mantiene un ciclo de vida indirecto, usando larvas de insectos acuáticos como su primer hospedero y los peces son infectados al consumir éstas larvas (Moravec, 2010).

A pesar de que los monogéneos infectando el complejo de *X. birchmanni* × *X. malinche* se identificaron como *Ur. vaginoclastrum*, y no mostraron diferencias morfológicas entre los genotipos de hospederos. Se recomienda el uso de técnicas moleculares para determinar si existe una diferencia genética entre los monogéneos infectando los distintos genotipos de hospederos.

Capítulo VII

7.1 Discusión y conclusiones generales

Aunque los peces dulceacuícolas son el grupo de vertebrados con mayor número de registros helmintológicos en México, aún existen muchas especies por examinar. Tal como lo argumentan, Pérez Ponce de León y Choudhury (2010) el inventario de parásitos de peces está lejos de llegar a la asymptota en la curva de acumulación, a pesar del extenso muestreo. Sin embargo, se observa una tendencia hacia la estabilización en casi todos los grupos taxonómicos de helmintos (excepto los monogéneos). Los autores proponen que esta información sea considerada para la planificación de trabajos futuros y para que los muestreos sean estratégicos, enfocándose en el inventario de parásitos de aquellas especies de peces que todavía no han sido examinadas y en los ríos en los que se carece de muestreo.

Una de las familias de peces que los autores consideran que ha recibido poca atención es Poeciliidae, cuyas especies se distribuyen en la vertiente del Golfo de México, mayormente en la cuenca del Río Pánuco en la que habitan varias especies endémicas. Así con la finalidad de contribuir con en el conocimiento de especies de helmintos en esta cuenca, el presente estudio se enfoca en dos especies de poecilidos (*Xiphophorus malinche* y *X. birchmanni*) y su híbrido de los cuales no se tenía ningún reporte, contribuyendo también al análisis de sus comunidades de parásitos.

Las comunidades de helmintos analizadas se componen de la siguiente manera: *X. malinche* alberga cinco especies: *Paracreptotrema rosenthali*, *Rhabdochona xiphophori*, *Bothriocephalusacheilognathi*, *Uvulifer* sp. y *Urocleidoides vaginoclastrum* (capítulo IV). Mientras que las comunidades de helmintos de *X. birchmanni* están compuesta por 10

especies, en su mayoría en estado larval: *Posthodiplostomum* sp., *Uvulifer* sp., *Centrocestus formosanus*, *Ascocotyle* sp., *Haplorchis pumilio*, Echinostomatidae gen. sp., *Urocleidoides vaginoclastrum*, *Gyrodactylus* sp., *Glossocercus auritus* y *Eustrongylides* sp. (capítulo V).

En los peces híbridos solo se reportaron tres especies: *R. xiphophori*, *Ur. vaginoclastrum* y *Uvulifer* sp. (capítulo VI). En cuanto a sus comunidades componente, la mayoría de las poblaciones de hospederos estas están altamente dominadas por el monogéneo *Urocleidoides vaginoclastrum*, exceptuando una población de *X. birchmanni* (Benito Juárez) que registro una alta abundancia de *Centrocestus formosanus*. Las infracomunidades resultaron ser pobres en número de especies de parásitos, infectándose con un promedio de dos especies de helminto por hospedero.

La composición y estructuración de las comunidades de parásitos de un particular lugar, está regulada por tres principales ejes: la biología propia del parásito (ej., virulencia, especificidad hospedera, ciclo de vida), del hospedero (ej.: vagilidad, migración, hábitos alimenticios) y las características ecológicas del hábitat (ej.: distancia, barreras geográficas, gradiente altitudinal), que determinarán la riqueza local de especies de parásitos y la ruta de su historia evolutiva.

De manera particular en las especies de hospederos de este trabajo, se observó que las comunidades de parásitos de *X. malinche*, *X. birchmanni* y su híbrido, están en gran parte influenciadas por la orografía de la zona. México es un país beta diverso gracias a sus características geográficas que permite la aislación de las biotas, sobre todo de los cuerpos de agua, que proveen de condiciones peculiares a cada sitio favoreciendo la diversificación de una helmintofauna única; es decir, facilitando los procesos de especiación entre hospederos y parásitos, resultando en la diferenciación de especies endémicas. Tal como se muestra en la helmintofauna de *X. malinche*, que mantiene una estricta distribución a las altitudes altas de

la cuenca del Río Pánuco (Culumber *et al.*, 2012) y que alberga a *Paracreptotrema rosenthali*, una nueva especie de digéneo que solo se reportó en una localidad (de las 6 poblaciones estudiadas). Al igual que, *Rhabdochona xiphophori* que solo se encontró infectando peces de *X. malinche* en este estudio. Aún más en la localidad de Malila, *R. xiphophori* y *P. rosenthali*, se encontraron en coinfección haciendo de esta localidad única. Aunque para evaluar la especificidad hospedera de estas especies, sería recomendable colectar peces de otras localidades y distintos afluentes a las estudiadas en este trabajo, información que también sería útil para futuras propuestas de conservación de las especies de peces.

Analizando las comunidades componente de *X. malinche*, *X. birchmanni* y su híbrido desde la perspectiva de su similitud con respecto a la distancia entre cada lugar. Varios estudios afirman que la distancia entre comunidades componente provee un buen predictor de similitud en la composición y riqueza de especies. Lo más cerca que está una de la otra, la más alta probabilidad de que alberguen las mismas especies de parásitos (Poulin, 2007). Las poblaciones de peces del presente forman parte de la misma cuenca hidrológica, pero pertenecientes a diferentes afluentes y tributarios, por lo que la composición de las comunidades de parásitos tienen una baja similitud ($J= 20\%$; Figura 7). Corroborando la predicción de Poulin (2007) que afirma que las poblaciones de hospederos que están físicamente aisladas una de la otra, se espera que desarrollen diferentes comunidades componente, que tienden a ser pobres en especies, debido a que no todas las especies de parásitos disponibles regionalmente alcanzan a llevar a cada población de hospederos.

La presencia de *Ur. vaginoclastrum* y *Uvulifer* sp. en todas las localidades, puede ser explicado por la influencia del comportamiento de los hospederos y de la especificidad de los parásitos. Así como lo menciona Poulin (2007) entre mayor sea la vagilidad de los

hospederos, los parásitos tienen mayor potencial de dispersarse, promoviendo la homogeneidad de comunidades componente en una región. Tal es el caso de *Uvulifer* sp. que tiene una baja especificidad hospedera y que han sido ampliamente dispersa en la cuenca del Río Pánuco, gracias a la movilidad de su hospedero definitivo. Con respecto a las infecciones de *Ur. vaginoclastrum*, es conocido que los helmintos mantienen una cercana asociación con ciertas familias de peces (especificidad hospedera) y su distribución corresponde con la de sus hospederos. Salgado-Maldonado *et al.* (2014) reportó que las infecciones de *Ur. vaginoclastrum* en *Pseudoxiphophorus bimaculata*, en varios afluentes de Veracruz, son abundantes en todas las comunidades componente analizadas, debido a que este monogéneo mantiene una especificidad hospedera con Poeciliidae, como ya se había propuesto por Mendoza-Palmero y Aguilar-Aguilar (2008). Así pues, la presencia de este monogéneo en todas las poblaciones estudiadas, podría explicarse debido a que otras especies de poecilíidos favorecen su dispersión a lo largo de la cuenca, donde estos peces son diversos.

En una perspectiva diferente considerando que existe una marcada diferencia entre la cantidad de especies en estado larval que infectan cada especie de hospedero, como se observó en una población de *X. birchmanni* que de las 10 especies ocho usan a los peces como segundo hospedero intermediario, las otras dos especies se encuentran en estado adulto, por lo que los peces son su hospedero definitivo. Los ciclos de vida de los helmintos parásitos tienen una significativa influencia en la composición de las comunidades, los parásitos usan otras especies de organismos como hospederos intermediarios, definitivos o paraténicos para completar sus ciclos de vida, y si algún eslabón en este ciclo no está presente, el parásito simplemente no podrá establecerse en ese hábitat. De manera general se observa que un ecosistema con una alta diversidad de comunidades de invertebrados de vida libre con potencial para ser hospederos intermediarios también mantendrá una alta variedad

de parásitos. Por lo que la presencia de los hospederos adecuados en un hábitat determinará la riqueza de helmintos (Poulin, 2007).

Blasco-Costa *et al.* (2013) realizó un estudio en el que evaluaron los niveles de infección de tres especies de digéneos a lo largo del gradiente longitudinal de un río, que usan las mismas especies de hospederos a lo largo del gradiente, infectando peces como hospedero definitivo e invertebrados como hospederos intermediarios. Los resultados mostraron que los peces que habitan las partes bajas del río tendían a presentar una más alta infección de digéneos que aquellos que se colectaron de las latitudes altas. Los autores explican que este fenómeno es el resultado de que la corriente unidireccional del río influye en la dinámica y distribución de hospederos intermediarios, los cuales tienden a mantener una mayor densidad en las partes bajas del río, debido a que la corriente arrastra de forma natural a éstos organismos, y a las condiciones químicas y físicas del agua favorece también su establecimiento (ej.: mayor densidad de compuestos orgánicos). En el presente estudio aunque no podemos concluir que el gradiente longitudinal de los ríos tenga un efecto en la abundancia de estadios larvales en una población de peces más que en otra, sin embargo esta es una premisa que debería de considerarse en futuros estudios analizando con más detalle la influencia de la distribución de los peces (parte alta y baja del río) con relación a su riqueza y abundancia de helmintos.

En conclusión, las comunidades de helmintos de *Xiphophorus malinche*, *X. birchmanni* y sus híbridos están estructuradas mayormente por estadios larvales de digéneos generalistas (*Centrocestus formosanus* y *Uvulifer sp.*) y dominadas por el monogéneo *Urocleidoides vaginoclastrum*, las infracomunidades son pobres en número de especies, pues en promedio dos especies de parásitos infectan un individuo. La estructura y composición de las comunidades tiene una alta influencia de la orografía del hábitat, la

distancia entre las localidades y la disponibilidad de hospederos, tanto intermediarios como definitivos.

Literatura citada

- Agosta, S. J., J. Niklas y D. R. Brooks. 2010. How specialists can be generalists: resolving the “parasite paradox” and implications for emerging infectious disease. *Zoologia* 27:151–162.
- Aguilar, J. M. y W. J. Boecklen. 1992. Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* × *Quercus gambelii* species complex. *Oikos* 64:498-504.
- Bautista-Hernández, C. E. 2010. Helmintos parásitos de *Xiphophorus malinche* (Rauchenberger, Kallman y Morizot, 1990), *X. birchmanni* (Lechner y Radda, 1987) y su híbrido en la Huasteca Hidalguense. Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación. Universidad Autonómica del Estado de Hidalgo. 107 p.
- Bautista-Hernández, C. E., J. Violante-González, S. Monks y G. Pulido-Flores. 2014. Comunidades de helmintos de *Xiphophorus malinche* (Pisces: Poeciliidae), especie dulceacuícola endémica del río Pánuco, Hidalgo, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 85:838-844.
- Bautista-Hernández, C. E., S. Monks, G. Pulido-Flores y A. E. Rodríguez-Ibarra. (en prensa). Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología, y su aplicación en estudios de caso. En: Pulido-Flores, G, S. Monks y M. López-Herrera (eds.) *Estudios en Biodiversidad*. Vol. I.
- Bautista-Hernández, C. E., S. Monks, G. Pulido-Flores y R. Miranda. 2015. A new species of *Paracreptotrema* (Digenea, Plagiorchiformes, Allocreadiidae) infecting two species of poeciliids in Río Malila of the Río Pánuco basin, Hidalgo, México, with a key to the species of the genus. *ZooKeys* 482:55.
- Blasco-Costa, I., A. V. Koehler, A. Martin y R. Poulin. 2013. Upstream-downstream gradient in infection levels by fish parasites: a common river pattern?. *Parasitology* 140:266-274.
- Boecklen, W. J. y R. Spellenberg. 1990. Structure of herbivore communities in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones. *Oecologia* 85:92-100.

- Buchmann, K. y T. Lindenstrøm. 2002. Interactions between monogenean parasites and their fish hosts. International Journal for Parasitology 32:309-319.
- Christensen, K. M., T. G. Whitham y P. Keim. 1995. Herbivory and tree mortality across a pinyon pine hybrid zone. Oecologia 101:29-36.
- Cloutman, D. G. 1988. *Dactylogyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) from seven species of *Notropis* (Pisces: Cyprinidae) from the Tennessee River drainage: Descriptions of four new species and remarks on host relationships. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 55:214-223.
- Cui, R., M. Schumer, K. Kruesi, R. Walter, P. Andolfatto y G. G. Rosenthal. 2013. Phylogenomics reveals extensive reticulate evolution in *Xiphophorus* fishes. Evolution 67:2166-2179.
- Culumber, Z. W., D. B. Shepard, S. W. Coleman, G. G. Rosenthal y M. Tobler. 2012. Physiological adaptation along environmental gradients and replicated hybrid zone structure in swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). Journal of Evolutionary Biology 25:1800-1814.
- Culumber, Z. W., H. S. Fisher, M. Tobler, M. Mateos, P. H. Barber, M. D. Sorenson y G. G. Rosenthal. 2011. Replicated hybrid zones of *Xiphophorus* swordtails along an elevational gradient. Molecular ecology 20:342-356.
- Culumber, Z. W., Ochoa O. M. y G. G. Rosenthal. 2014. Assortative mating and the maintenance of population structure in a natural hybrid zone. American Naturalist 184:225-232.
- de la Vega-Salazar, M. Y. 2003. Situación de los peces dulceacuícolas en México. Ciencias 72:20-30.
- Dupont, F. y A. J. Crivelli. 1988. Do parasites confer a disadvantage to hybrids? A case study of *Alburnus alburnus*×*Rutilus rubilio*, a natural hybrid of Lake Mikri Prespa, Northern Greece. Oecologia 75:587-592.
- El Gharbi, S., F. Renaud y A. Lambert. 1992. Dactylogyrids (Platyhelminthes: Monogenea) of *Barbus* spp. (Teleostei, Cyprinidae) from the Iberian Peninsula. Research and Review in Parasitology 52:103-116.
- Fisher, H. S. y G. G. Rosenthal. 2007. Male swordtails court with an audience in mind. Biology Letters 3:5-7.

- Fritz, R. S., C. Moulia y G. Newcombe. 1999. Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens, and parasites. Annual Review of Ecology and Systematics 30:565-591.
- Garrido-Olvera, L., H. T. Arita, y G. Pérez-Ponce de León. 2012. The influence of host ecology and biogeography on the helminth species richness of freshwater fishes in Mexico. Parasitology 139:1652-1665.
- Jogunoori, W., D. C. Kritsky y J. Venkatanarasaiah. 2004. Neotropical Monogenoidea. 46. Three new species from the gills of introduced aquarium fishes in India, the proposal of *Heterotylus* n.g. and *Diaphorocleidus* n.g., and the reassignment of some previously described species of *Urocleidoides* Mizelle & Price, 1964 (Polyonchoinea: Dactylogyridae). Systematic Parasitology 58:115-124.
- Johnson, J. B., D. C. Macedo, C. N. Passow y G. G. Rosenthal. 2014. Sexual ornaments, body morphology, and swimming performance in naturally hybridizing swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*) PLoS ONE 9:e109025
- Le Brun, N. 1989. Spécificité des relations hôtes-parasites: le modèle Cyprinidae-*Diplozoon*. Bulletin d' Ecologie 20:86-88.
- Luque, J. L. 2008. Parásitos: ¿Componentes ocultos de la Biodiversidad? Biologist 6:5-6.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing Company, Malden, Mass. 256 p.
- Martínez-Aquino, A. y R. Aguilar-Aguilar. 2008. Helminth parasites of the pupfish *Cyprinodon meeki* (Pisces: Cyprinodontiformes), an endemic freshwater fish from North-Central Mexico. Helminthologia 45:48-51.
- Martínez-Aquino, A., D. I. Hernández-Mena, R. Pérez-Rodríguez, R. Aguilar-Aguilar y G. Pérez-Ponce de León. 2011. Endohelminth parasites of the freshwater fish *Zoogoneticus purhepechus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from two springs in the Lower Lerma River, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:1132-1137.
- Mendoza-Palmero, C. A. y R. Aguilar-Aguilar. 2008. Record of *Urocleidoides vaginoclastrum* Jogunoori, Kritsky and Venkatanarasaiah, 2004 (Monogenea: Dactylogyridae) from a freshwater fish in Mexico. Parasitology research 103:1235-1236.

- Monks, S., V. R. Zárate-Ramírez, y G. Pulido-Flores. 2005. Helminths of freshwater fishes from the Metztitlán Canyon Reserve of the Biosphere, Hidalgo, Mexico. Comparative Parasitology 72:212-219.
- Moravec, F. 2010. Some aspects of the taxonomy, biology, possible evolution and biogeography of nematodes of the spirurine genus *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Rhabdochonidae, Thelazioidea). Acta Parasitologica 55: 144-160.
- Moulia, C. 1999. Parasitism of plant and animal hybrids: are facts and fates the same? Ecology 80:392-396.
- Moulia, C., N. Le Brun, C. Loubes, R. Marin y F. Renaud. 1995. Hybrid vigour against parasites in interspecific crosses between two mice species. Heredity 74:48-52.
- Nybelin, O. 1937. Kleine beiträge zur kenntnis der Dactylogyren. Arkiv foer zoologi 16:1-29.
- Paczolt, K. A., C. N. Passow, P. J. Delclos, H. K. Kindsvater, A. G. Jones y G. G. Rosenthal. 2015. Multiple Mating and Reproductive Skew in Parental and Introgressed Females of the Live-Bearing Fish *Xiphophorus birchmanni*. Journal of Heredity 106:57-66.
- Pérez Ponce de León, G. y A. Choudhury. 2010. Parasite inventories and DNA-based taxonomy: Lessons from helminths of freshwater fishes in a megadiverse country. Journal of Parasitology 96:236–244.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfias. 2011. Describing parasite biodiversity: The case of the helminth fauna of wildlife vertebrates in Mexico. En: Grill, O. y V. Gianfranco (eds.) Changing Diversity in Changing Environment. In Tech. pp. 33-54.
- Poulin, R. 2007. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton University Press, New Jersey, E.U.A. 332 p.
- Poulin, R. y S. Morand. 2004. Parasite Biodiversity. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. E.U.A. 216 p.
- Rosenthal, G., X. de la Rosa Reina, S. Kazianis, M. Stephens, D. C. Morizot, M. Ryan y F. García de León. 2003. Dissolution of sexual signal complexes in a hybrid zone between the swordtails *Xiphophorus birchmanni* and *Xiphophorus malinche* (Poeciliidae). Copeia 2003:299-307.

- Sage, R. D., D. Heyneman, K-C. Lim y A. C. Wilson. 1986. Wormy mice in a hybrid zone. *Nature* 324:60-63.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R. F. Pineda-López, J. M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva. 2004. Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco River Basin, East Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71:190-202.
- Salgado-Maldonado, G., M. T. Novelo-Turcotte, G. Vázquez, J. M. Caspeta-Mandujano, B. Quiroz-Martínez y M. Favila. 2014. The communities of helminth parasites of *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) from the upper Río La Antigua basin, east-central Mexico show a predictable structure. *Parasitology* 141:970-980.
- Santacruz-Vázquez, A. O. 2013. Análisis de comunidades de peces y parásitos en la cuenca del Pánuco: Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro. 100 p.
- Šimková, A., M. Dávidová, I. Papoušek y L. Vetešník. 2013. Does interspecies hybridization affect the host specificity of parasites in cyprinid fish?. *Parasites & vectors* 6:95.
- Tovar-Sánchez, E. y K. Oyama. 2006. Community structure of canopy arthropods associated to *Quercus crassifolia*×*Quercus crassipes* complex. *Oikos* 112:370-381.
- Urquiza, S. J. y J. J. Rosales. 2000. Las cuencas hidrológicas y la cultura. Consejo de la cuenca del Río Pánuco. Santiago de Querétaro. 16 p.
- Verzijden, M. N., Z. W. Culumber y G. G. Rosenthal. 2012. Opposite effects of learning cause asymmetric mate preferences in hybridizing species. *Behavioral Ecology* 23:1133-1139.
- Wolinska, J., C. M. Lively y P. Spaak. 2008. Parasites in hybridizing communities: the Red Queen again? *Trends in Parasitology* 24:121-126.
- Wong, B. B. y G. G. Rosenthal. 2006. Female disdain for swords in a swordtail fish. *The American naturalist* 167:136-140.
- Wong, B. B., H. S. Fisher y G. G. Rosenthal. 2005. Species recognition by male swordtails via chemical cues. *Behavioral Ecology* 16:818-822.