



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACIÓN TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES DE HELMINTOS DE LA
PALOMETA *Trachinotus rhodopus* GILL, 1863 (PISCES: CARANGIDAE)
EN PUERTO ÁNGEL, OAXACA, MÉXICO

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biól. Karla Gisela Martínez Flores

DIRECTOR

Dr. J. Rolando Bastida Zavala

CO-DIRECTOR

Dr. Alejandro Ocegüera Figueroa

Puerto Ángel, Oaxaca, México

Julio, 2021

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias en Ecología Marina de la Universidad del Mar (UMAR) por concederme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca otorgada.

A los proyectos “Diversidad y filogenia de especies del género *Diestecostoma*, sanguijuelas terrestres de México”, del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación (PAPIIT-IN213520), y “Especificidad hospedatoria de helmintos de anuros y lagartijas del occidente de México”. CONACYT 220408 a cargo del Dr. Alejandro Ocegüera Figueroa, por el financiamiento para la elaboración de este proyecto.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, M. en C. Andrea Jiménez Marín, y a la Biól, Ofelia Delgado del Laboratorio Nacional de la Biodiversidad LANABIO-IB, UNAM por su contribución y orientación en el trabajo de microscopía electrónica de barrido y biología molecular.

Al Dr. Alejandro Ocegüera-Figueroa por su confianza e interés en la realización de este proyecto, por su apoyo absoluto y admirables enseñanzas académicas y de vida que me permitieron concluir este proyecto. Muchas gracias.

Al M. en C. Luis García Prieto por su admirable asesoramiento y orientación en la taxonomía y ecología de parásitos.

Al Dr. J. Rolando Bastida-Zavala por su apreciada asistencia en el posgrado y valiosas sugerencias que enriquecieron este proyecto.

Al Dr. Francisco Benítez-Villalobos por formar parte de mi comité tutorial.

Agradecimientos a título personal

Al M. en C. Gerardo Torres y M. en C. Nancy Bárcenas por compartir su experiencia y conocimientos en los análisis filogenéticos y el estudio de la ecología de parásitos.

A los M. en C. Gerardo Torres, M. en C. Yanet Vázquez, M. en C. Atziri García, Biól. Mar. Fernando Ruiz, Biól. Jonathan Granillo y al P. de Biól. Mauricio Cruz por su asistencia en el trabajo de campo.

A los pescadores de Puerto Ángel quiénes hicieron posible mi proyecto.

A M. en C. Gerardo Torres y M. en C. Omar Lagunas por sus acertados comentarios que nutrieron este trabajo.

A mis compañeros y entrañables amigos de la CNHE Gerardo, Jossué, Nancy, Berenice, Yanet, Ana y David por su energía, entusiasmo y consejos académicos y de vida; pero sobre todo por las maravillosas aventuras y su aliento cuando me encontraba perdida.

Al Leech lab Uriel, Víctor, Gerardo, Fernando, Andrés, Omar y Mauricio por compartir sonrisas, cervezas, consejos y mucho amor a la ciencia. Ustedes me inspiran.

Al Dr. Alejandro (Alex) a quién respeto y admiro profundamente como investigador y persona, por confiar cuando perdí toda esperanza y por brindarme la posibilidad de seguir en este camino de la biología que tanto amo. Gracias por inspirarme académicamente, por ser mi mentor y mi salvavidas, por tu paciencia y maravillosos consejos. No lo hubiera logrado sin ti.

A Josué López y Nallely Ruiz por su valiosa amistad, ustedes me han enseñado a ser valiente.

A mis amigos de posgrado Cheko, Maggie y Luis por su compañía e interminables sonrisas en la playa.

A Gen, mi amiga por 10 años, quién me acompañó en el inicio de esta aventura en la biología, y hoy su mágico recuerdo me inspira a continuar. Algún día nos reencontraremos bonita.

A Kimani mi compañera de aventuras, por su energía y carisma único, por estar, por recordarme mi esencia, hoy eres uno de mis grandes motores. Te quiero montones chamaquita.

A la danza africana que me salvo una y mil veces, por mostrarme cuánta vida y energía llevo dentro, por enseñarme y hacerme consciente de mis muchas capacidades, y mostrarme que la vida no tiene límites.

A Luis José (mi infinito), por las enseñanzas de vida, por creer en mí y por estar a pesar de todo.

A la familia Flores-Cedillo por mostrarme el valor del trabajo, por su apoyo en mis locuras, por impulsarme a crecer como persona y académicamente. Gracias por tanta nobleza y amor, por enseñarme a ser valiente y salir adelante pese a las tormentas. Los amo con todo mi corazón.

A mis padres, mis dos grandes cimientos, por sus consejos de vida y entrega, por enseñarme todo lo que soy ahora, por permitirme ser. No olvido sus consejos, siempre los llevo conmigo, son mi gran tesoro. Mis logros son suyos. Gracias por tanto.

A mis hermanas, que pese a las dificultades siempre me han brindado su apoyo incondicional, y me inspiran a seguir siempre adelante con mis locuras. Las quiero.

Contenido

Resumen.....	vii
Abstract	viii
Introducción	1
Ecología de parásitos	3
Poblaciones de parásitos.....	4
Comunidades de parásitos.....	5
Antecedentes	7
Ictiofauna del estado de Oaxaca.....	7
Registro helmintológico en la ictiofauna marina del estado de Oaxaca.....	8
Comunidades de helmintos a escala temporal en peces marinos	11
Comunidades de helmintos en peces marinos del Pacífico mexicano	12
Justificación.....	15
Objetivos	16
Objetivo general.....	16
Objetivos particulares	16
Material y métodos	17
Área de estudio.....	17
Recolecta de ejemplares, registro y revisión parasitaria.....	18
Identificación taxonómica: tinción, montaje y aclaramiento	19
Microscopía electrónica de barrido	20
Análisis molecular.....	20
Análisis filogenéticos	22
Análisis ecológico	23
Resultados	26
Material helmintológico.....	26
Registro helmintológico.....	26
Identificación taxonómica de los parásitos.....	27
<i>Aponurus laguncula</i>	28
<i>Gonocercella pacifica</i>	34
<i>Opechona pharyngodactyla</i>	36
<i>Monascus filiformis</i>	41

<i>Pyragraphorus hollisae</i>	46
<i>Pseudobicotylophora lopezochoterenai</i>	51
<i>Acanthobothrium</i>	56
<i>Rhadinorhynchus sp.</i>	61
<i>Anisakis typica</i>	66
Caracterización de las infecciones.....	71
Estructura de las comunidades.....	76
Infracomunidades.....	76
Componentes de comunidad	78
Discusión.....	82
Registro helmintológico.....	82
Sistemática filogenética	87
Infecciones de helmintos.....	88
Infracomunidades	93
Componentes de comunidad	95
Conclusiones.....	98
Referencias.....	100
Anexos.....	118
Anexo I. Técnicas de tinción de helmintos	118
Anexo II. Extracción de ADN	120
Anexo III. Programas de PCR	121
Anexo IV. Números de acceso de GenBank	122

Resumen

El estudio de las comunidades de helmintos posibilita la determinación de la estructura y comportamiento de una población de hospederos. La riqueza y composición de la helmintofauna varía bajo una serie de factores bióticos y abióticos que podrían resultar en la formación de patrones. En este caso, los peces resultan un modelo de estudio adecuado, ya que su recolecta y disponibilidad permiten la obtención de réplicas para evaluar diferentes variables. El objetivo de este trabajo fue examinar los parámetros de infección y los atributos de las comunidades de los helmintos en *Trachinotus rhodopus* para determinar su variación a lo largo de un año. Las muestras de *T. rhodopus* se obtuvieron mediante la pesca local en Puerto Ángel, Oaxaca, en cinco temporadas. Los ejemplares fueron examinados para la extracción de los parásitos. Los helmintos fueron aislados, contados y fijados para su identificación morfológica y molecular. La variación de las comunidades se evaluó con pruebas paramétricas y no paramétricas. Se registraron nueve especies de helmintos en *T. rhodopus*, dos en estado larvario y el resto en estado adulto. Todas las especies representan nuevos registros para la localidad, y seis especies son nuevos registros para el estado de Oaxaca, mientras que *Monascus filiformis*, *Acanthobothrium* sp. y *Anisakis typica* representan nuevos registros en *T. rhodopus*, el cual se considera como hospedero definitivo para la mayoría de las especies de helmintos registradas en este trabajo. La mayoría de las infecciones en *T. rhodopus* se consideran entéricas y variaron significativamente por temporadas y especie de helminto. Las comunidades son cualitativamente homogéneas y cuantitativamente heterogéneas, independientemente de los atributos del hospedero, y se comportan de forma similar. Este es el primer trabajo para *T. rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, y se reconoce el potencial del trematodo *Aponurus laguncula* como indicador de cambios ambientales.

Palabras clave: Componente de comunidad, infracomunidad, marcadores biológicos, parásitos, peces.

Abstract

The study of helminth communities allows the determination of the structure and behavior of host populations. Helminth richness and composition changes in relation with biotic and abiotic factors that could result in the generation of patterns. In this case, fishes are considered an adequate model due to obtention samples and their availability allow replicates and evaluate the effect of different variables. The objective of this work was to examine the infection parameters and the attributes of the helminth communities of *Trachinotus rhodopus* and their variation along one year. Samples of *T. rhodopus* were obtained from local fishermen in Puerto Ángel, Oaxaca, during five sampling periods. The specimens were examined for parasites. The helminths were isolated, counted and fixed for their morphological and molecular identification. Variation of the communities was evaluated with parametric and non-parametric tests. Nine species of helminths were recorded in *T. rhodopus*, two in larval stage and the rest as adults. All species represent new records for Puerto Ángel, and six species are new records for the state of Oaxaca, while *Monascus filiformis*, *Acanthobothrium* sp. and *Anisakis typica*, represent new records for *T. rhodopus*, which is considered a definitive host for most of the helminth species recorded in this work. Most of the infections in *T. rhodopus* are considered enteric and varied significantly throughout periods. The communities were qualitatively homogeneous and quantitatively heterogeneous, regardless of host attributes and behaved in similar ways. This is the first study of this kind for *T. rhodopus* in Puerto Ángel, finally, and the potential of the trematode *Aponurus laguncula* as an indicator of environmental changes is recognized.

Keywords: Biological markers, community component, fishes, infracommunities, parasites.

Introducción

De las asociaciones biológicas, la simbiosis es una de las formas más extendidas en la naturaleza, ya que incluye diversos tipos de interacciones entre especies, las cuales se delimitan tanto por las características de la transferencia de energía (o redes tróficas), como por el grado de daño al hospedero, derivándose así cuatro categorías (Fig. 1): foresis, comensalismo, explotación y mutualismo (Leung & Poulin 2008, Goater *et al.* 2014). El caso particular de la explotación se subdivide de acuerdo con el número de hospederos implicados y a la supervivencia de estos; aquí se incluye al parasitismo (Leung & Poulin 2008).

El parasitismo es una de las relaciones simbióticas más exitosas que se conocen en la naturaleza, y se ha estimado que al menos un 50% del total de especies son parásitas (Bush *et al.* 2001, Brooks & Hoberg 2006). Un parásito se caracteriza por depender metabólicamente de su hospedero que, por definición es un individuo de otra especie. El parásito presenta características morfológicas y fisiológicas que le permiten vivir dentro o sobre su hospedero, pudiendo o no influir en la disminución de su adecuación o éxito reproductivo (Bush *et al.* 2001, Leung & Poulin 2008).

El grupo de parásitos más estudiado son los helmintos y a la fecha se han descrito aproximadamente 30,000 especies (Bush *et al.* 2001, Goater *et al.* 2014, Brusca *et al.* 2016). En un sentido general, el término helminto se refiere a los organismos que tienen cuerpo vermiforme (o en forma de gusano) y una forma de vida parásita (Hugot *et al.* 2001, Goater *et al.* 2014), y pueden vivir dentro o fuera de una variedad de organismos, principalmente en animales vertebrados e invertebrados (Goater *et al.* 2014, Morrison 2015).

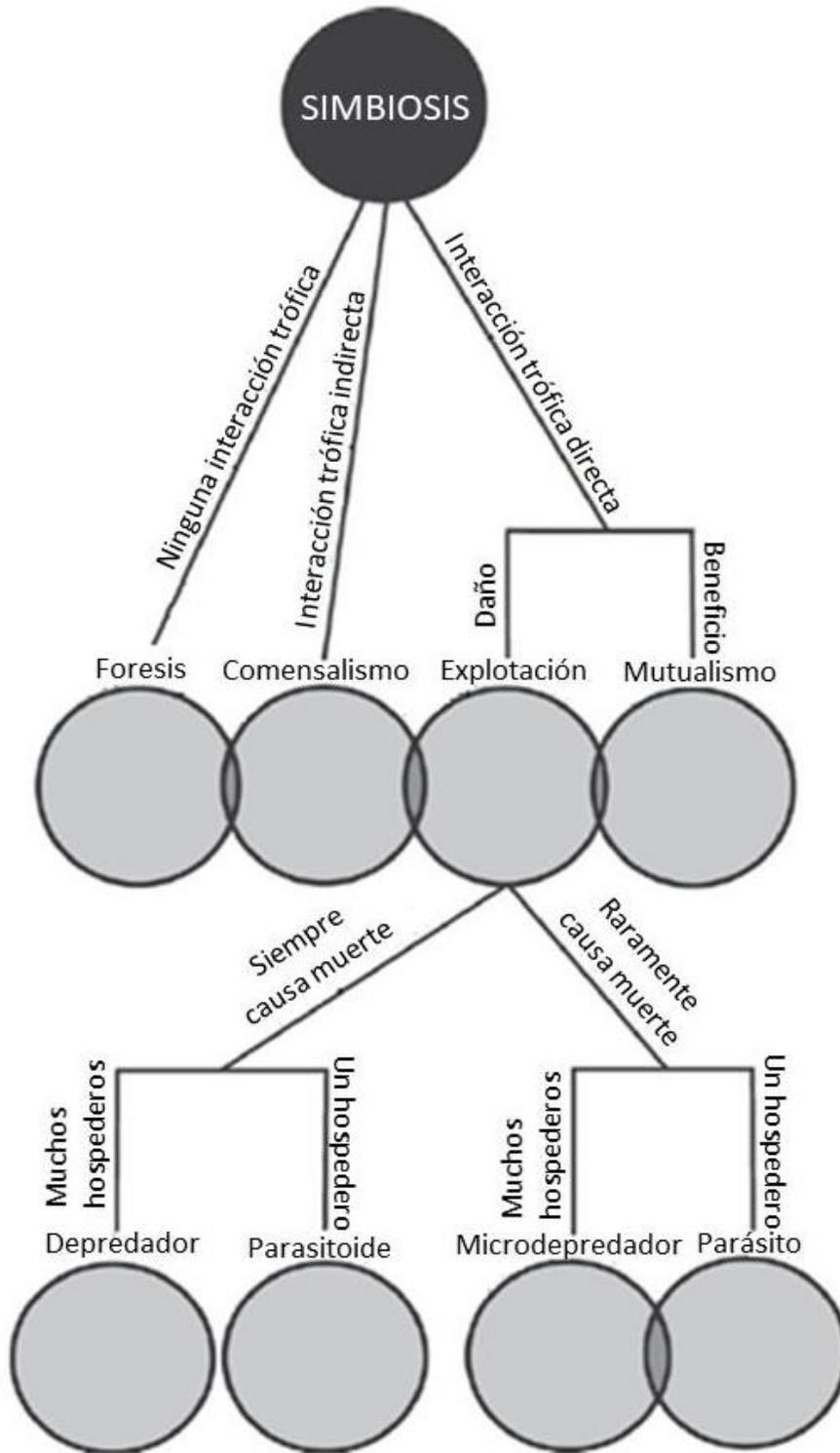


Figura. 1. Tipos de simbiosis (tomado de Goater *et al.* 2014).

Los helmintos forman un grupo polifilético altamente especializado para la vida parasitaria y con distribución cosmopolita. Las especies de helmintos se agrupan en cuatro taxones: Platyhelminthes Minot, 1876, o gusanos planos, Nematoda Rudolphi, 1808, o gusanos redondos, Acanthocephala Redi, 1684, o gusanos de cabeza espinosa, y Annelida Lamarck, 1809, o gusanos anillados, en cuya subclase Hirudinea se encuentran las sanguijuelas (Roberts & Janovy 2005). La mayoría de los helmintos son endoparásitos, con excepción de Monogenea (Platyhelminthes) e Hirudinea (Annelida), que son ectoparásitos de peces y anfibios los primeros, y en todos los grupos de vertebrados los segundos (Schmidt & Roberts 1977, Pérez-Ponce de León & García-Prieto 2001, Goater *et al.* 2014).

La mayoría de los trabajos que se han realizado sobre helmintos son de carácter descriptivo, es decir, taxonómicos, de registros geográficos o de hospederos, o bien, en los helmintos de importancia médica y veterinaria, sobre aspectos clínicos, dejando de lado a los trabajos sobre la dinámica ecológica de parásitos (Esch *et al.* 1990, Filion *et al.* 2020, Timi & Poulin 2020). Los estudios sobre ecología de parásitos se han centrado en la caracterización de la estructura de las comunidades de helmintos, así como en los factores que intervienen para dar forma a las comunidades, con el fin de encontrar patrones espaciales o temporales (Holmes & Price 1986).

Ecología de parásitos

El estudio de las poblaciones y comunidades de parásitos no son diferentes a los de otros grupos de organismos de vida libre (Bush *et al.* 1997); sin embargo, dada la complejidad de sus ciclos de vida en los que pueden intervenir uno o más hospederos, algunos conceptos y parámetros han sido adecuados para una mejor descripción de los atributos ecológicos de las especies parásitas (Bush *et al.* 1997, Goater *et al.* 2014).

Poblaciones de parásitos

En ecología de organismos de vida libre y parásitos, una población se define de forma similar; sin embargo, en el caso de las poblaciones de los parásitos, el ciclo de vida incluye a los diferentes hábitats que puede ocupar una sola población, además de los múltiples hospederos que pueden parasitar a lo largo de su ciclo de vida (Wisnivesky 2003, Goater *et al.* 2014), lo que significa que las poblaciones de parásitos se encuentran dispersas tanto en subgrupos como en los individuos hospederos de una población (Poulin 1997).

Esch *et al.* (1975) y Bush *et al.* (1997) reconocieron tres niveles jerárquicos dentro de las poblaciones de parásitos:

- Infrapoblación: Comprende a todos los individuos parásitos de una sola especie presentes en un hospedero individual.
- Suprapoblación: Incluye a todos los individuos de una sola especie de parásito, en todas las etapas de desarrollo en una muestra de hospederos.
- Componente de población: Se refiere a todas la infrapoblaciones de una especie de parásito en un lugar (hospedero o ambiente, incluyendo fases de vida libre).

Todas las poblaciones de organismos se pueden caracterizar por medio de parámetros que las definen dentro de un contexto ecológico (Esch *et al.* 1990, Bush *et al.* 1997, Goater *et al.* 2014, Poulin 2019). A continuación, se describen los parámetros que comúnmente son utilizados para describir a las poblaciones de parásitos:

- Prevalencia: Porcentaje de hospederos de una sola especie infectados por una especie de parásito.
- Abundancia promedio: Es el número promedio de individuos de una sola especie de parásito en una muestra de hospederos (incluyendo a los hospederos infectados y no infectados).
- Intensidad promedio: Número promedio de individuos parásitos de una especie encontrados únicamente en los hospederos infectados.

Comunidades de parásitos

Las comunidades de parásitos, al igual que las comunidades de organismos de vida libre, se componen de diferentes poblaciones de especies que existen en la misma unidad de tiempo y espacio (Bush *et al.* 1997). No obstante, dentro de la ecología de parásitos el término “comunidad” se utiliza operativamente dado que se manejan subconjuntos de especies de parásitos de un conjunto extenso, dado que, en algunas especies de hospederos, algunas especies de la fauna parasitaria no coexisten en la misma población hospedadora; por lo que las parasitofaunas (o faunas parásitas) se consideran ensambles artificiales (Poulin 1997). De esta manera, por definición, son el conjunto de subconjuntos de especies de parásitos que explotan una especie de hospedero en todo su ámbito geográfico. En los trabajos de Bush & Holmes (1986a, 1986b) y Holmes & Price (1986) se propusieron diferentes niveles jerárquicos de estudio de las comunidades:

- Infracomunidad: Estructurada por todas la infrapoblaciones de parásitos presentes en un hospedero.
- Componente de comunidad: Incluye a todas las infracomunidades presentes en una muestra de hospederos.
- Comunidad compuesta: Contiene a todas las especies de parásitos en todas sus etapas de desarrollo, en todos sus hospederos intermediarios y definitivos, así como sus fases de vida libre distribuidas en un ecosistema.

Al igual que las poblaciones de parásitos, las comunidades también presentan una serie de atributos que permiten caracterizar su estructura y comportamiento en una población de hospederos (Magurran 1988, Hatcher 2011). A continuación, se definen los principales descriptores a nivel comunidad:

- Diversidad: Describe la composición de una comunidad en cuanto a la riqueza y abundancia relativa de especies.
- Abundancia: Número total de individuos parásitos de todas las especies encontradas en una muestra de hospederos.
- Riqueza: Número total de especies de parásitos encontradas.

- Equidad: Medida de la homogeneidad entre el número de individuos parásitos con los que contribuye cada una de las especies al número total de individuos de la comunidad.
- Dominancia: Determina a la especie parásita con mayor número de individuos en la comunidad.

Componente de comunidad

Al conjunto de especies de parásitos que explotan una población de hospederos en un punto en el tiempo se le conoce como componente de comunidad, el cual está directamente asociado con las parasitofaunas que han sido intensamente estudiadas en múltiples especies de hospederos; sin embargo, los procesos que determinan la riqueza y composición de las parasitofaunas han recibido poca atención (Poulin 1997). Algunos estudios proponen una serie de factores, tanto bióticos como abióticos, que podrían influir en la variación de la riqueza y estructura de los componentes de comunidad de los parásitos, y que podrían resultar en la formación de patrones que permitan inferir su composición (Vázquez *et al.* 2005, Poulin 2007).

La riqueza y estructura del componente de comunidad se ha examinado principalmente a partir de las características biológicas del hospedero. Por ejemplo, en peces de agua dulce se ha observado que la dieta es un factor de gran importancia para la estructura y riqueza del componente de comunidad, así como la vagilidad lo es para los peces marinos (Kennedy *et al.* 1986, Poulin 1997). Algunas otras características como el peso, tamaño corporal, la tasa de mortalidad y ámbitos de distribución de los hospederos, también han sido incluidos como predictores potenciales de la riqueza de especies de parásitos (Poulin 1997). No obstante, a pesar de que en muchos estudios se han encontrado relaciones estadísticamente significativas entre las variables ecológicas y la riqueza de los componentes de comunidad, en otros tantos trabajos sucede lo contrario, por lo que la identificación de patrones es una tarea ardua (Poulin 1997, 2007).

Se ha determinado que diversas características biológicas de los hospederos son propias de cada especie hospedante, y que estas influyen de manera diferencial sobre la riqueza y estructura de los componentes de comunidad de los parásitos,

por lo que los patrones que podrían definir la estructura de las comunidades no son aleatorios, debido a que se presentan sólo en algunas especies de hospedero, o en algunas poblaciones de dichas especies de hospedero o durante periodos cortos (Poulin 2007).

Antecedentes

Ictiofauna del estado de Oaxaca

El estado de Oaxaca se caracteriza por su alta diversidad biológica, la cual se atribuye principalmente a su compleja topografía e historia geológica (Centeno-García 2004, Ortiz-Pérez *et al.* 2004); sin embargo, el estado del conocimiento del ambiente marino cuenta con pocos estudios en donde se ha contabilizado su biodiversidad (Bastida-Zavala *et al.* 2013, Del Moral-Flores *et al.* 2017), aunque existen regiones bien caracterizadas como el Golfo de Tehuantepec y aquellas donde se encuentran arrecifes coralinos como Huatulco (Tapia-García *et al.* 1994, López-Chávez *et al.* 2012, López-Pérez *et al.* 2013, 2014).

Del Moral-Flores *et al.* (2017) indican que la ictiofauna marina de Oaxaca está representada por 487 especies que se encuentran agrupadas en 284 géneros, 108 familias, 36 órdenes y dos clases; mientras que las familias Sciaenidae y Carangidae presentan la mayor riqueza específica para la zona, con 30 y 28 especies, respectivamente. Aunque aún faltan estudios que contemplen a los diversos ambientes del litoral oaxaqueño, como las playas rocosas, lagunas costeras, áreas de manglar y zonas de surgencias; además de considerar a las zonas pelágicas lejanas a la costa y aguas de profundidad.

De acuerdo con los registros, la riqueza de la ictiofauna marina de Oaxaca es mayor a la registrada en otros estados del Pacífico mexicano como Jalisco, Colima y Michoacán, donde se conocen poco más de 300 especies para cada uno (Lucano-Ramírez *et al.* 2001, Castro-Aguirre *et al.* 2006). No obstante, la diversidad de la ictiofauna del estado de Oaxaca, comprende además de las 487 especies marinas, a las 129 especies epicontinentales, obteniendo un registro de aproximadamente 600 especies (Del Moral-Flores *et al.* 2017).

Registro helmintológico en la ictiofauna marina del estado de Oaxaca

En las bases de datos de la Colección Nacional de Helmintos (CNHE), del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, se tienen registradas 72 especies de helmintos para las costas de Oaxaca, que se agrupan en seis taxones: Trematoda (32), Monogenea (22), Nematoda (8), Hirudinea (6), Acanthocephala (3), y Cestoda (1); presentes en 34 especies de peces marinos, incluidas en 18 familias, siendo Carangidae la mejor representada como familia hospedera (Tabla 1, Fig. 2).

Tabla 1. Registro de helmintos para peces marinos de la costa del estado de Oaxaca.

Especie de helminto	Familia del hospedero	Especie del hospedero	Referencias
Trematoda			
<i>Anacetabulum</i> sp.	Scombridae	<i>Scomveromorus sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Bianium plicatum</i>	Tetraodontidae	<i>Spherooides annulatus</i>	Manter (1940)
<i>Bucephalus varicus</i>	Carangidae	<i>Caranx caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Cainocreadium lariosi</i>	Epinephelidae	ND	Caballero y Caballero (1946)
Didymozoidae	Carangidae	<i>C. caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Didymocilindrus</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Didymocystis</i> sp.		<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Didymozone</i> sp.		<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Dinurus scombri</i>	Carangidae	<i>Caranx hippos</i>	León-Regàgnon <i>et al.</i> (1997)
	Nematistiidae	<i>Nematistius pectoralis</i>	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (2007)
<i>Ectenurus virgulus</i>	Carangidae	<i>C. caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Glomeritrema</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Gonocercella pacifica</i>		<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Hamacreadium mutabile</i>	Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>	Lamothe-Argumedo (1969b)
<i>Homalometron</i> sp.	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (2007)
<i>Homalometron mexicanum</i>	Labrisomidae	<i>Labrisomus xanti</i>	Manter (1937)
<i>Hypocreadium myohelicatum</i>	Carangidae	<i>Trachinotus rhodopus</i>	Ponciano-Rodríguez (1986)
<i>Lecithochirium</i> sp.	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (2007)
<i>Lecithochirium microstomum</i>	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i> <i>S. sierra</i>	Estrada-García (2015), Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Lepidapedoides oaxacensis</i>	Serranidae	<i>E. labriformis</i>	Lamothe-Argumedo (1970a)
<i>Lintonium srivastavai</i>	Tetraodontidae	<i>S. annulatus</i>	Lamothe-Argumedo (1969a)
<i>Monascus filiformis</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i> <i>Trachurops crumenophthalmus</i>	Lamothe-Argumedo (1969b)
<i>Multitestis nasusi</i>	Sciaenidae	<i>Menticirrhus nasus</i>	Bravo-Hollis & Brenes-Madrigal (1958)
<i>Opecoelina scorpenae</i>	Sciaenidae	Sciaenidae sp.	Estrada-García (2015)

Especie de helminto	Familia del hospedero	Especie del hospedero	Referencias
<i>Phyllodistomum mirandai</i>	Tetraodontidae	<i>S. annulatus</i>	Lamothe-Argumedo (1970a)
<i>Polycryptocylis leonilae</i>	Lutjanidae	<i>Lutjanus guttatus</i>	Lamothe-Argumedo (1970a)
<i>Prosorhynchoides</i> sp.	Tetraodontidae	<i>K. pelamis</i>	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (2007)
<i>Prosorhynchoides</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Pseudopecoeloides carangi</i>	Carangidae	<i>C. caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Siphoderina americana</i>	Lutjanidae	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Manter (1940)
<i>Stephanostomum casum</i>	Lutjanidae	<i>L. novemfasciatus</i>	Manter (1940)
<i>Stephanostomum hispidum</i>	Carangidae	<i>Seriola dorsalis</i>	Manter (1940)
<i>Tergestia laticollis</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Ponciano-Rodríguez (1986)
Monogenea			
<i>Ahpua piscicola</i>	Carangidae	<i>C. caballus</i> <i>C. latus</i> <i>Decapterus hypodus</i>	Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> (1997)
<i>Allo pseudoclidophora opelu</i>	Carangidae	<i>D. hypodus</i>	Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> (1997)
<i>Allopyragraphorus caballeroi</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i> <i>C. caballus</i>	Bravo-Hollis & Salgado-Maldonado (1985) Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Capsaloides perugiai</i>	Istiophoridae	<i>Istiophorus greyi</i>	Lamothe-Argumedo (1968)
<i>Cynoscionicola srivastavai</i>	Sciaenidae	<i>Umbrina roncadorensis</i>	Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> (1997)
<i>Cynoscionicola sciaenae</i>	Sciaenidae	<i>Umbrina xanti</i>	Bravo-Hollis (1981)
<i>Heterobothrium ecuadori</i>	Tetraodontidae	<i>S. annulatus</i>	Lamothe-Argumedo (1967b)
<i>Microcotyloides impudicus</i>	Polynemidae	<i>Polydactylus approximans</i>	Bravo-Hollis (1981)
<i>Mexicotyle mexicana</i>	Scombridae	<i>Scomberomorus maculatus</i> <i>S. sierra</i>	Meserve (1938) Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Neomicrocotyle pacifica</i>	Carangidae	<i>C. caballus</i> <i>C. hippos</i>	Bravo-Hollis & Salgado-Maldonado (1985) Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> (1997)
<i>Oaxacotyle oaxacensis</i>	Stromateidae	<i>Prepilus medius</i>	Caballero y Caballero & Bravo-Hollis (1963)
<i>Parancylodiscoides chaetodipteri</i>	Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	Caballero y Caballero & Bravo-Hollis (1960)
<i>Polymicrocotyle manteri</i>	Lutjanidae	<i>Lutjanus colorado</i>	Lamothe-Argumedo (1967a)
<i>Protomicrocotyle manteri</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i> <i>Caranx</i> sp.	Lamothe-Argumedo (1970b) Mendoza-Garfias <i>et al.</i> (2017)
<i>Pseudoclidophora decapteri</i>	Carangidae	<i>D. hypodus</i>	Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> (1997)
<i>Pseudomazocraes monsvaisae</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i> <i>Trachuroops crumenophthalmus</i>	Lamothe-Argumedo (1970b)
<i>Pseudomazocraes riojai</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Caballero y Caballero & Bravo-Hollis (1963)
<i>Pseudomazocraes selene</i>	Carangidae	<i>C. caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
<i>Pseudorhabdosynochus caballeroi</i>	Polynemidae	<i>Stereolepis gigas</i>	Oliver (1984)
<i>Salinacotyle mexicana</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Caballero y Caballero & Bravo-Hollis (1963)

Especie de helminto	Familia del hospedero	Especie del hospedero	Referencias
<i>Thoracocotyle crocea</i>	Scombridae	<i>S. maculatus</i> <i>S. sierra</i>	Mendoza-Garfias <i>et al.</i> (2017) Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Scombrerocotyle scombreromori</i>	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
Cestoda			
<i>Otobothrium dipsacus</i>	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	Cruz-Reyes (1973)
Acanthocephala			
<i>Filisoma bucerium</i>	Carangidae	<i>C. hippos</i>	Salgado-Maldonado (1978)
<i>Floridosentis pacifica</i>	Mugilidae	<i>Mugil curema</i>	Bravo-Hollis (1969), García-Varela (1996)
<i>Rhadinorhynchus</i> sp.	Carangidae	<i>C. caballus</i> <i>Sarda orientalis</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018) Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020b)
Nematoda			
<i>Anisakis</i> sp.	Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>	Alejo-Plata <i>et al.</i> (2003)
<i>Anisakis</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Hysterothylacium</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Philometra</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Procamallanus spiralis</i>	Sciaenidae	<i>Micropogon ectenes</i>	Winter (1953)
<i>Procamallanus pereirai</i>	Sciaenidae	<i>U. roncador</i>	Winter (1953)
	Haemulidae	<i>Pomadasys leuciscus</i>	
<i>Procamallanus</i> sp.	Scombridae	<i>S. sierra</i>	Santos-Bustos <i>et al.</i> (2020a)
<i>Spinitectus</i> sp.	Carangidae	<i>C. caballus</i>	Gallegos-Narro <i>et al.</i> (2018)
Hirudinea			
<i>Branchellion</i> sp.	Dasyatidae	<i>Hypanus longus</i>	Ruiz-Escobar & Ocegüera-Figueroa (2019)
<i>Branchellion spindolaorum</i>	Narcinidae	<i>Marcine entemedor</i>	Ruiz-Escobar & Ocegüera-Figueroa (2019)
<i>Pontobdella californiana</i>	Narcinidae	<i>M. entemedor</i>	Ruiz-Escobar & Ocegüera-Figueroa (2019)
<i>Pontobdella macrothela</i>	ND	ND	Ruiz-Escobar (2019)
<i>Pontobdella macrothela</i>	ND	ND	Ruiz-Escobar (2019)

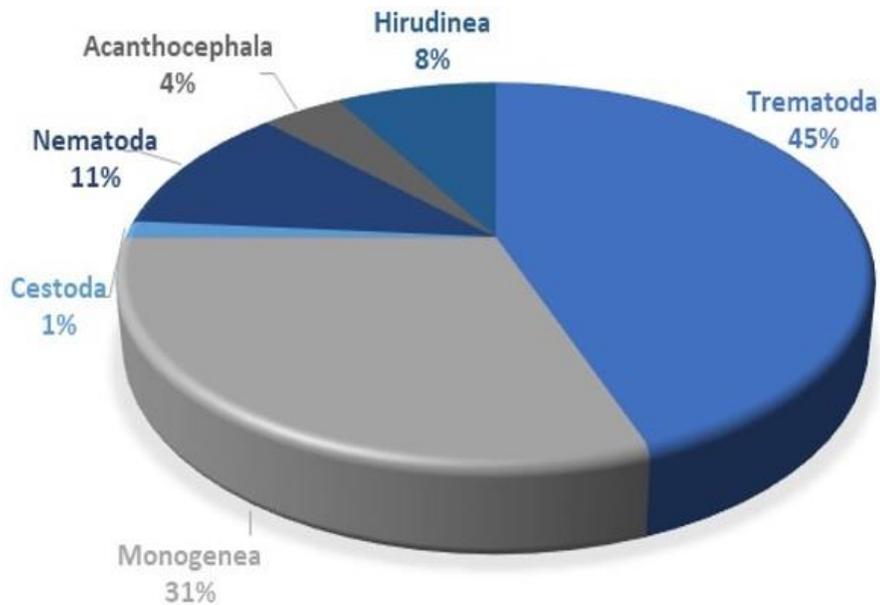


Figura 2. Porcentaje de especies por grupo de helminto en la costa de Oaxaca.

Comunidades de helmintos a escala temporal en peces marinos

El estudio de las comunidades de helmintos tiene como base la obtención de réplicas de los conjuntos de parásitos en individuos o poblaciones de hospederos; generalmente las unidades de réplica son temporales o espaciales y frecuentemente se examinan en una o más poblaciones de una especie de hospedero (Poulin 2019). Miranda-Delgado *et al.* (2019) incluyeron en su estudio réplicas temporales y espaciales de los parásitos del barrilete negro *Euthynnus lineatus* durante un periodo de siete años (2012-2018) en la bahía de Acapulco, México. Estos autores encontraron que el grupo de parásitos más diverso fue Trematoda (16 especies), y que los componentes de comunidad e infracomunidades se comportaron de forma similar en cuanto a la riqueza y diversidad de especies, así como la dominancia ejercida por una sola especie de la familia Didymozoidae. Sin embargo, también hallaron diferencias entre la composición de las comunidades y de especies de parásitos entre los años de recolecta, las cuales se atribuyeron a la intervención de factores bióticos y abióticos, cuya influencia generó cambios significativos en los niveles de infección de las especies componentes durante los años de estudio. La

alta diversidad y riqueza en las comunidades de *E. lineatus* se atribuyen a la dieta, vagilidad, longevidad y endotermia del hospedero. La dominancia numérica de la especie del didimozoide resultó en la formación de patrones debido a la alta especificidad de estos parásitos hacia el hospedero, mientras que la temperatura superficial, salinidad y los cambios en la dieta pueden explicar las variaciones en los niveles de infección en el tiempo.

Por otro lado, las réplicas espaciales y temporales también han permitido poner a prueba la repetibilidad, es decir, que la estructura de las comunidades no es aleatoria. Los trabajos de Timi & Poulin (2003), González & Poulin (2005) y Santana-Piñeros *et al.* (2012) han estudiado la estructura y predictibilidad de las comunidades de helmintos en las especies *Engraulis anchoita*, *Sebastes capensis* y *Symphurus plagiusa*, respectivamente, y han analizado variables como el área geográfica (latitud), estacionalidad y tamaño del hospedero. En dichos trabajos se han encontrado diferencias temporales en la composición de las infracomunidades, mientras que, a nivel de componente de comunidad, dichas diferencias son poco evidentes. Concluyen de forma general que la biología del hospedero tiene influencia directa o indirecta en composición de las comunidades en el tiempo, ya sea por el tamaño, tipo de alimentación, comportamiento migratorio o tipo de hábitat.

Comunidades de helmintos en peces marinos del Pacífico mexicano

Los peces son el grupo de vertebrados más estudiado desde el punto de vista helmintológico (Pulido-Flores *et al.* 2015). En el Pacífico mexicano los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas poseen un amplio registro de parásitos en este grupo de vertebrados, relacionado directamente a la importancia económica que representa la actividad pesquera en diversas regiones de dichos estados (Pulido-Flores *et al.* 2015). Sin embargo, el estado de Guerrero además de contar con registros helmintológicos, también cuenta con el mayor número de trabajos sobre las comunidades de helmintos para la región del Pacífico mexicano, siendo las familias Carangidae, Scombridae y Ephippidae las mayormente estudiadas, haciendo énfasis en la estructura y variación de las comunidades de helmintos en espacio y tiempo

(Violante-González *et al.* 2016, Santos-Bustos *et al.* 2018, Villalba-Vásquez *et al.* 2018, Miranda-Delgado *et al.* 2019, Violante-González *et al.* 2019, 2020, Santos-Bustos *et al.* 2020a,b), poniendo a prueba diversas variables bióticas y abióticas que expliquen la variación de los niveles de infección, como la dieta, tamaño del hospedero, temporalidad entre años (secas y lluvias), temperatura superficial del mar y salinidad.

Entre las especies de carángidos que se han estudiado las comunidades de helmintos, se encuentra *Trachinotus rhodopus* (Gill 1863), cuyo género *Trachinotus* (Lacepède, 1801) está conformado por 19 especies que se distribuyen en todos los océanos tropicales (Smith-Vaniz & Walsh 2019). *Trachinotus rhodopus* se distribuye desde el sur de California hasta Perú, incluyendo el golfo de California y las islas Galápagos (Danemann 1993, Allen & Robertson 1994, Espino-Barr *et al.* 2003), en donde es común encontrar a los ejemplares en isletas rocosas cercanas a la superficie o en ambientes arrecifales (Thomson *et al.* 1979).

En distintas localidades del Pacífico mexicano se conoce como palmilla, palometa, pámpano rayado o pampanito (Danemann 1993). Se diferencia del resto de las especies de la familia por presentar 19-21 radios dorsales, 18-20 radios anales y las aletas dorsal y anal en forma de lóbulo alargado. Los organismos adultos miden aproximadamente 40 cm de largo y presentan una coloración plateada con 4-6 líneas laterales de color amarillo a marrón, mientras que las aletas presentan una coloración de amarillo a rojizo (Fig. 3) (Allen & Robertson 1994).

En México, *T. rhodopus* es de importancia económica local (Espino-Barr *et al.* 2003), y se ha identificado como una especie potencial para su explotación en cultivo al igual que otras especies del género como *T. goodei* (Jordan & Evermann 1896), *T. carolinus* (Linnaeus 1766) y *T. marginatus* (Cuvier 1832) (Danemann 1993), de las cuales se conocen sus altas tasas de crecimiento y capacidad para tolerar amplios intervalos de pH, temperatura, salinidad y concentraciones de oxígeno (Dorado & Ceballos 2017). En general, las especies de *Trachinotus* son depredadores, y se les atribuye una alta velocidad durante sus ataques para conseguir comida (Dorado & Ceballos 2017). Para el caso de *T. rhodopus* se ha estudiado la dieta en La Paz, Baja California Sur, lo que ha permitido inferir su

función ecológica dentro del ecosistema marino (Danemann 1993). Los principales grupos que componen la dieta de *T. rhodopus* son: crustáceos, peces, algas, anélidos, moluscos, sipúnculos y nematodos y en cantidades menores: copépodos, isópodos, misidáceos, anfípodos, braquiuros, entre otros (Danemann 1993).

De acuerdo con Pérez-Ponce de León *et al.* (1999), en Chamela, Jalisco, el registro helmintológico para *T. rhodopus* comprende 20 especies, en las que se incluyen las especies previamente registradas por Ponciano (1986) y Pulido-Flores (1997), por lo que *T. rhodopus* se incluye dentro de los hospederos que presentan los registros helmintológicos más ricos para la región del Pacífico mexicano, junto con los peces *Ethynnus lineatus* (27 especies), *Umbrina xanti* (24), *Caranx sexfasciatus* (23) y *Microlepidotus brevipinnis* (21) (Pérez-Ponce de León *et al.* 1999, Miranda-Delgado *et al.* 2019, Violante-González *et al.* 2020), debido a que su tamaño corporal y su condición de depredadores oportunistas, para la mayoría de ellos, les permite estar en contacto con diferentes formas infectivas de parásitos

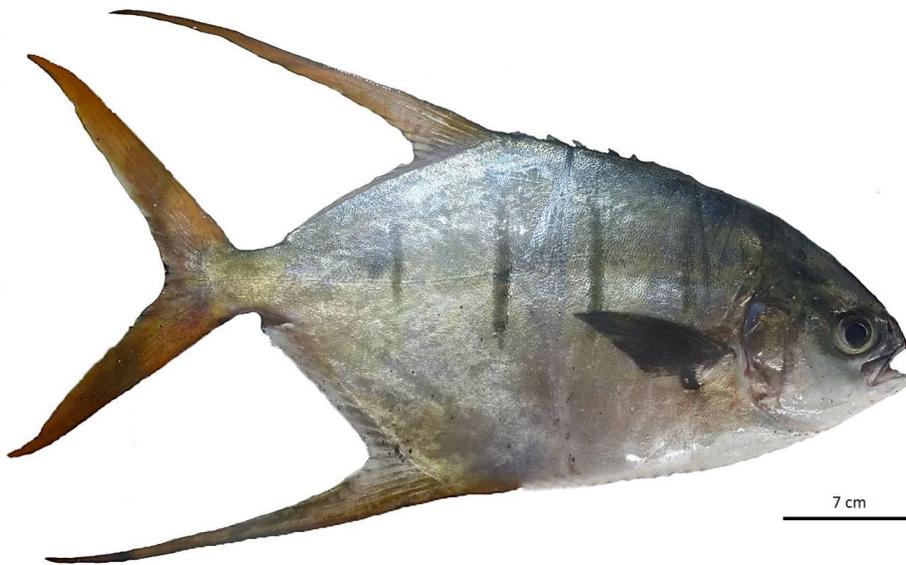


Figura. 3. Ejemplar de *Trachinotus rhodopus* recolectado en Puerto Ángel, Oaxaca.

Justificación

Los peces representan un modelo de estudio apropiado para investigar la ecología de helmintos debido a la relativa facilidad de recolecta y disponibilidad, lo que facilita la obtención de un número adecuado de réplicas temporales y espaciales, para la evaluación de variables que permitan dilucidar la existencia de patrones ecológicos (Holmes & Price 1986).

La importancia de estudiar las comunidades de helmintos en múltiples escalas espaciales y temporales, y en los diferentes niveles ecológicos, radica en esclarecer la relación entre determinados atributos de estas (*e.g.*, la riqueza) con las especies de hospederos, o bien, con factores ambientales, que permiten detectar cambios en el ecosistema.

La detección de procesos (bióticos o abióticos) que influyen en los patrones de estructuración de las comunidades son de gran valor, porque permiten su inferencia a nivel regional, temporal e incluso filogenético (Holmes 1990, Poulin 1997). Para esto último es importante tener en cuenta que los helmintos forman ensambles en las especies de hospederos, los cuales suceden en periodos largos debido a eventos evolutivos, pero también lo hacen en periodos cortos en hospederos individuales a través de procesos ecológicos locales (Poulin 1997).

Es por ello que en el presente trabajo se investiga la estructura de las comunidades a lo largo de un año con réplicas uniformes, en periodos de meses en una sola localidad, lo que permite comparar con precisión las comunidades de helmintos, con el fin de conocer su dinámica, y la detección de posibles factores que permitan inferir la estructura y composición de las comunidades a lo largo del año, en una especie de pez. En este caso, la presente investigación se centra en el estudio de *Trachinotus rhodopus*, debido a que presenta características que lo exponen a las formas infectivas de los diferentes grupos de helmintos, como la formación de cardúmenes, su tamaño corporal y sus hábitos alimenticios.

Pregunta de investigación

¿Cuál es la estructura de las comunidades de helmintos en *Trachinotus rhodopus* y cómo varían a lo largo de un año, en la costa de Puerto Ángel, Oaxaca?

Hipótesis

Considerando algunos factores biológicos y de comportamiento de *Trachinotus rhodopus*, y la diversidad de hospederos potenciales en las costas del estado de Oaxaca, se espera encontrar una alta riqueza de helmintos parasitando a dicho carángido, así como nuevos registros para la localidad. En cuanto a la estructura y composición las comunidades de helmintos, se espera que varíen de acuerdo con las temporadas del año.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la variación temporal de los componentes de la comunidad de helmintos en la palometa *Trachinotus rhodopus* (Pisces: Carangidae), capturada en la costa de Puerto Ángel, Oaxaca, mediante muestreos sistemáticos durante el año 2018.

Objetivos particulares

- Contribuir con el conocimiento de la helmintofauna de peces marinos de Puerto Ángel, Oaxaca, mediante la identificación de los helmintos parásitos de *Trachinotus rhodopus*, con base en caracteres morfológicos y moleculares.
- Estimar y comparar los valores de los niveles de infección de los helmintos de *Trachinotus rhodopus*, muestreados sistemáticamente en un ciclo anual.
- Evaluar la estructura de las comunidades de helmintos de *Trachinotus rhodopus* en los niveles de infracomunidad y componente de comunidad, para cada muestreo realizado en un ciclo anual.
- Deducir los posibles factores (bióticos o abióticos) que determinan la estructura de los componentes de comunidad de los helmintos de *Trachinotus rhodopus*.

Material y métodos

Área de estudio

La bahía de Puerto Ángel (Fig. 4) forma parte del litoral del estado de Oaxaca localizado en las coordenadas 15°39'35"N y 96°29'30"W. Presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una media anual de precipitación de 905 mm y temperatura media anual de 28°C (García 1988). Las mareas registradas para la zona tienen una plenamar media de 0.98 m y una baja mar media de 0.04 m, y se les denomina como mixtas semidiurnas; estas mareas están influenciadas por las corrientes norecuatorial y de California. La primera corriente se compone de agua caliente con un porcentaje alto de salinidad y bajo contenido de oxígeno disuelto, mientras que la segunda posee agua fría con un bajo porcentaje de salinidad y un alto contenido de oxígeno (Pacheco-Sandoval 1991).

Adicionalmente, se ha señalado la influencia estacional de la corriente de Costa Rica, que en los meses de junio y julio recorre la costa de Centroamérica de cerca, hasta llegar al norte de Cabo Corrientes, Jalisco; en cambio, en el mes de agosto, la corriente se aleja de la costa y se ausenta de enero a marzo, formándose nuevamente en los meses de abril y mayo (Pacheco-Sandoval 1991, De la Lanza-Espino 1991).

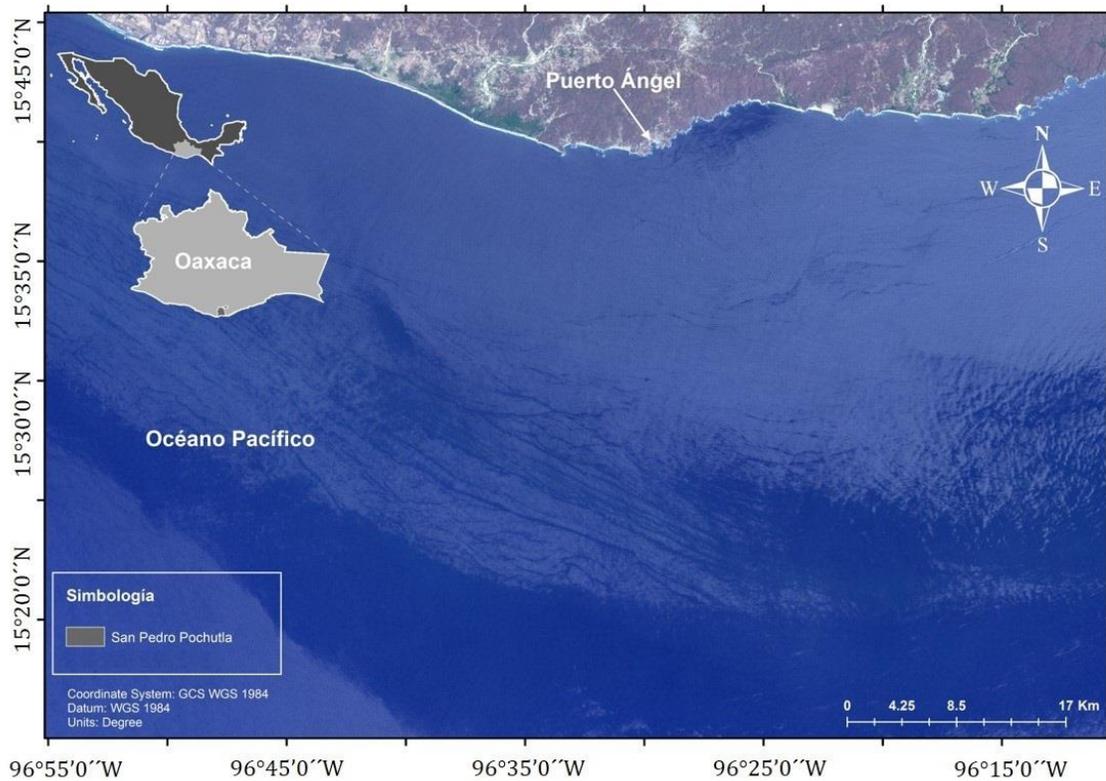


Figura. 4. Ubicación geográfica de Puerto Ángel, Oaxaca.

Recolecta de ejemplares, registro y revisión parasitaria

Durante el año 2018, se obtuvieron ejemplares de *T. rhodopus* en la zona pesquera de Puerto Ángel, Oaxaca, los cuales fueron recolectados en intervalos bimestrales (ene-feb, mar-abr, jul-ago, sep-oct, nov-dic), particularmente en el bimestre mayo-junio no se obtuvieron ejemplares de *T. rhodopus* debido al fenómeno de mar de fondo que sucede regularmente en esa época, por lo cual se suspendieron las actividades de pesca en la zona de estudio. Para cada muestreo se recolectaron un número equivalente de ejemplares (20-25), en la zona de descarga a orilla de la playa. Previo a la revisión helmintológica, los hospederos se mantuvieron en hielo, se midieron, se tomaron fotografías y en los ejemplares maduros se determinó el sexo.

Se realizó una primera revisión externa de todos los peces empleando el microscopio estereoscópico, con el cual se trató de localizar ectoparásitos en la piel,

boca y ojos. La disección del material se realizó mediante un corte longitudinal en la parte ventral de los hospederos, desde el opérculo hasta el ano, y se procedió a la extracción de las branquias y órganos internos con ayuda de pinzas y tijeras. Todos los órganos fueron separados individualmente en cajas Petri con solución fisiológica al 0.65% para su observación en el microscopio estereoscópico. En el caso de las branquias, los filamentos que las componen fueron separados cuidadosamente con agujas de disección y pinceles para buscar los helmintos, en cambio, el tejido de los órganos internos se rasgó con agujas de disección para exhibir a los parásitos y recuperarlos.

Los helmintos encontrados en cada hospedero individual se manipularon con pinceles finos y fueron separados por grupo taxonómico en cajas Petri con solución fisiológica al 0.65% para su registro, que incluyó el número de individuos por morfotipo, hábitat (tejido u órgano) y número de hospedero. Previamente a la fijación, los helmintos fueron seleccionados para los análisis morfológicos y de biología molecular; en el caso de los platelmintos y nematodos asignados para los estudios de morfología se fijaron con formol caliente al 4% directamente en la caja Petri donde fueron aislados. Los acantocéfalos se colocaron en agua destilada y se mantuvieron en hielo durante 2-3 horas con el fin de que evertieran completamente la probóscide; posteriormente se fijaron con formol caliente al 4%. Todos los ejemplares fijados se transfirieron a viales previamente etiquetados y se preservaron en alcohol al 70% para su tratamiento de tinción, microscopía electrónica de barrido e identificación taxonómica. De la misma forma, los ejemplares seleccionados para los análisis moleculares se fijaron directamente en alcohol absoluto o alcohol al 96% y se colocaron en viales etiquetados con las claves correspondientes.

Identificación taxonómica: tinción, montaje y aclaramiento

Los platelmintos y acantocéfalos fueron sometidos a diferentes técnicas de tinción y montados en preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá. Los nematodos se aclararon con lactofenol de Amann y se montaron en preparaciones temporales con el mismo medio (Lamothe-Argumedo 1997) (Anexo I). Las preparaciones finales se

examinaron empleando un microscopio óptico en el que se observaron los caracteres morfológicos, y con apoyo de material bibliográfico se determinaron taxonómicamente. El material de referencia se depositó en la Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Microscopía electrónica de barrido

Por cada especie de helminto se seleccionaron uno o dos ejemplares que fueron cuidadosamente manipulados con pinceles y agujas de disección en el microscopio estereoscópico, con la finalidad de retirar la mayor cantidad de restos orgánicos que estuvieran adheridos al cuerpo. Enseguida los ejemplares fueron transferidos a tubos de vidrio con alcohol al 96%, luego se sometieron a dos o más ciclos en un sonicador, sustituyendo el alcohol en cada nuevo ciclo, con el fin de retirar toda la materia orgánica que pudiera permanecer adherida al cuerpo. Posteriormente, los ejemplares estuvieron listos se colocaron en tubos de vidrio nuevos con alcohol al 96% y se transportaron al Laboratorio Nacional de la Biodiversidad (LANABIO) del Instituto de Biología, UNAM (IB-UNAM), donde fueron procesados por la técnico responsable del laboratorio, quien los deshidrató y secó hasta punto crítico con CO₂; posteriormente los ejemplares se montaron con cinta de carbón en placas de aluminio y se cubrieron con una mezcla de oro-paladio previo, las fotografías se obtuvieron en un microscopio Hitachi Stereoscan Modelo S-2469N a 15 kV. Las imágenes obtenidas fueron editadas en Photoshop CS6.

Análisis molecular

Extracción, amplificación y secuenciación

La extracción de DNA total de ejemplares representativos de cada una de las especies se realizó con el kit DNeasy Blood Tissue Kit de QUIAGEN siguiendo el protocolo sugerido por el fabricante (Anexo II). La amplificación de los marcadores moleculares se llevó a cabo mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) (Anexo III), utilizando los iniciadores (o “primers” en inglés) pertinentes (Tabla 2). Las reacciones de secuenciación usaron 0.4 µl de BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, Waltham, MA, USA), con 2 µl buffer 5x, 4 µl ddH₂O, 1 µl de iniciador (o

primer) y 3 µl de producto de PCR purificado (10 µl de volumen total). Las muestras fueron purificadas en Sephadex G-50, añadiendo 25 µl de EDTA al 0.5 mM en cada muestra, y finalmente secuenciadas en el secuenciador ABI-PRISM 3100 Applied Biosystems. Ambos procedimientos se realizaron en el Laboratorio Nacional de la Biodiversidad (LANABIO). Los fragmentos de DNA obtenidas dependen del grupo taxonómico; para los nematodos se amplificó un fragmento del gen mitocondrial citocromo c oxidasa subunidad 2 (COX2), para los platelmintos y acantocéfalos se amplificó el gen nuclear ribosomal (28S).

Tabla 2. Iniciadores (o “primers” en inglés) utilizados para la amplificación y secuenciación del DNA.

Gen	Nombre	Primer (5´-3´)	Referencias
COX2	210	CACCAACTCTTAAAATTATC	Nadler & Hudspeth (2000)
COX2	211	TTTTCTAGTTATATAGATTGRTTTYAT	Nadler & Hudspeth (2000)
28s	28s502f	CAAGTACCGTGAGGGAAAGTTGC	García-Varela & Nadler (2005)
28s	28s536r	CAGCTATCCTGAGGGAAAC	García-Varela & Nadler (2005)
28s	28s503i	CCTTGGTCCGTGTTTCAAGACG	Stock <i>et al.</i> (2001)
28s	28s504i	CGTCTTGAAACACGGACTAAGG	García-Varela & Nadler (2005)

Edición de secuencias

Las secuencias resultantes se reconciliaron y editaron en el programa Geneious 5.17 (Kearse *et al.* 2012), y posteriormente se compararon con las secuencias disponibles en la base de datos GenBank, mediante la herramienta de BLAST, con el fin de descartar la amplificación del hospedero o cualquier otro tipo de contaminación. Posteriormente, se analizaron en conjunto con secuencias previamente publicadas y disponibles en la base de datos (Jovelín & Justine 2001, Olson *et al.* 2003, García-Varela & Nadler 2005, Bray *et al.* 2009, Caira 2014, Díaz-González 2018, Pérez-Ponce de León *et al.* 2018, Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena 2019) (Anexo IV), que incluyen las familias de las especies previamente identificadas. Con las secuencias obtenidas en ese trabajo y las disponibles en GenBank se ensamblaron

matrices para cada una de las especies de helmintos (Tabla 3), mismas que fueron alineadas de forma independiente en el programa MAFFT versión 7 (Kato & Standley 2013), por medio del servidor en línea (<http://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) con los parámetros asignados por default.

Tabla 3. Matrices generadas para los análisis filogenéticos.

Taxón	Marcador molecular	No. de terminales	No. pares de bases
<i>Aponurus laguncula</i>	28S	45	1,444
<i>Opechona pharyngodactyla</i>	28S	48	1,375
<i>Monascus filiformis</i>	28S	41	3,842
<i>Pyragraphorus hollisae</i>	28S	31	1,821
<i>Pseudobicotylophora lopezochoterenai</i>	28S	31	1,738
<i>Acanthobothrium</i> sp.	28S	73	5,543
<i>Anisakis typica</i>	COX2	87	630
<i>Rhadinorhynchus</i> sp.	28S	32	3,168

Análisis filogenéticos

Los análisis de inferencia filogenética se llevaron a cabo bajo los criterios de parsimonia y máxima verosimilitud (ML). El primero se ejecutó en el programa TNT (Goloboff *et al.* 2008), por medio de una búsqueda tradicional heurística con 100 réplicas, la incorporación de terminales al azar y el algoritmo de perturbación de árboles de Tree Bisection and Reconnection (TBR), los “gaps” fueron considerados como datos faltantes (“missing data”). A partir de los árboles resultantes se construyó el árbol de consenso estricto; además, en el mismo programa se calcularon los valores de Bootstrap con 1,000 pseudoréplicas y se obtuvieron los valores de los índices de consistencia (IC) y de retención (IR). Para los análisis de ML se utilizó el programa RaxML (Stamatakis 2006), en el cual se usó el modelo de

sustitución GTR+G+I de acuerdo con los resultados de RStudio versión 1.2.1335 (RStudio Team 2019), y los valores de Bootstrap se calcularon mediante 100 corridas con 1,000 pseudoréplicas.

Distancias genéticas

Se calcularon las distancias genéticas entre los ejemplares de cada especie de helminto en el programa MEGA X 10.2.2 (Kumar *et al.* 1994).

Análisis ecológico

Se caracterizaron las infecciones y las comunidades de helmintos en *T. rhodopus* con la información obtenida de cinco muestreos realizados durante el año 2018.

Poblaciones de parásitos

Se determinaron las infecciones por especie de helminto para cada uno de los muestreos con base en los parámetros propuestos por Bush *et al.* (1997): prevalencia, abundancia media e intensidad media. Para cada parámetro se obtuvieron los intervalos de confianza al 95% y posteriormente fueron comparados, para esto, todos los individuos de cada especie de parásito por hospedero muestreado fueron sometidos a las pruebas de Shapiro-Wilk para la normalidad, y de Bartlett para determinar si las muestras provienen de poblaciones con las mismas variancias (homocedasticidad). Con base en los resultados se determinó la aplicación de pruebas no paramétricas. La comparación de las prevalencias se realizó con la prueba exacta de Fisher; para comparar la abundancia media e intensidad media se utilizó la prueba de Bootstrap-t con 1,000 réplicas. Dichas pruebas se realizaron por pares entre los muestreos, con el fin de detectar el muestreo causante de las posibles diferencias entre los parámetros de infección, los cuales se calcularon en el programa Quantitative Parasitology (QPweb) (Reiczigel *et al.* 2019), junto con sus intervalos de confianza y las pruebas no paramétricas. La significancia de las pruebas estadísticas se determinó con un valor de $p < 0.05$.

Comunidades de parásitos

La representatividad de las especies de helmintos en las comunidades se determinó para cada muestreo por medio de una curva de acumulación de especies, que fue ajustada al modelo de Clench en el Programa STATISTICA 7 (Hilbe 2007). También se calcularon diferentes estimadores de riqueza (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap) en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell 2019), para comparar la riqueza observada con la estimada. Adicionalmente, se obtuvieron las curvas de rarefacción a partir del modelo Mao-Tau (Gotelli & Colwell 2001) con intervalos de confianza al 95% en el programa PAST 3.26 (Hammer *et al.* 2001).

La estructura de las comunidades se describió para los niveles de infracomunidad (todos los individuos de todas las especies de helmintos, presentes en un individuo hospedero en un tiempo determinado), y componente de comunidad (todos los helmintos presentes en una muestra de hospederos de un lugar y tiempo determinado). Los atributos de ambos niveles fueron definidos por Bush *et al.* (1997): riqueza, abundancia, diversidad, equidad y dominancia. Estos se calcularon en el programa PAST 3.22 y 3.26 (Hammer *et al.* 2001), cuyos resultados se muestran con valores de intervalo (media y desviación estándar) para las infracomunidades, y con valor absoluto para los componentes de comunidad. Adicionalmente, se obtuvo el número total de individuos del conjunto de especies de las comunidades.

A partir de los índices de Brillouin y Shannon se estimaron los valores de diversidad; el primero se utilizó para el nivel de infracomunidad pues cuenta con comunidades completamente censadas, y el segundo, que es sensible ante la presencia de especies raras, se utilizó para el de componente de comunidad. Por otro lado, los valores de equidad se calcularon con los índices de equidad asociados a los índices de diversidad previamente utilizados (Brillouin y Shannon). La dominancia para ambos niveles comunitarios se determinó con el índice de Berger-Parker (Magurran 2003).

La similitud entre las infracomunidades y componentes de comunidad en cuanto a composición y abundancia de especies, se analizó cualitativamente con el índice de Jaccard, y cuantitativamente con el índice de Morisita en el programa PAST

3.26 (Hammer *et al.* 2001). Además, se construyeron dendrogramas por medio del análisis de clúster con los mismos índices de similitud. A nivel de infracomunidad, se compararon las abundancias de las especies de helmintos por medio del análisis de varianza permutacional (Permanova), con 9,999 permutaciones con base en el índice Bray-Curtis en el programa PAST 3.26 (Hammer *et al.* 2001).

Relación de las infecciones con el hospedero

La relación entre las variables talla y sexo de los hospederos se analizó considerando la abundancia por cada especie de helminto, así como la riqueza, diversidad y número total de individuos parásitos. Los datos fueron procesados en el programa RStudio versión 1.2.1335 (RStudio Team 2019), en el que se determinó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk y la homocedasticidad con la prueba de Bartlett. Con base en los resultados de estas pruebas se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para determinar si las muestras provienen de la misma población; adicionalmente, se utilizó el coeficiente no paramétrico por intervalos de Spearman para correlacionar las variables y los atributos comunitarios riqueza, diversidad y número total de helmintos.

Resultados

Material helmintológico

En total se recolectaron 110 ejemplares de *T. rhodopus* a lo largo de cinco muestreos bimensuales, los cuales fueron sometidos a una revisión parasitaria; seis ejemplares no presentaron ninguna infección, 16 se encontraron infectados por un sólo individuo parásito y el resto de los peces presentaron infecciones por dos o más individuos parásitos (Tabla 4). En cuanto al sexo de los hospederos, se revisaron 37 machos, 31 hembras y 45 no pudieron ser determinados. Las tallas corporales (longitud total) de *T. rhodopus* se encuentran en un intervalo de 6.6-47 cm (\bar{x} =29 cm).

Tabla 4. Temporada y número de ejemplares de *Trachinotus rhodopus* recolectados y examinados durante el año 2018 (n=110).

Muestreo	Periodo del año	Número de Peces	Peces no infectados	Peces infectados con 1 individuo parásito	Peces infectados con más de 1 individuo parásito
1	Ene-Feb	25	5	6	14
2	Mar- Abr	20	1	1	18
3	Jul-Ago	22	0	2	20
4	Sep-Oct	23	0	7	16
5	Nov-Dic	20	0	0	20

Registro helmintológico

En total se recolectaron 1,644 individuos helmintos parasitando a *T. rhodopus*. Los helmintos pertenecen a nueve especies incluidas en: Trematoda (cuatro especies), Monogenea (dos especies), Cestoda (una especie), Acanthocephala (una especie) y Nematoda (una especie) (Tabla 5). De las nueve especies registradas, dos de ellas, un cestodo y un nematodo, se encontraron en estadio larvario y el resto en estadio adulto. El grupo con el mayor número de especies e individuos fue Trematoda, y el de menor número de individuos fue Cestoda. El hábitat más parasitado fue el intestino posterior, en donde se encontraron cuatro especies de helmintos: dos de trematodos, una de cestodo y una de acantocéfalo, mientras que el resto de las

especies se encontraron en estómago, intestino medio, mesenterio y branquias. El mesenterio estuvo parasitado exclusivamente por larvas de nematodos y las branquias sólo por monogeneos.

Identificación taxonómica de los parásitos

Se determinaron nueve especies de helmintos, siete a partir de evidencia morfológica y molecular, una especie con base en caracteres exclusivamente morfológicos, y otra especie más solamente con el uso de caracteres moleculares (Tabla 5).

En total se obtuvieron 35 secuencias de ADN; 31 secuencias del gen nuclear 28S para Platyhelminthes y Acanthocephala, y cuatro secuencias del gen mitocondrial COX2 para Nematoda.

Tabla 5. Registro helmintológico de *Trachinotus rhodopus* (n=110) en Puerto Ángel, Oaxaca a lo largo del año 2018.

Taxón	Estadio	Hábitat
Trematoda		
<i>Aponurus laguncula</i> (n=103)	Adulto	Estómago
<i>Opechona pharyngodactyla</i> (n=195)	Adulto	Estómago e intestino medio
<i>Gonocercella pacifica</i> (n=1)	Adulto	Intestino posterior
<i>Monascus filiformis</i> (n=132)	Adulto	Intestino posterior
Monogenea		
<i>Pyragraphorus hollisae</i> (n=332)	Adulto	Branquias
<i>Pseudobicotylophora lopezochoterenai</i> (n=60)	Adulto	Branquias
Cestoda		
<i>Acanthobothrium</i> sp. (n=3)	Larva	Intestino posterior
Acanthocephala		
<i>Rhadinorhynchus</i> sp (n=405)	Adulto	Intestino posterior
Nematoda		
<i>Anisakis typica</i> (n=413)	Larva	Mesenterio

Sistemática

A continuación, se presenta la caracterización morfológica y molecular de las especies de helmintos encontradas en *T. rhodopus* en Puerto Ángel, Oaxaca.

Phylum Platyhelminthes Minot, 1876

Subphylum Rhabditophora Ehlers, 1985

Superclase Neodermata Ehlers, 1985

Clase Trematoda Rudolphi, 1808

Subclase Digenea Carus, 1863

Orden Plagiorchiida La Rue, 1957

Suborden Hemiurata Skrjabin & Guschanskaja, 1954

Superfamilia Hemiuroidea Looss, 1899

Familia Lecithasteridae Odhner, 1905

Género *Aponurus* Looss, 1907

***Aponurus laguncula* Looss, 1907**

Hospedero tipo: No especificado, se presenta una lista de siete especies.

Localidad tipo: Mar Adriático de la región de Trieste, Italia.

Sinónimos: *Aponurus elongatus* (Siddiqi & Cable 1960), *Aponurus trachinoti* (Manter 1940), *Aponurus waltairensis* (Bray & McKenzie 1990), *Lecithophyllum trachinoti* (Yamaguti 1971).

Descripción: Con base en el estudio de 14 ejemplares que miden 1.31-2.43 mm de largo y 0.29-0.53 mm de ancho. Cuerpo alargado, cilíndrico, con ambos extremos redondeados, siendo la región anterior más cónica que la posterior. Poro genital a la mitad posterior de la faringe. Esófago corto. Los ciegos se extienden un poco más allá de las vitelógenas. Aparato reproductor masculino con dos testículos posicionados de forma oblicua a una distancia corta de la región posterior del acetábulo. El aparato reproductor femenino con un ovario en forma de óvalo situado en medio de la región posterior del cuerpo. Glándulas vitelógenas con siete lóbulos

en forma de globo ligeramente alargados y dispuestos en grupos de tres y cuatro lóbulos. Huevos piriformes distribuidos de la región media del cuerpo hasta la región posterior (Fig. 5).

Sitio de infección: Estómago.

Material examinado: CNHE 11545-11550, preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (cuatro ejemplares), hematoxilina de Delafield (cinco ejemplares) y tricrómica de Gomori (cinco ejemplares). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento 28S de cuatro ejemplares.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares estudiados en este trabajo corresponden a las claves de identificación de Gibson *et al.* (2002). Originalmente la especie de *A. laguncula*, fue descrita con ejemplares del Mediterráneo (templado-subtropical); sin embargo, se cuenta con registros de la misma especie fuera de la localidad tipo, en diferentes especies de peces que se distribuyen a lo largo del Atlántico y del Pacífico (Bray & MacKenzie 1990). Todos ejemplares de este trematodo se han sinonimizado como *A. laguncula*, debido a que la diferencia entre las características morfológicas de los ejemplares no es suficiente para distinguir especies (Bray & MacKenzie 1990, Carreras-Aubets, 2011). Por lo tanto, la diversidad de hospederos (60 especies de peces), así como su distribución y la falta de evidencia morfológica entre los ejemplares registrados para las diversas regiones del mundo, considera a *Aponurus laguncula* como un parásito eurixeno, por lo que es probable que en su ciclo de vida utilice diferentes especies de moluscos como hospederos intermediarios.

Los primeros ejemplares de esta especie en México fueron identificados como *Aponurus trachinoti* (Manter 1940), posteriormente fueron transferidos al género *Lecithophyllum* (Yamaguti 1971), y finalmente sinonimizados como *Aponurus laguncula* (Loss 1907) por Bray & Mackenzie (1990) y León-Règagnon *et al.* (1997). Se tiene registro de *A. laguncula* en Chamela, Jalisco, parasitando a *T.*

rhodopus y *Chaetodipterus zonatus* (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Otras especies de *Aponurus* que se han registrado para el Pacífico mexicano son *Aponurus californicus* (Noble & Orias, 1970) y *Aponurus pyriformis* (Linton, 1910) (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007), la primera parasita a *Bathylagus stilbius* (Noble & Orias 1970), en Baja California, y la segunda a *Paralabrax nebulifer* (Gómez-Prado 1996), *P. maculatofasciatus* (Gómez-Prado 1996) y a *Lutjanus aratus* (Bravo-Hollis 1956), en Baja California Sur, y a *P. loro* (Gómez-Prado 1996) en Sinaloa (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Este es el primer registro de *A. laguncula* para la localidad de Puerto Ángel y para el estado de Oaxaca.



Figura. 5. Ejemplares de *Aponurus laguncula* registrado en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. A: preparación permanente teñida con paracarmín de Mayer. Fotografías de microscopía electrónica de barrido. B: ventosa oral, C: acetábulo.

El análisis filogenético por el método de parsimonia para el marcador 28S recuperó 30 árboles igualmente parsimoniosos de 3,839 pasos cada uno, y un IC=0.37 e IR=0.60 (Fig. 6). El análisis de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S obtuvo un árbol con un $-lnL = -18345.98$ (Fig. 7).

En cuanto a las distancias genéticas entre las secuencias obtenidas para *A. laguncula* en este trabajo, varían entre 0-0.1% y presentan un promedio de 0.03%, valores que se consideran bajos y sugieren que todas las muestras corresponden a la misma especie.

El resultado de los análisis filogenéticos (Figs. 6-7), bajo los dos métodos, recuperan a *Aponurus laguncula* como especie hermana de *Lecithophyllum botryophorum*, que parasita a la especie *Alepocephalus bairdii* (Alepocephalidae) del orden Osmeriforme, del Goban Spur, noreste del océano Atlántico (Olson *et al.* 2003); ambas especies de trematodos pertenecen a la familia Lecithasteridae, y a su vez son hermanas de *Merlucciotrema praeclarum* de la familia Hemiuridae, que parasita a la especie del orden Ophidiforme *Cataetx laticeps* (Bythitidae) del Goban Spur al noreste del océano Atlántico (Olson *et al.* 2003). Sin embargo, a pesar de las relaciones filogenéticas ya mencionadas, las especies de la familia Lecithasteridae (*Lecithaster gibbosus*, *Lecithophyllum botryophorum* y *Lecithasteridae*) y las especies de la familia Hemiuridae (*Dinurus longisinus*, *Lecothochirium caesionis*, *Lecithocladium excisum*, *Machidatrema chilostoma*, *Merlucciotrema praeclaum*, *Opisthadena dimidia* y *Plenurus digitatus*), se encuentran entremezcladas en ambos análisis y no forman grupos monofiléticos, resultados que coinciden con los trabajos de Olson *et al.* (2003) y Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena (2019).

El presente trabajo muestra la primera caracterización molecular de *A. laguncula* y el primer registro de la especie en Oaxaca.

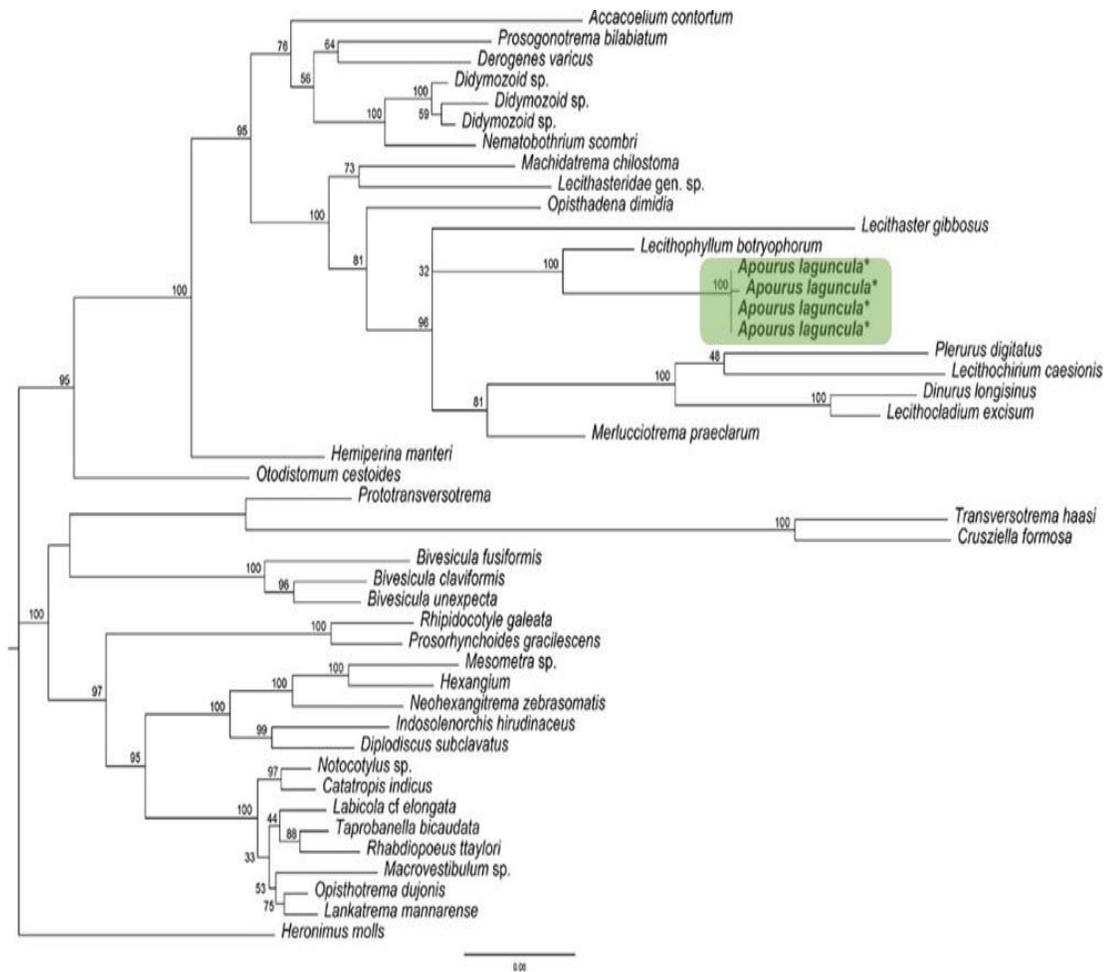


Figura 7. Hipótesis filogenética de Lecithasteridae, incluyendo a *Aponurus laguncula*, cuya posición en el árbol se resalta en cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Familia Derogenidae Nicoll, 1910

Género *Gonocercella* Manter, 1940

***Gonocercella pacifica* Manter, 1940**

Hospedero tipo: *Trachinotus rhodopus*.

Localidad tipo: Puerto Utría, Colombia.

Descripción: Con base en el estudio de un ejemplar que mide 2.23 mm de largo y 0.58 mm de ancho. Cuerpo cilíndrico con tegumento liso, con pequeños pliegues en ambos lados del cuerpo, a nivel de la región anterior del acetábulo, donde el cuerpo se ensancha ligeramente, mientras en la región posterior del acetábulo el cuerpo se estrecha hacia el extremo posterior. La ventosa oral es subterminal, semi esférica. Acetábulo prominente y redondeado en la región media del cuerpo. Faringe bulbosa contigua a la ventosa oral. Esófago pequeño. Los ciegos se extienden casi hasta la región posterior de cuerpo. Tiene dos testículos ovalados en el extremo posterior del cuerpo en posición oblicua, seguidos de un ovario esférico. Vesícula seminal tubular rodeando a la glándula prostática sinuosa. Las vitelógenas posteriores al ovario se agrupan en dos masas compactas (Fig. 11).

Sitio de infección: Intestino posterior.

Material examinado: CNHE 11557, una preparación permanente teñida con paracarmín de Mayer. Debido a que se encontró únicamente un ejemplar, este fue utilizado para el análisis morfológico y no se obtuvieron secuencias genéticas.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas del ejemplar estudiado en este trabajo son compatibles con la descripción realizada por Manter (1940), León-Règagnon *et al.* (1997) y Gibson *et al.* (2002). Esta especie fue caracterizada a partir de un solo ejemplar, en el cual no se apreciaron con claridad los testículos y el ovario. Sin embargo, fue posible su identificación debido a que los

caracteres observados coinciden con la descripción de la especie que fue descrita parasitando a *T. rhodopus* en Utría, Colombia (Manter 1940). En México *Gonocercella pacifica* se ha registrado en intestino y estómago de *T. rhodopus*, *Anisotremus dovii* y *Oligoplites refulgens* en los estados de Jalisco y Guerrero (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Adicionalmente, se cuenta con el registro de *Gonocercella atlantica* (Manter 1940) en el estado de Veracruz y *Gonocercella* sp. para los estados de Tamaulipas, Campeche y Yucatán (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Este es el primer registro de *G. pacifica* en para la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.



Figura. 11. Preparación permanente del ejemplar de *Gonocercella pacifica* teñido con paracarmín de Mayer, registrado en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.

Suborden Lepocreadiata Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003

Familia Lepocreadiidae Odhner, 1905

Género *Opechona* Looss, 1907

***Opechona pharyngodactyla* Manter, 1940**

Hospedero tipo: *Trachinotus rhodopus*.

Localidad tipo: Tenacatita, Jalisco.

Descripción: Con base en el estudio de 16 ejemplares que miden 1.74-2.81 mm de largo y 0.34-0.65 mm de ancho. Cuerpo alargado, estrecho y cubierto con una cutícula espinosa. La porción anterior del cuerpo es más estrecha que la porción posterior, con ambos extremos redondeados. Ventosa oral subterminal, muscular, de mayor tamaño que el acetábulo; con forma circular y posterior a la bifurcación de los ciegos. Prefaringe larga con una proyección basal que se extiende por detrás y a los lados de una faringe, ovalada, musculosa y provista de cuatro estructuras en el borde anterior. Esófago ligeramente más corto que la faringe. Bifurcación de los ciegos intestinales comienza en la parte anterior del cuerpo, previo al acetábulo, y se extienden lateralmente hasta el extremo posterior de cuerpo. El aparato reproductor masculino con dos testículos esféricos y lisos en tándem en el tercio posterior del cuerpo. El aparato reproductor femenino con un ovario en forma casi esférica, pretesticular. Útero preovárico. Huevos con cubierta amarilla, operculados. Glándulas vitelógenas foliculares; se extienden lateralmente desde la región posterior del acetábulo hasta el extremo posterior del cuerpo, llenando los espacios entre los testículos y el ovario (Fig. 8).

Sitio de infección: Estómago e intestino medio.

Material examinado: CNHE 11551-11556, preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (ocho ejemplares), hematoxilina de Delafeld (cuatro ejemplares) y tricrómica de Gomori (cuatro ejemplares). Adicionalmente,

obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento 28S de seis ejemplares

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares estudiados en este trabajo son compatibles con la descripción realizada por Manter (1940) y Pulido-Flores (1997). En México, se han registrado dos especies del género: *Opechona pharyngodactyla* (Manter 1940) y *Opechona pyriforme* (Linton 1900), la primera parasitando a *Balistes polylepis* en Colima, *Microlepidotus brevipinnis* en Chamela, Jalisco y *T. rhodopus* en Chamela y Tenacatita, Jalisco (Manter 1940, Pulido-Flores 1997, Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Y la segunda ha sido registrada exclusivamente en *T. rhodopus* en el estado de Baja California (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Este es el primer registro de *O. pharyngodactyla* para la localidad de Puerto Ángel y el estado de Oaxaca.

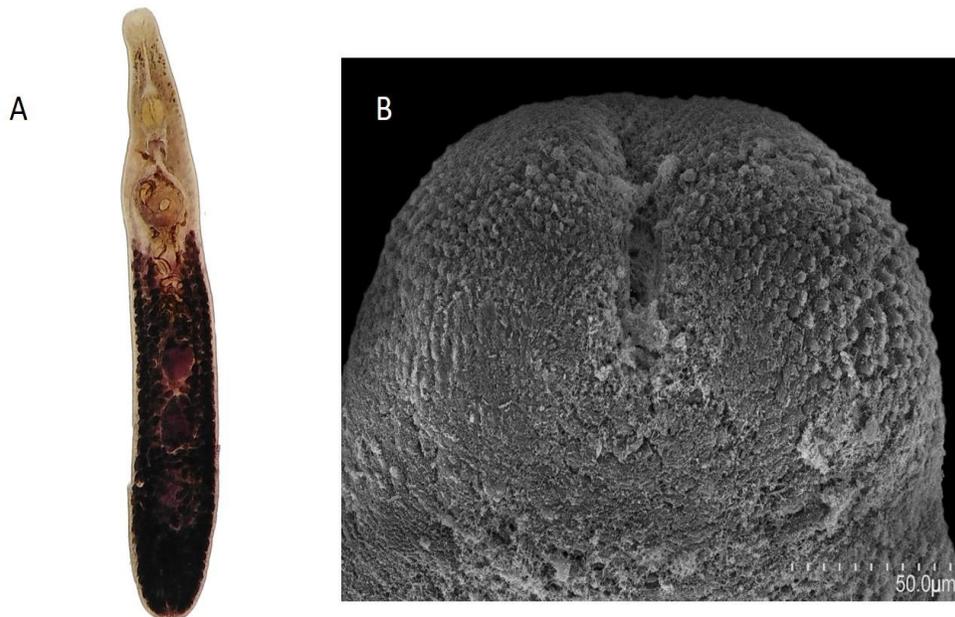


Figura 8. Ejemplares de *Opechona pharyngodactyla* parásito de *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. A: muestra permanente teñida con paracarmín de Mayer; B: extremo anterior dorsal con cutícula espinosa (fotografía de microscopía electrónica de barrido).

El análisis filogenético por el método de parsimonia para el marcador 28S recuperó 20 árboles más parsimoniosos de 1,269 pasos cada uno, y un IC=0.53 e IR=0.72 (Fig. 9); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un $-\ln = -8271.48$ (Fig. 10).

En cuanto a las distancias genéticas entre las secuencias obtenidas para *O. pharyngodactyla* en este trabajo, varían entre 0-0.4% y presentan un promedio de 0.17%, valores que se consideran bajos y sugieren que todas las muestras corresponden a la misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 9-10), bajo los dos métodos, recuperan a *Opechona phayngodactyla* como especie hermana de *Lepidapedoides angustus* que parasita a *Epinephelus cyanopodus* (Serranidae) en la isla Herón en Australia (Bray *et al.* 2009). Las especies hospederas de ambas especies de trematodos pertenecen al orden Perciformes, y ambas especies de trematodos pertenecen a la familia Lepocreadiidae que es polifilética de acuerdo con las filogenias obtenidas en este trabajo, lo cual coincide con la hipótesis propuesta por Bray *et al.* (2009), donde los géneros *Opechona*, *Preptetos* y *Prodistomum* no se recuperan como grupos monofiléticos.

El presente trabajo presenta la primera caracterización molecular de *O. pharyngodactyla* y el primer registro de la especie en el estado de Oaxaca, México.

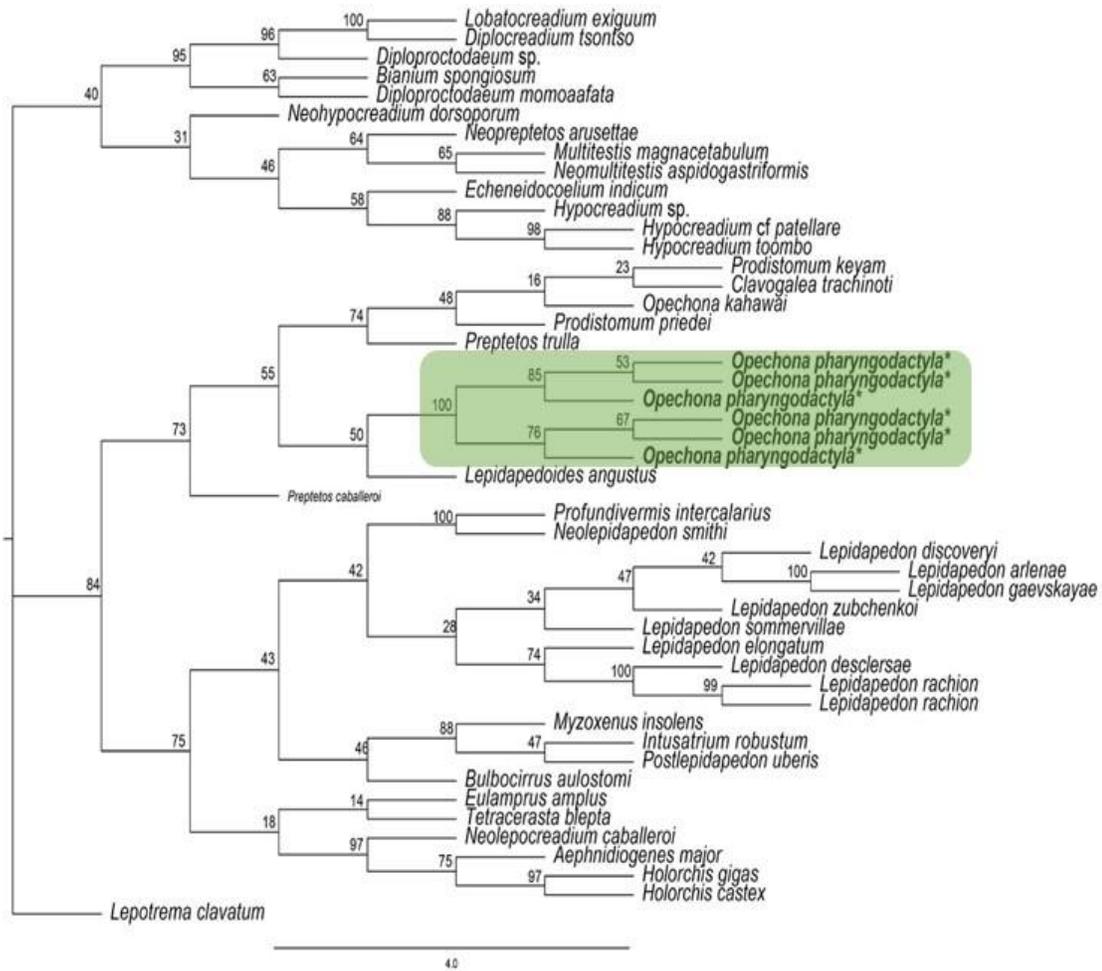


Figura 10. Hipótesis filogenética de Lepocreadiidae, incluyendo a *Opechona pharyngodactyla*, cuya posición dentro del árbol se observa en cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Suborden Gymnophallata Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena, 2019

Familia Fellodistomidae Nicoll, 1909

***Monascus* Looss, 1907**

***Monascus filiformis* (Odhner, 1911) Yamaguti, 1954**

Hospedero tipo: *Caranx trachurus*.

Localidad tipo: Palermo, Italia.

Sinónimos: *Haplocladus minor* (Odhner 1911), *Haplocladus orientalis* (Bray & Gibson 1980), *Haplocladus typicus* (1911), *Karachitrema trilobata* (Bilqees 1973), *Monascus americanus* (Amato 1983), *Monascus chauhani* (Bray & Gibson 1980), *Monascus elongatus* (Bray & Gibson 1980), *Monascus mediolongiusculus* (Ding 1993), *Monascus minor* (Dollfus 1947), *Monascus monenteron* (Looss 1907), *Monascus netoi* (Travassos, Teixeira de Freitas & Bührnheim 1965), *Monascus orientalis* (Bray & Gibson 1980), *Monascus ovilobatus* (Bray & Gibson 1980), *Monascus trilobatus* (Hafeezullah 1984), *Monascus typicus* (Yamaguti 1954).

Descripción: Con base en el estudio de cinco ejemplares que miden 2.21-3.74 mm de largo y 0.34-0.58 mm de ancho. Cuerpo alargado con ambos extremos redondeados. Ventosa oral subterminal. Acetábulo casi circular y más pequeño que la ventosa oral, situado en el tercio anterior del cuerpo. Sin prefarínge. Farínge muscular y más larga que ancha. Esófago muy pequeño. Un sólo ciego que recorre todo el cuerpo hasta el extremo posterior. Presenta dos testículos más o menos redondeados inclinados hacia el lado izquierdo del cuerpo, uno abajo del otro y separados ligeramente por algunas vitelógenas. Tiene un ovario en la región media del cuerpo, inclinado también al lado izquierdo y separado del testículo anterior. Las vitelógenas, en forma de folículos, se extienden en los costados del cuerpo a partir de la región posterior del acetábulo hasta de la región posterior del mismo (Fig. 12).

Sitio de infección: Intestino posterior.

Material examinado: CNHE 11558-11561, cinco preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (tres ejemplares) y tricrómica de Gomori (dos ejemplares). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento 28S de dos ejemplares

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares estudiados en este trabajo son compatibles con la descripción realizada por Gibson (2002) y Lamothe-Argumedo (1969b). Este último autor, identificó algunos ejemplares de trematodos como *Monascus typicus* para las zonas de Puerto Escondido y Salina Cruz, Oaxaca en *Selar crumenophthalmus* y *Caranx hippos*. Sin embargo, esta especie fue sinonimizada como *Monascus filiformis* (Gaevskaya 1989) y, posteriormente, ambas especies con *Monascus americanus* (Amato 1989 en Pérez-Ponce de León *et al.* 2007). Actualmente *M. filiformis* se reconoce como el nombre válido para esta especie. Este es el primer registro de *M. filiformis* en *T. rhodopus* y la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.



Figura 12. Ejemplar de *Monascus filiformis* registrado en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. A: preparación permanente teñida con tricrómica de Gomori; B: acetábulo y gonoporo (fotografía de microscopía electrónica de barrido).

El análisis filogenético por el método de parsimonia usando el marcador 28S de *M. filiformis* recuperó 3 árboles más parsimoniosos de 2,963 pasos cada uno, y un IC=0.58 e IR=0.69 (Fig. 13); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un $-ln = -17,378.06$ (Fig. 14).

La distancia genética entre las secuencias obtenidas para *M. filiformes* en este trabajo es de 0.5%, valor que se considera bajo y sugiere que todas las muestras corresponden a la misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 13-14), bajo los dos métodos, recuperan a *M. filiformis* dentro de la familia Fellosditomidae, que es monofilética de acuerdo con el análisis de parsimonia y máxima verosimilitud, los cuales coinciden con el análisis realizado por Pérez-Ponce de León *et al.* (2018). Adicionalmente, en ambos análisis

se recuperó a la familia Gymnophallidae con las especies *Gymnophallus choledochus* y *Gymnophallus seoi*, y a la familia Faustulidae con las especies *Tandanicola bancrofti* y *Prosogonarium angelae*, como grupos monofiléticos y familias hermanas de Fellodistomidae, coincidiendo con el trabajo de Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena (2019).

El presente trabajo presenta la primera caracterización molecular de *M. filiformes* y el primer registro de la especie para la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.

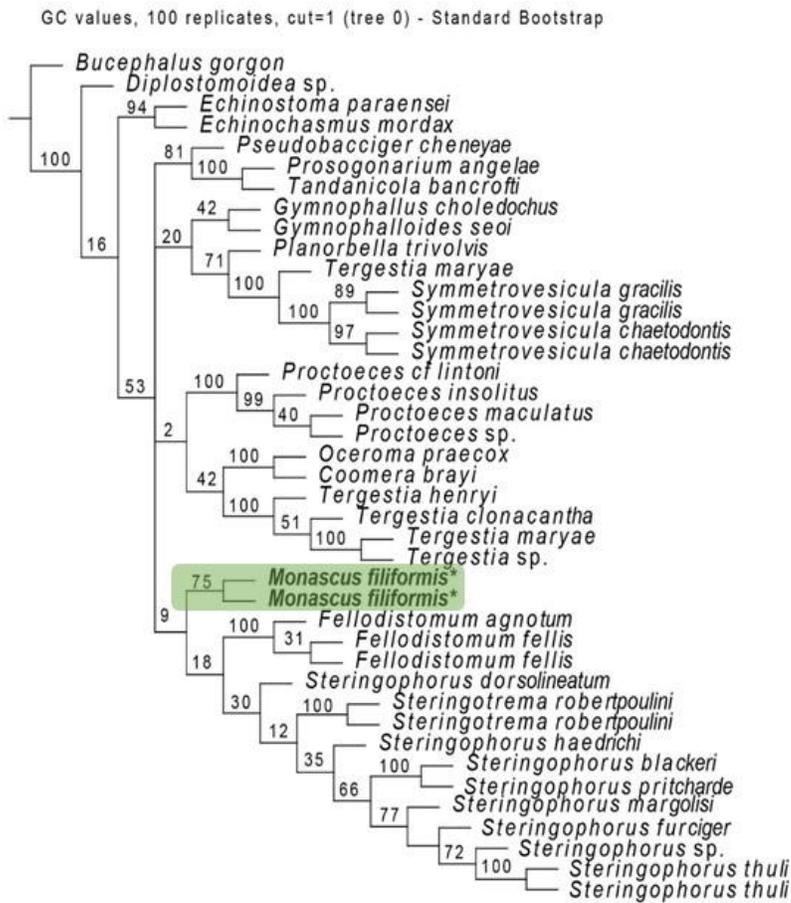


Figura 13. Hipótesis filogenética de Fellodistomidae, incluyendo a *Monascus filiformis*, cuya posición dentro del árbol se observa en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

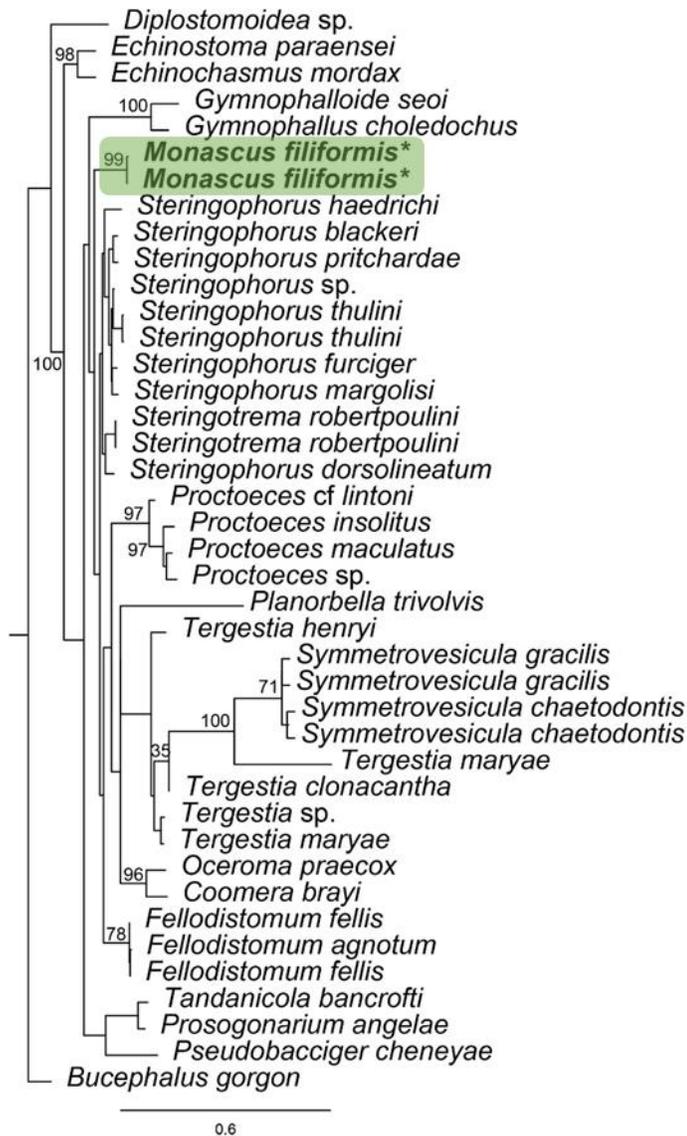


Figura 14. Hipótesis filogenética de Fellodistomidae, incluyendo a *Monascus filiformis*, cuya posición dentro del árbol se observa en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Clase Monogenea Van Beneden, 1858

Subclase Polyopisthocotylea Odher, 1912

Orden Mazocraeidea Bykhovsky, 1957

Familia Pyragraphoridae Yamaguti, 1963

Género *Pyragraphorus* Sproston, 1946

***Pyragraphorus hollisae* Euzet & Ktari, 1970**

Hospedero tipo: *Trachinotus ovatus*.

Localidad tipo: Golfo del león, Mediterráneo.

Descripción: Con base en 18 ejemplares que miden 1.16-3.20 mm de largo y 0.21-0.48 mm de ancho. Cuerpo estrecho y alargado. El haptor en el extremo posterior y perpendicular al eje del cuerpo, casi simétrico y provisto con 22-42 pares de pinzas con escleritas en dos hileras paralelas, las pinzas son sésiles y pedunculadas, éstas últimas en forma de raqueta. Las escleritas son de tipo microcotílido. La boca es subventral en la región anterior del cuerpo. Cada lado de la cavidad bucal con una ventosa muscular con bordes desiguales que se alarga transversalmente. Posterior a la cavidad bucal está la faringe muscular semiesférica, que se comunica con el esófago corto que su vez se une con los ciegos. Las glándulas vitelinas se distribuyen en dos hileras a lo largo del cuerpo hasta la región posterior sin llegar al haptor. Con 8-13 testículos en zigzag en el tercio posterior del cuerpo. La bolsa de cirro provisto con espinas. El ovario es tubular, dorsal y lobulado (Fig. 15).

Sitio de infección: Branquias.

Material examinado: CNHE 11568-11572, preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (cinco ejemplares), hematoxilina de Delafield (ocho ejemplares) y tricrómica de Gomori (cinco ejemplares). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento 28S de siete ejemplares.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares identificados como *P. hollisae* en este trabajo son compatibles con la descripción realizada por Euzet & Ktari (1970) y Pulido-Flores (1997). En México se tiene registro de dos especies del género: *P. hollisae* y *Pyragraphorus pyragraphorus* (MacCallum & MacCallum 1913) en branquias de peces. *Pyragraphorus pyragraphorus* se ha registrado en los estados de Baja California Sur, Campeche, Quintana Roo, Veracruz y Yucatán, parasitando a *T. rhodopus*, *Trachinotus carolinus*, *Trachinotus falcatus* y *Trachinotus goodei*. *Pyragraphorus hollisae* se ha registrado en *T. rhodopus* en los estados de Guerrero y Jalisco (Mendoza-Garfias *et al.* 2017). Particularmente, *Pyragraphorus hollisae* difiere de *P. pyragraphorus* por carecer de esófago ramificado y cirro provisto con espinas sigmoideas. Este es el primer registro de *P. hollisae* para la localidad de Puerto Ángel y para el estado de Oaxaca.

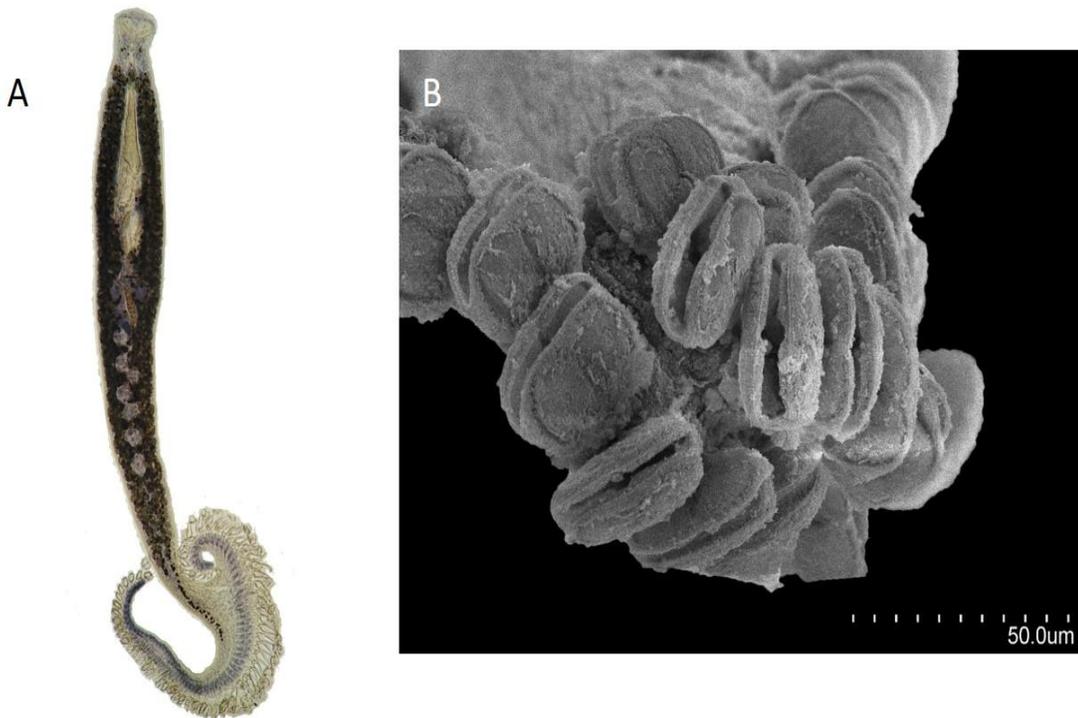


Figura 15. Ejemplar de *Pyragraphorus hollisae* registrado en *T. rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. A: preparación permanente teñida con hematoxilina de Delafield; B: escleritas del haptor (fotografía de microscopía electrónica de barrido).

El análisis filogenético por el método de parsimonia realizado con el marcador 28S para investigar la posición filogenética de *P. hollisae* recuperó 5 árboles más parsimoniosos de 1,573 pasos cada uno, y un IC=0.63 e IR=0.76 (Fig. 16); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un -ln= -9069.94 (Fig. 17).

La distancia genética entre las secuencias obtenidas para *P. hollisae* en este trabajo, varían entre 0-0.3% y presentan un promedio de 0.19%, dichos valores se consideran bajos y sugieren que todas las muestras corresponden a la misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 16-17) bajo los dos métodos, recuperan a *P. hollisae* (Pyragraphoridae) como grupo monofilético, y como especie hermana de la familia Microcotylidae, que incluye a las especies *Bivagina pagrosomi*, *Microcotyle erythrini*, *Atrispinum acarne*, *Sparicotyle chrysophryii* y *Pagellicotyle mormyri*, que forman un grupo monofilético en el análisis de parsimonia, coincidiendo con el trabajo de Jovelin & Justine (2001), lo que no sucede con el análisis de máxima verosimilitud. Sin embargo, en ambos análisis filogenéticos es clara la diferencia entre las familias Pyragraphoridae y Microcotylidae, donde las especies que conforman a la familia Microcotylidae están pobremente soportadas por los valores de Bootstrap, al igual que en el trabajo de Jovelin & Justine (2001). Ambas familias pertenecen a la subclase Polyopisthocotylea, que incluye especies de monogeneos que parasitan exclusivamente a peces teleósteos (Jovelin & Justine 2001).

El presente trabajo presenta la primera caracterización molecular de *P. hollisae* parasitando a *T. rhodopus*, cuyo registro original corresponde al hospedero *Thrachinotus ovatus* en Francia (Jovelin & Justine 2001).

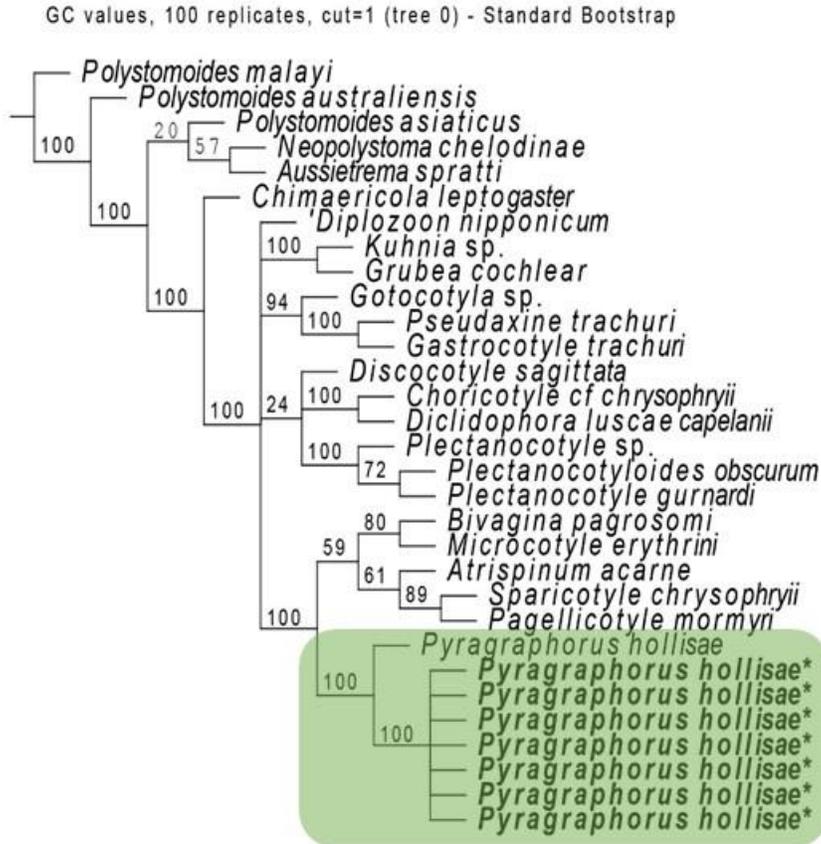


Figura 16. Hipótesis filogenética de Pyragraphoridae, incluyendo a *Pyragraphorus hollisae*, cuya posición dentro del árbol se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

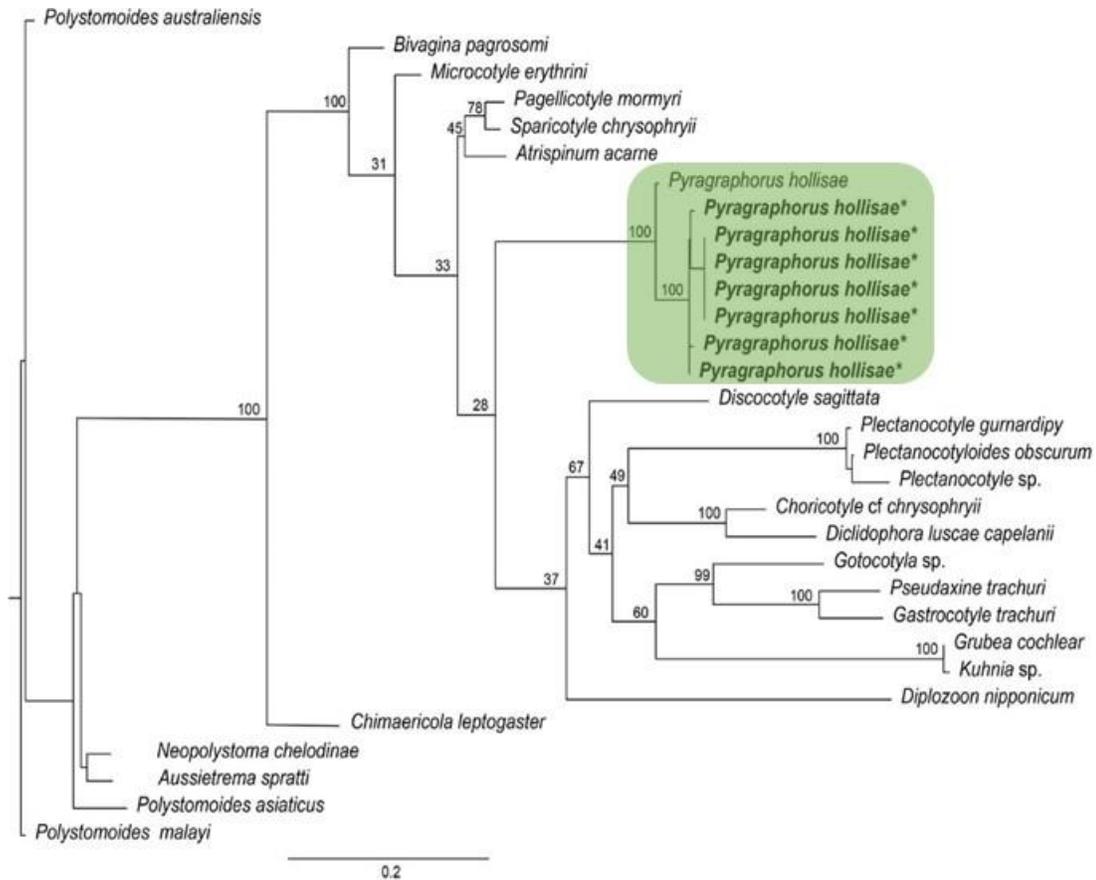


Figura 17. Hipótesis filogenética de Pyragraphoridae, incluyendo a *Pyragraphorus hollisae*, cuya posición dentro del árbol se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Familia Discocotyliidae Amato, 1994

Género *Pseudobicotylophora* Amato 1994

***Pseudobicotylophora lopezochoterenai* Lamothe-Argumedo & Pulido-Flores, 1997**

Hospedero tipo: *Trachinotus rhodopus*.

Localidad tipo: Bahía de Chamela, Jalisco.

Descripción: Con base en 11 ejemplos que miden 1.72-3.32 mm de largo y 0.24-0.55 mm de ancho. Cuerpo alargado y angosto con un pedúnculo en el extremo posterior del cuerpo que se une al haptor, con forma de U invertida. Los extremos del opistohaptor armados con cuatro pinzas cada uno. Las pinzas son más anchas que largas y están formadas por dos mandíbulas sostenidas por escleritas en forma de T invertida en el centro de las mandíbulas. En el extremo anterior del cuerpo se abre la cavidad oral con dos ventosas musculosas ovoides, cuyos bordes presentan 4 o 5 compartimentos. La boca es seguida de una prefaringe corta y ésta de una faringe pequeña. Los testículos son pequeños, ovoides y posováricos, se presentan en un número de 16-30. Ovario pretesticular, amorfo. Vitelógenas foliculares que van desde el poro genital hasta los testículos, sin llegar al haptor. Huevo con un filamento largo opuesto al opérculo (Fig. 18).

Sitio de infección: Branquias.

Material examinado: CNHE 11573-11576 preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (cuatro ejemplares), hematoxilina de Delafild (tres ejemplares) y teñidos con tricrómica de Gomori (cuatro ejemplares). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento del 28S de siete ejemplares.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares identificados como *P. lopezochoterenai* en este trabajo, son compatibles con la

descripción realizada por Lamothe-Argumedo & Pulido-Flores (1997). Los primeros registros de la especie en México fueron realizados como *Bicotylophora trachinoti* (MacCallum 1921) en los estados de Nayarit y Sinaloa, parasitando a *Trachinotus kennedyi* y *T. rhodopus*, respectivamente (Bravo-Hollis 1986), y en el estado de Guerrero parasitando a *T. rhodopus* (Mendoza-Garfias *et al.* 2017). Posteriormente, los ejemplares anteriores fueron re-identificados como *P. lopezochoterenai* por Lamothe-Argumedo & Pulido-Flores (1997), junto con ejemplares del estado de Jalisco. Este es el primer registro de *P. lopezochoterenai* para la localidad de Puerto Ángel y para el estado de Oaxaca.

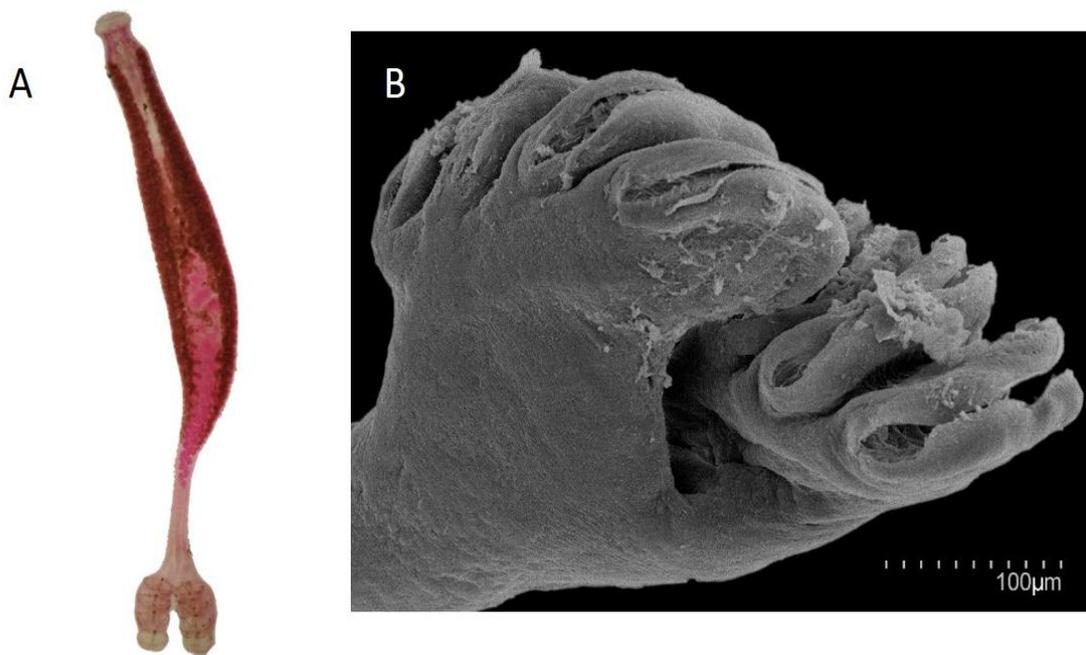


Figura 18. Ejemplar de *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, registrado en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. A: preparación permanente teñida con paracarmín de Mayer; B: haptor provisto con dos hileras de escleritas (fotografía de microscopía electrónica de barrido).

El análisis filogenético por el método de parsimonia empleando el marcador 28S para inferir la posición filogenética de *P. lopezochoterenai* recuperó 9 árboles más parsimoniosos de 1,492 pasos cada uno, y un IC=0.58 e IR=0.76 (Fig. 19); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un $-ln = -8674.41$ (Fig. 20)

Las distancias genéticas entre las secuencias obtenidas para *P. lopezochoterenai* en este trabajo, varían entre 0-0.9% y presentan un promedio de 0.4%, valores que se consideran bajos y sugieren que todas las muestras corresponden a la misma especie.

El análisis filogenético bajo el método de máxima verosimilitud (Fig. 20) recupera a *P. lopezochoterenai* como especie hermana de *Discocotyle sagittata* (Discocotylidae), que parasita a la especie de Salmoniforme *Coregonus albula* (Salmonidae) en Rusia, coincidiendo con el trabajo de Jovelín & Justine (2001). En cambio, en el análisis de parsimonia (Fig. 19) *P. lopezochoterenai* se recupera como grupo hermano de las familias Discocotylidae (*Discocotyle sagittata*), Diclidophoridae (*Choricotyle* cf. *chrysophrii* y *Diclidophoralusca capelanii*) y Plectanocotylidae (*Plectanocotyle* sp., *Plectanocotyle obscurum* y *Plectanocotyle gunardi*), que parasitan peces de las familias Gadidae, Sparidae y Triglidae, respectivamente. Todas las familias de monogéneos mencionadas pertenecen a la subclase Polyopisthocotylea, cuyas especies parasitan exclusivamente a peces teleósteos (Jovelín & Justine 2001).

El presente trabajo presenta la primera caracterización molecular de *P. lopezochoterenai* y el primer registro de la especie en el estado de Oaxaca.

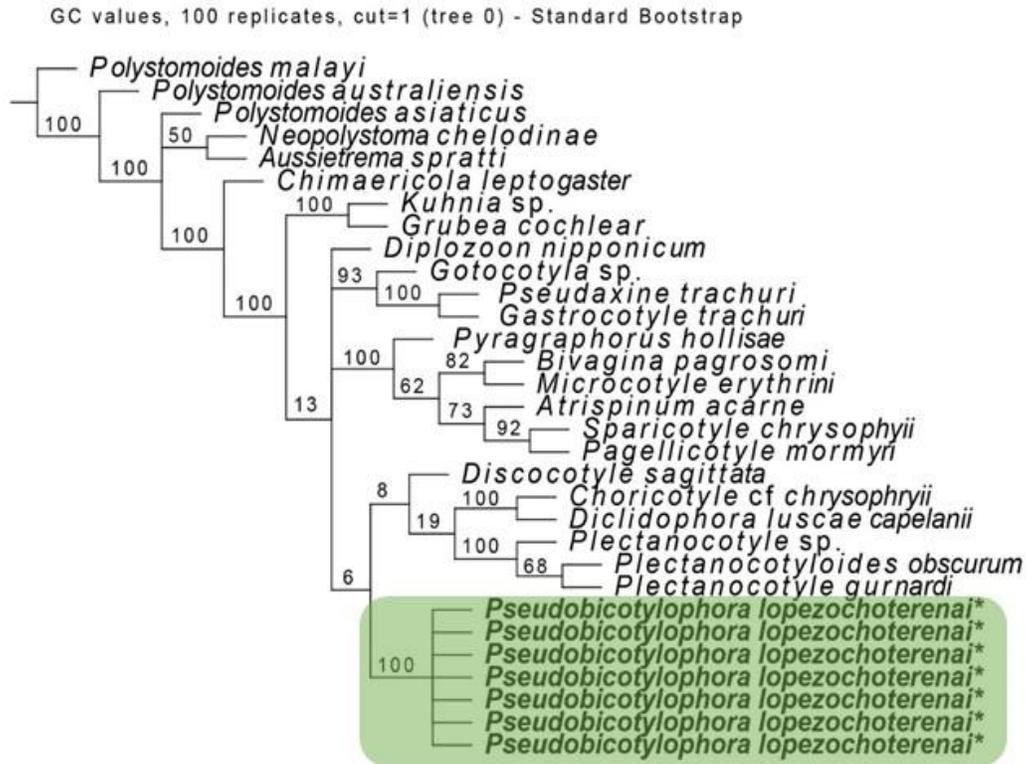


Figura 19. Hipótesis filogenética de Monogenea incluyendo a *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, cuya posición dentro del árbol se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este estudio.

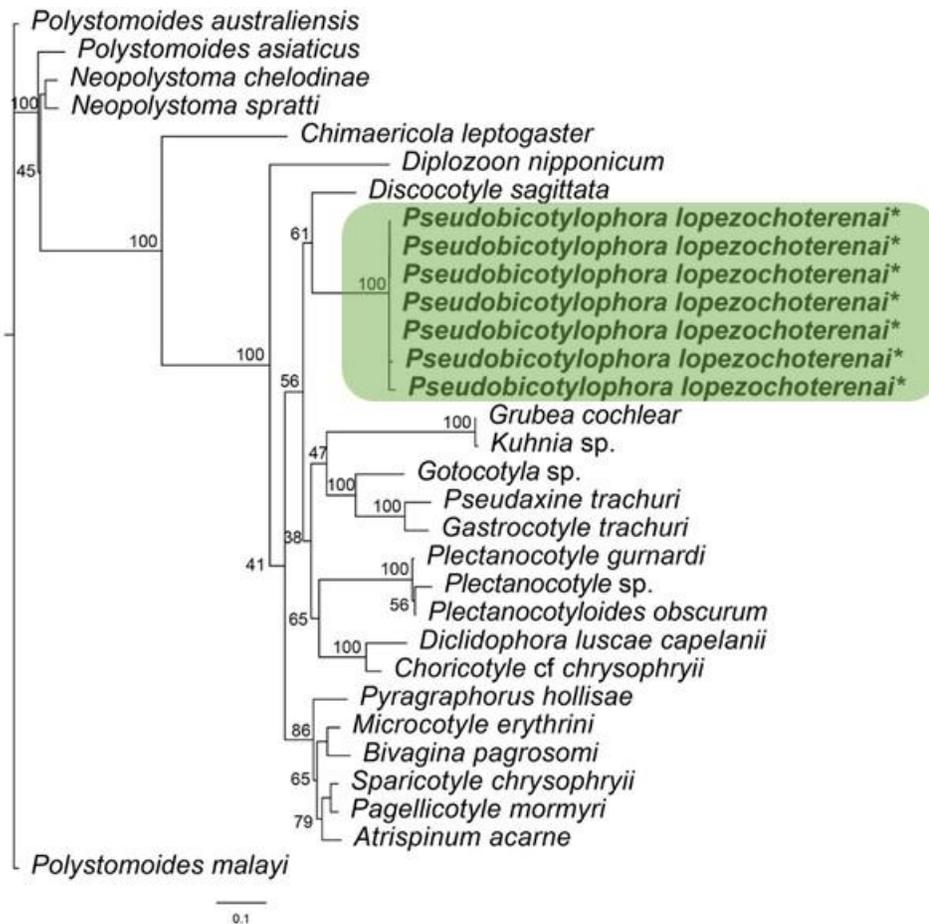


Figura 20. Hipótesis filogenética de Monogenea incluyendo a *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, cuya posición dentro del árbol se señala con cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este estudio.

Clase Cestoda Rudolphi, 1808

Subclase Eucestoda Caira & Jensen, 2017

Orden Onchoproteocephalidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson & Littlewood, 2014

Familia Onchobothriidae Braun, 1900

Género *Acanthobothrium* Blanchard, 1848

***Acanthobothrium* sp. Blanchard, 1848**

Especie tipo. *Acanthobothrium coronatum*.

Hospedero tipo: *Dipturus batis*.

Localidad tipo: No especificada en el Atlántico.

Descripción: La determinación taxonómica de esta especie se llevó a cabo molecularmente a partir de dos larvas, con las cuales se obtuvieron secuencias para el marcador 28S, y cuya posición filogenética fue determinada por medio de los métodos de Parsimonia y Máxima Verosimilitud (Figs. 21-22).

Sitio de infección: Intestino posterior.

Material examinado: CNHE 1577, una preparación permanente teñida con Tricrómica de Gomori. Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación el segmento 28S para dos ejemplares.

Comentarios taxonómicos: Se conocen 208 especies del género *Acanthobothrium* (Gallagher & Caira, 2020) y unas pocas han sido registradas en México, la mayoría para las costas del Pacífico. La primera especie documentada de este género en territorio mexicano fue *Acanthobothrium cleofanus* por Monks, Brooks & Pérez-Ponce de León, 1996 en *Hypanus longus* (Garman 1880) (en Rodríguez-Ibarra *at al*, 2018). Adicionalmente se han registrado *Acanthobothrium bullardi* (Ghoshroy & Caira 2001), *Acanthobothrium dasi* (Ghoshroy & Caira 2001), *Acanthobothrium rajivi* (Ghoshroy & Caira 2001) y *Acanthobothrium soberoni* (Ghoshroy & Caira 2001) en

Dasyatis brevis (Garman 1880); *Acanthobothrium dollyae* (Caira & Burge 2001), *Acanthobothrium maryanskii* (Caira & Burge, 2001) y *Acanthobothrium royi* (Caira & Burge 2001) en *Dasyatis ommata* (Rafinesque 1810); *Acanthobothrium bajaensis* (Appy & Dailey, 1973), *Acanthobothrium puertecitense* (Caira & Zahner 2001) y *Acanthobothrium santarosaliense* (Caira & Zahner 2001) en *Heterodontus francisci* (Girard 1855) y *Heterodontus mexicanus* (Taylor & Castro-Aguirre 1972); *Acanthobothrium olseni* (Diley & Mudry 1968), *Acanthobothrium parviuncinatum* (Young 1954) y *Acanthobothrium* sp. en *Uroliphus halleri* (Cooper 1863), todas para el golfo de California (Merlo-Serna & García-Prieto 2016, Rodríguez-Ibarra *et al.* 2018). Adicionalmente, también se ha registrado *Acanthobothrium hypanus* (Zaragoza-Tapia, Pulido-Flores & Monks 2020) en *Hypanus longus* (Garman 1880) en Sinaloa (Zaragoza-Tapia *et al.* 2020); *Acanthobothrium soniae* (Zaragoza-Tapia, Pulido-Flores, Violante-González & Monks 2019) y *Acanthobothrium vidali* (Zaragoza-Tapia, Pulido-Flores, Violante-González & Monks 2019) en *Narcine entemedor* (Jordan & Starks 1895) en Guerrero (Zaragoza-Tapia *et al.* 2019); *Acanthobothrium cartagenensis* (Brooks & Mayes 1980) en *Urobatis jamaicensis* (Cuvier 1816) en Quintana Roo y Yucatán (Monks *et al.* 2015, Zaragoza-Tapia *et al.* 2020); *Acanthobothrium marquesi* (Rodríguez-Ibarra, Pulido-Flores, Violante-González & Monks 2018) en *Aetobatus narinari* (Euphrasen 1790) en Campeche (Zaragoza-Tapia *et al.* 2020).

El análisis filogenético por el método de parsimonia para el marcador 28S de *Acanthobothrium* sp. recuperó 21 árboles más parsimoniosos de 14,973 pasos cada uno, y un IC=0.33 e IR=0.38 (Fig. 21); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un -ln= -8812.24 (Fig. 22).

La distancia genética entre las secuencias obtenidas para *Acanthobothrium* sp. en este trabajo no presentaron variación (0%) lo que indica que las muestras corresponden a la misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 21-22), bajo los dos métodos, incluyen a las muestras aquí obtenidas en el género *Acanthobothrium*, que se recupera como grupo monofilético coincidiendo con el trabajo de Caira *et al.* (2014). El análisis de

Parsimonia recupera a *Acanthobothrium* sp. como especie hermana de *Acanthobothrium santarosaliense* que parasita a *Heterodontus mexicanus* (Heterodontidae) en Baja California Sur, México y de dos muestras de *Acanthobothrium* sp. parásitos de *Diplectrum formosum* (Serranidae) en Misisipi, Estados Unidos. En el análisis de máxima verosimilitud se recupera como especie hermana a *Acanthobothrium brevissime* que parasita a *Branchiostoma floridae* (Branchiostomamidae) en el golfo de México. La primera especie de hospedero mencionada se reconoce como hospedero definitivo y las dos especies restantes como hospederos intermediarios, y pertenecen a los órdenes Heterodontiformes, Perciformes y Amphioxiformes respectivamente (Holland & Wilson 2009, Jensen & Bullard 2010, Caira *et al.* 2014).

En el presente trabajo se presenta el primer registro de *Acanthobothrium* sp. parasitando a *T. rhodopus* y también el primer registro de *Acanthobothrium* sp. para la localidad de Puerto Ángel y el estado de Oaxaca.

GC values, 100 replicates, cut=1 (tree 0) - Standard Bootstrap

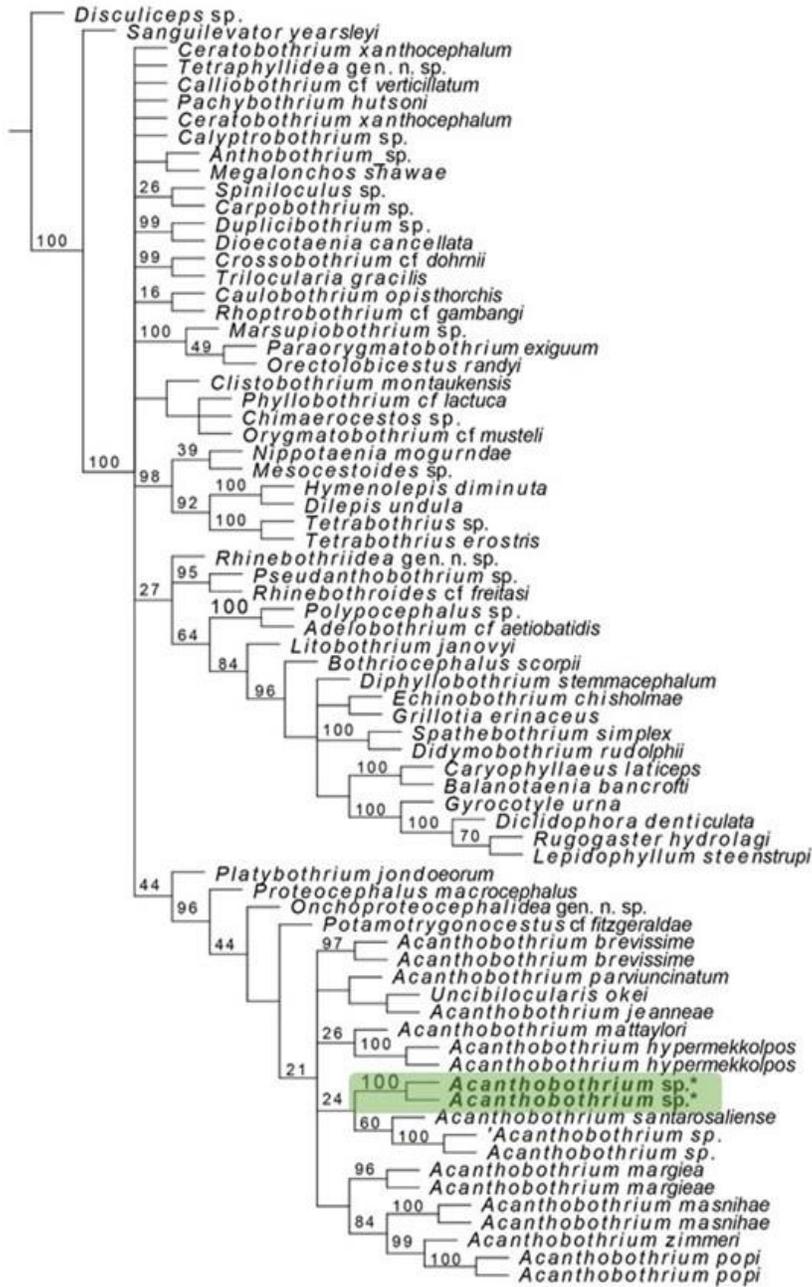


Figura 22. Hipótesis filogenética de la familia Onchobothriidae incluyendo a *Acanthobothrium* sp., cuya posición dentro del árbol se observa en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

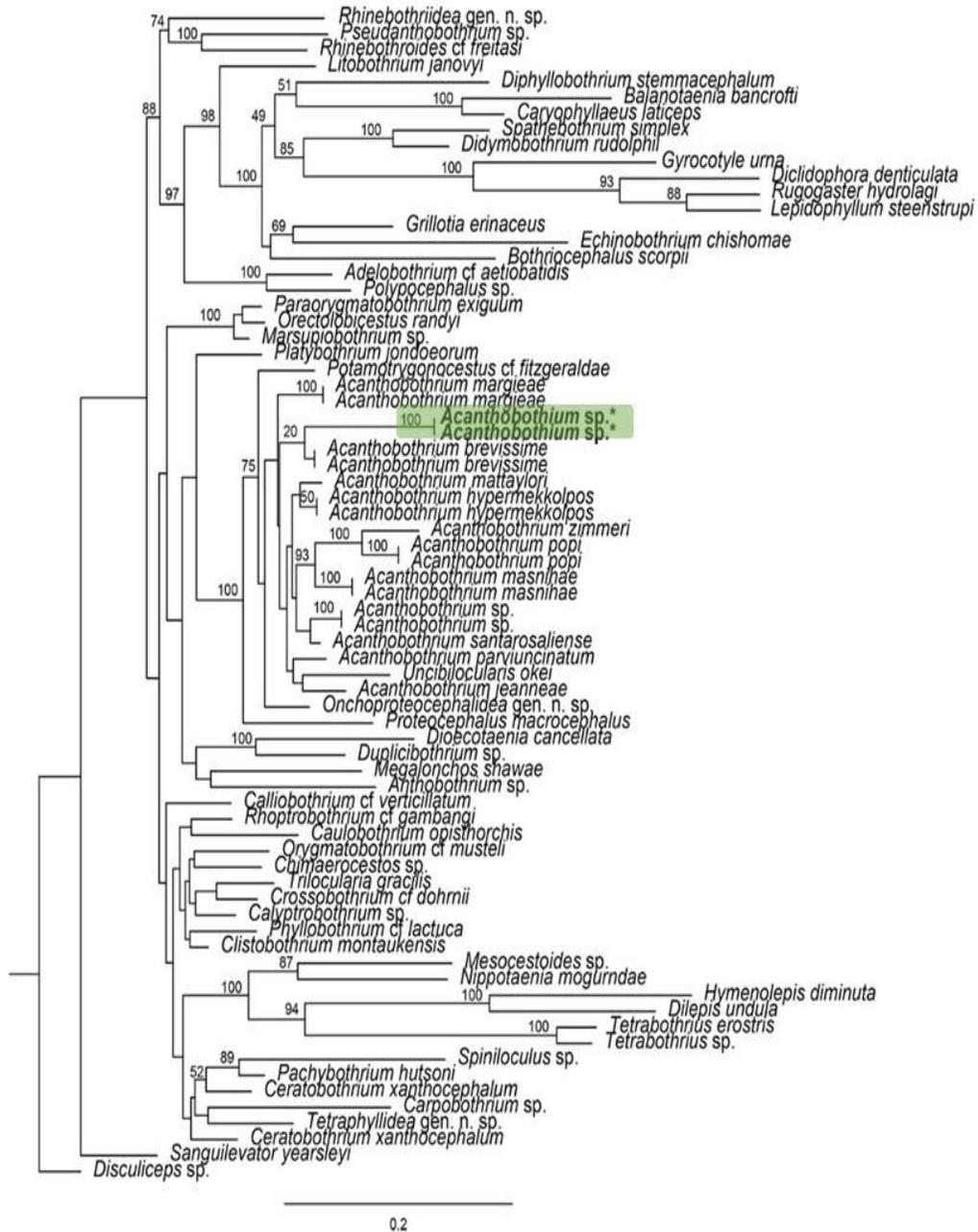


Figura 22. Hipótesis filogenética de la familia Onchobothriidae incluyendo a *Acanthobothrium* sp., cuya posición dentro del árbol se observa en cuadro verde, como resultado del análisis máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Phylum Rotifera Cuvier, 1817

Clase Hemirotopatoria (=Hemirotopifera) Markevich, 1989

Subclase Acanthocephala Koelreuther, 1771

Orden Echinorhynchida Southwell & Macfie, 1925

Familia Rhadinorhynchidae Lühe, 1912

Género *Rhadinorhynchus* sp. Lühe, 1911

***Rhadinorhynchus* sp. Lühe, 1911**

Especie tipo: *Rhadinorhynchus pristis*.

Hospedero tipo: pez sabueso.

Localidad tipo: Mar Báltico.

Descripción: Con base en siete ejemplares (cuatro machos y tres hembras) que miden 8.50-20.41 mm de largo y 0.12-0.24 mm de ancho. Cuerpo alargado, cilíndrico, ligeramente ensanchado en la región anterior. El tronco con espinas dispuestas en círculo en dos zonas separadas. Las espinas anteriores del tronco forman círculos completos y son pequeñas, mientras que las espinas posteriores son de mayor tamaño. Probóscide larga y bulbosa al final del extremo anterior, con 8-26 hileras de 20-27 ganchos cada una. Las hembras con más ganchos que los machos. Los ganchos dorsales son más delgados que los ganchos ventrales. Los ganchos posteriores son notablemente más pequeños que los anteriores. En machos los testículos son alargados en tándem. Glándulas de cemento largas y tubulares. En hembras el sistema reproductivo es largo El gonoporo en machos terminal y en hembras es subterminal (Fig. 23).

Sitio de infección: Intestino posterior.

Material examinado: CNHE 11562-11563, preparaciones permanentes teñidas con paracarmín de Mayer (cuatro ejemplares) y tricrómica de Gomori (tres ejemplares). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento 28S para tres ejemplares.

Comentarios taxonómicos: El número de espinas en la probóscide están dispuestas en hileras, variando en los ejemplares aquí estudiados; sin embargo, se encuentra dentro del intervalo establecido para el género (17-46) establecido por Amin *et al.* (2019). Existen 46 especies válidas del género *Rhadinorhynchus*. En México se ha registrado a *Rhadinorhynchus dujardini* y *Rhadinorhynchus* cf. *pristis* parasitando a *Ocyrus chrysurus* y *Scomberomorus sierra*, respectivamente, en los estados de Veracruz y Guerrero (Montoya-Mendoza *et al.* 2014, García-Prieto & Mendoza-Garfias 2016, Santos-Bustos *et al.* 2020a). Adicionalmente existen registros para el género en *Menticirrhus americanus* (Linnaeus 1758) y *Menticirrhus sexatilis* (Bloch & Schneider 1801), para el golfo de México y el Caribe, en *Caranx caballus* en Zapotalito, Oaxaca y *Sarda orientalis* en los estados de Guerrero y Oaxaca y *T. rhodopus* en el estado de Guerrero (García-Prieto *et al.* 2010, Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015, Gallegos-Navarro *et al.* 2018, Santos-Bustos *et al.* 2020b). Este es un nuevo registro para *Rhadinorhynchus* sp. para la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.

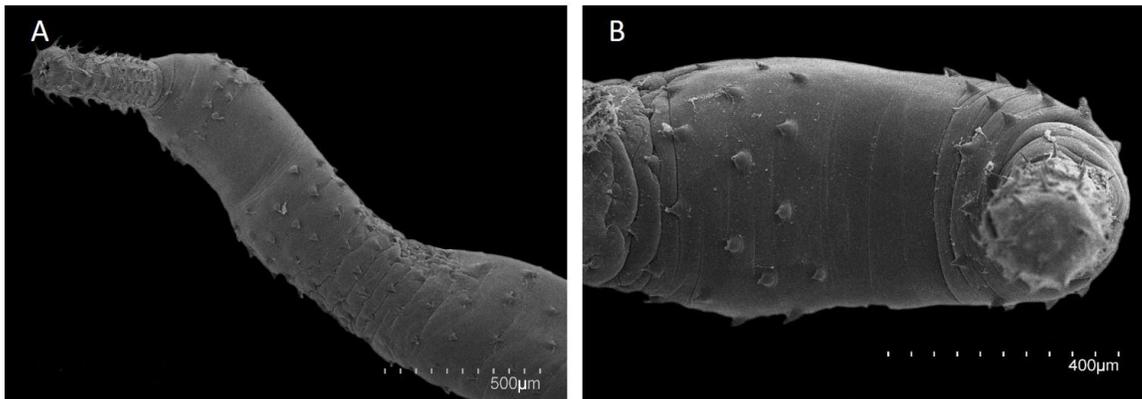


Figura 23. Fotografías de microscopía electrónica de barrido de un ejemplar de *Rhadinorhynchus* sp. A: espinas de la probóscide y del tronco; B: separación de las espinas del tronco.

El análisis filogenético por el método de parsimonia para el marcador 28S recuperó un árbol más parsimonioso de 7,503 pasos cada uno, y un IC=0.46 e IR=0.68 (Fig. 24); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para 28S se obtuvo un $-\ln = -34113.42$ (Fig. 25).

En cuanto a las distancias genéticas entre las secuencias obtenidas para *Rhadinorhynchus* sp., en este trabajo no varían (0%), lo que indica que todas las muestras corresponden a la misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 24-25), bajo los dos métodos, recuperan a *Rhadinorhynchus* sp., obtenida en el presente trabajo, agrupada con otra muestra de *Rhadinorhynchus* sp. registrada por García Varela & Nadler (2005), y a su vez como grupo hermano de *Transvena annulospinosa* (Transvenidae) que parasita a *Anampses neoguinaicus* (Labridae), coincidiendo con el trabajo de García-Varela & Nadler (2005). *Rhadinorhynchus* sp. ha sido molecularmente registrado en México por García-Varela & Nadler (2005) como parásito de peces de la familia Scianidae. Hasta el momento todas las especies de hospederos registradas pertenecen al orden Perciformes.

El presente trabajo presenta la primera caracterización molecular de *Rhadinorhynchus* sp. en *T. rhodopus* y el primer registro de la especie la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.

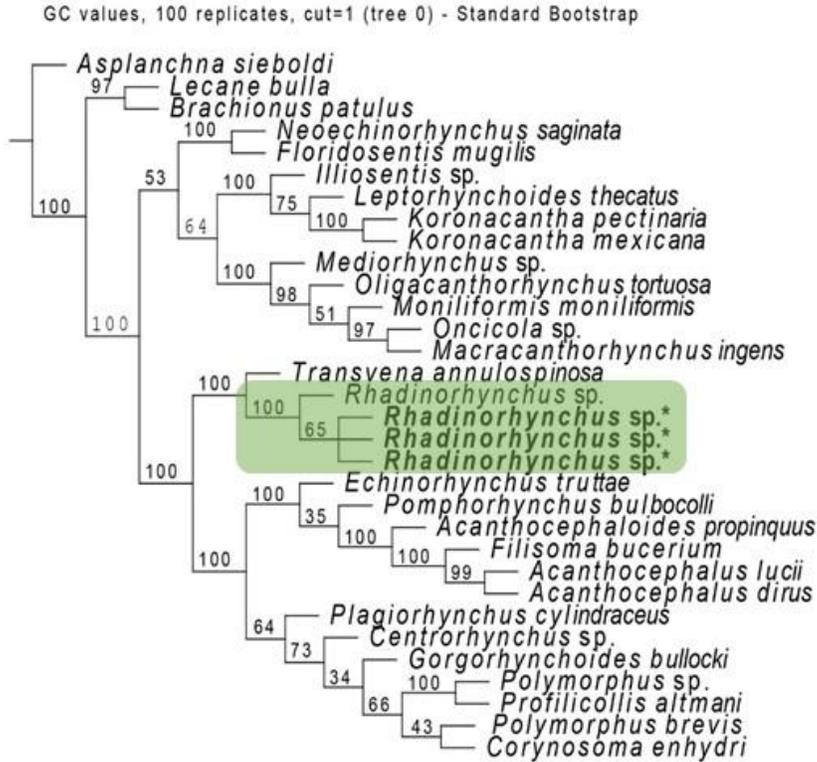


Figura 24. Hipótesis filogenética de Acanthocephala, incluyendo las muestras de *Rhadinorhynchus* sp. obtenidas en este estudio. La posición filogenética de estos ejemplares se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

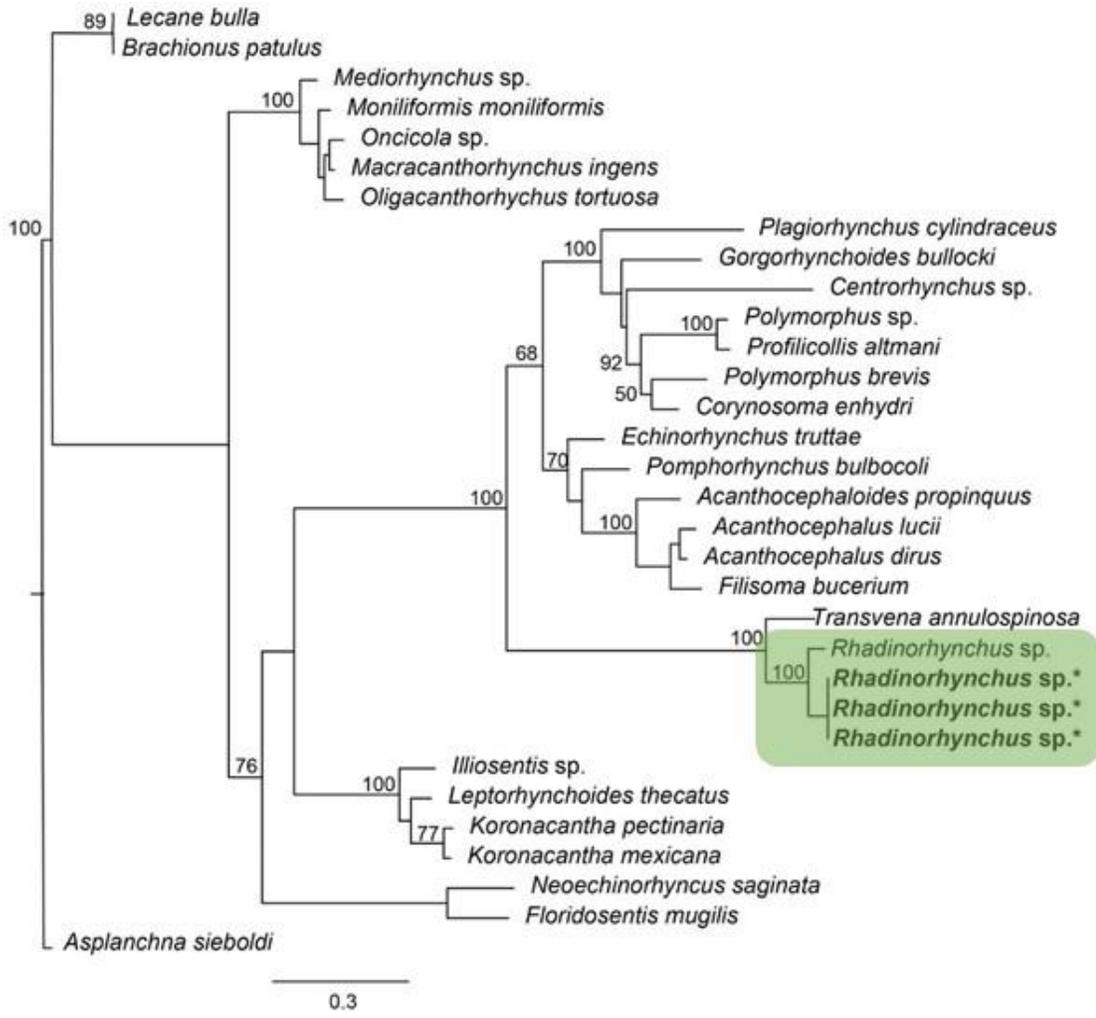


Figura 25. Hipótesis filogenética de Acanthocephala, incluyendo las muestras de *Rhadinorhynchus sp.* obtenidas en este estudio. La posición filogenética de estos ejemplares se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *: secuencias obtenidas a partir de los ejemplares recolectados para este trabajo.

Phylum Nematoda Cobb, 1932
Clase Chromadorea Inglis, 1983
Suclase Chromadoria Pearse, 1942
Orden Rhabditida Chitwood, 1933
Suborden Spirurina Railliet & Henry 1915
Familia Anisakidae Railliet & Hery, 1912
Género *Anisakis* Dujardin, 1845
***Anisakis typica* (Diesing, 1860) Baylis, 1920**

Hospedero tipo: Delfín no especificado.

Localidad tipo: No especificado en el Océano Atlántico.

Sinónimos: *Aniskis alexandri* (Hsü & Hoeppli 1933), *Anisakis tursiopsis* (Crusz 1946).

Descripción: Con base en seis ejemplares, que miden 15.69-25.02 mm de largo y 0.26-0.55 mm de ancho. Cuerpo cubierto por una cutícula gruesa. Poro excretor en el extremo anterior del cuerpo y detrás del diente larvario con orientación ventral. Base de los labios angosta. Ventrículo alargado. La unión del intestino y el ventrículo no es oblicua. Extremo posterior del cuerpo cónico terminando en un pequeño mucrón (Fig. 26).

Sitio de infección: Mesenterio.

Material examinadas: CNHE 11564-11567, preparaciones temporales montadas en lactofenol. Adicionalmente, se obtuvieron secuencias genéticas, a partir de la amplificación del segmento COX2 para cuatro ejemplares.

Comentarios taxonómicos: Las características morfológicas de los ejemplares estudiados en este trabajo son compatibles con la descripción realizada por Moravec *et al.* (1995). Dado que en el presente trabajo se obtuvieron ejemplares en estado larvario fue importante el uso de herramientas moleculares para la determinación específica de este nemátodo. En México, *A. typica* se ha registrado en

los estados del sur: Campeche, Yucatán y Quintana Roo, y al norte en Baja California Sur parasitando el mesenterio e intestino de Serranidae y Delphinidae (Moravec *et al.* 1995, 1997). Este es el primer registro de *A. typica* parasitando a *T. rhodopus* y para la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca.

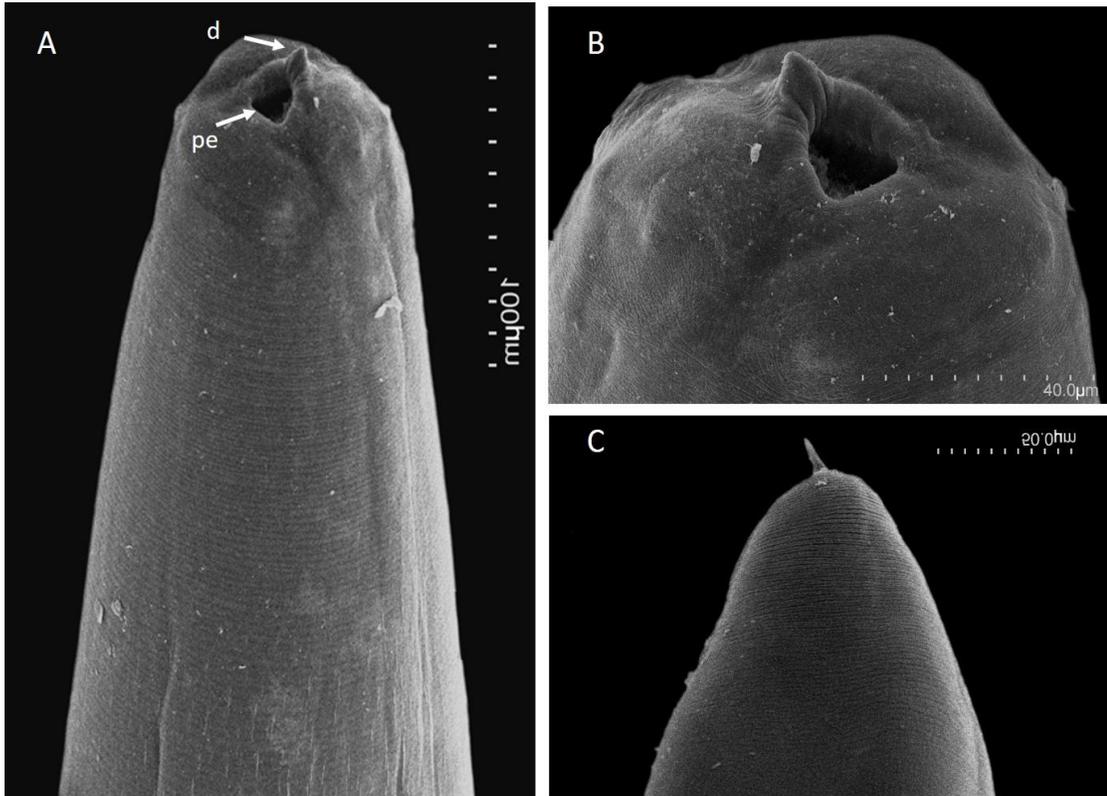


Figura 26. Fotografías de microscopía electrónica de barrido de un ejemplar de *Anisakis typica*. A: región anterior con el diente larvario (d) y poro excretor (pe); B: acercamiento de la región anterior; C: mucrón.

El análisis filogenético por el método de parsimonia para el marcador COX2 de *A. typica* recuperó 460 árboles más parsimoniosos de 769 pasos cada uno, y un IC=0.48 e IR=0.85 (Fig. 27); mientras que el método de máxima verosimilitud con el modelo evolutivo de GTR+G+I para COX2 se obtuvo un $-\ln = -4502.78$ (Fig. 28).

Las distancias genéticas entre las secuencias obtenidas para *A. typica* en este trabajo, varían entre 1-3.9% y presentan un promedio de 2.46%, valores relativamente altos, que se deben al alto grado de detección polimórfica del

marcador COX2, y por lo cual se considera que las muestras corresponden a una misma especie.

Los análisis filogenéticos (Figs. 27-28), bajo los dos métodos, recuperan a *A. typica* como un grupo monofilético que parasita a *Trichiurus leptus* (Trichuridae), *Pseudoperca numida* (Pinguipedidae), *Pseudoperca semifasciata* (Pinguipedidae) y *Pinguipes brasiliensis* (Pinguipedidae), todas especies del orden Perciformes; así como diversas especies de Delphinidae y Koggiidae, todas en Brasil (Borges *et al.* 2012, Pantoja *et al.* 2015, Di Azevedo *et al.* 2017). Las relaciones filogenéticas entre los complejos de especies de Anisakidae no está resuelto, y se refleja en los valores bajos de Bootstrap coincidiendo con los trabajos de Mattiucci & Nascetti (2006) Borges *et al.* (2012), Pantoja *et al.* (2015), Di Azevedo *et al.* (2017).

El presente trabajo presenta la primera caracterización de molecular de *Anisakis typica* en *T. rhodopus* y el primer registro de la especie en Puerto Ángel, Oaxaca.

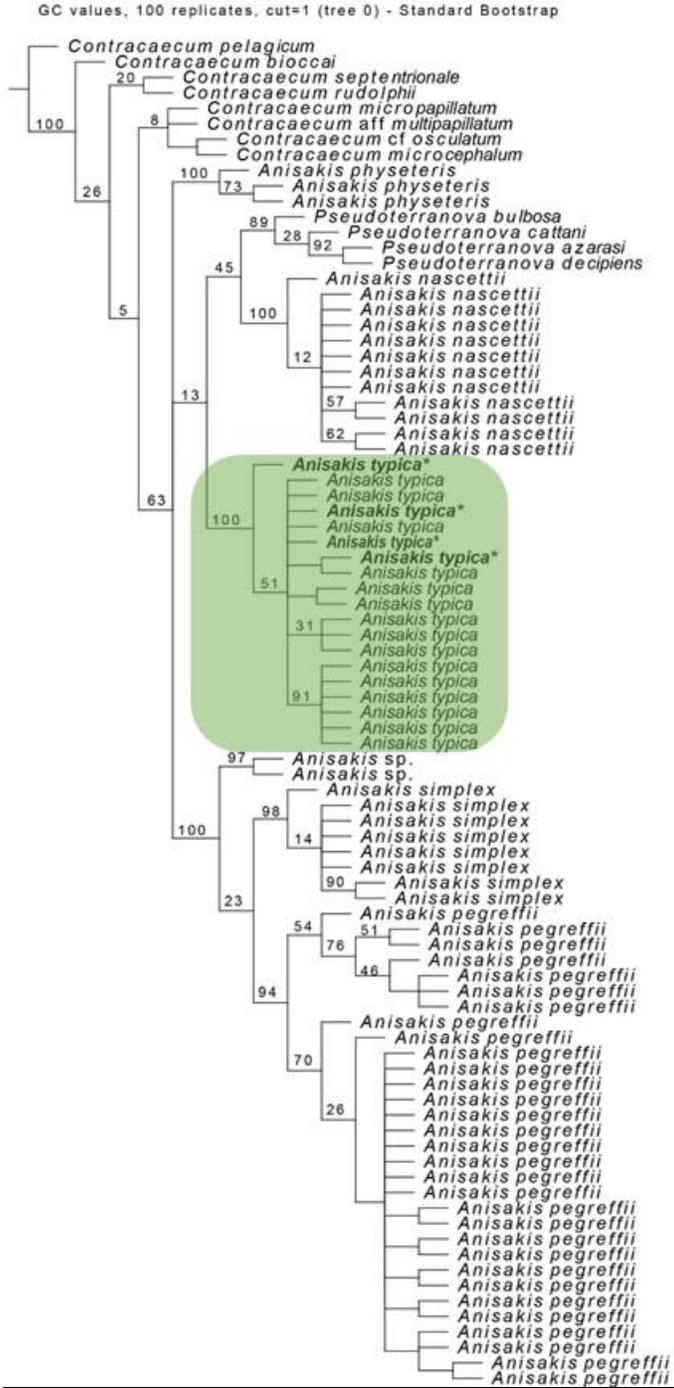


Figura 27. Hipótesis filogenética de Anisakidae, incluyendo a los ejemplares identificados como *Anisakis typica*, cuya posición dentro del árbol se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de parsimonia. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *=secuencias obtenidas a partir de ejemplares recolectados para este trabajo.

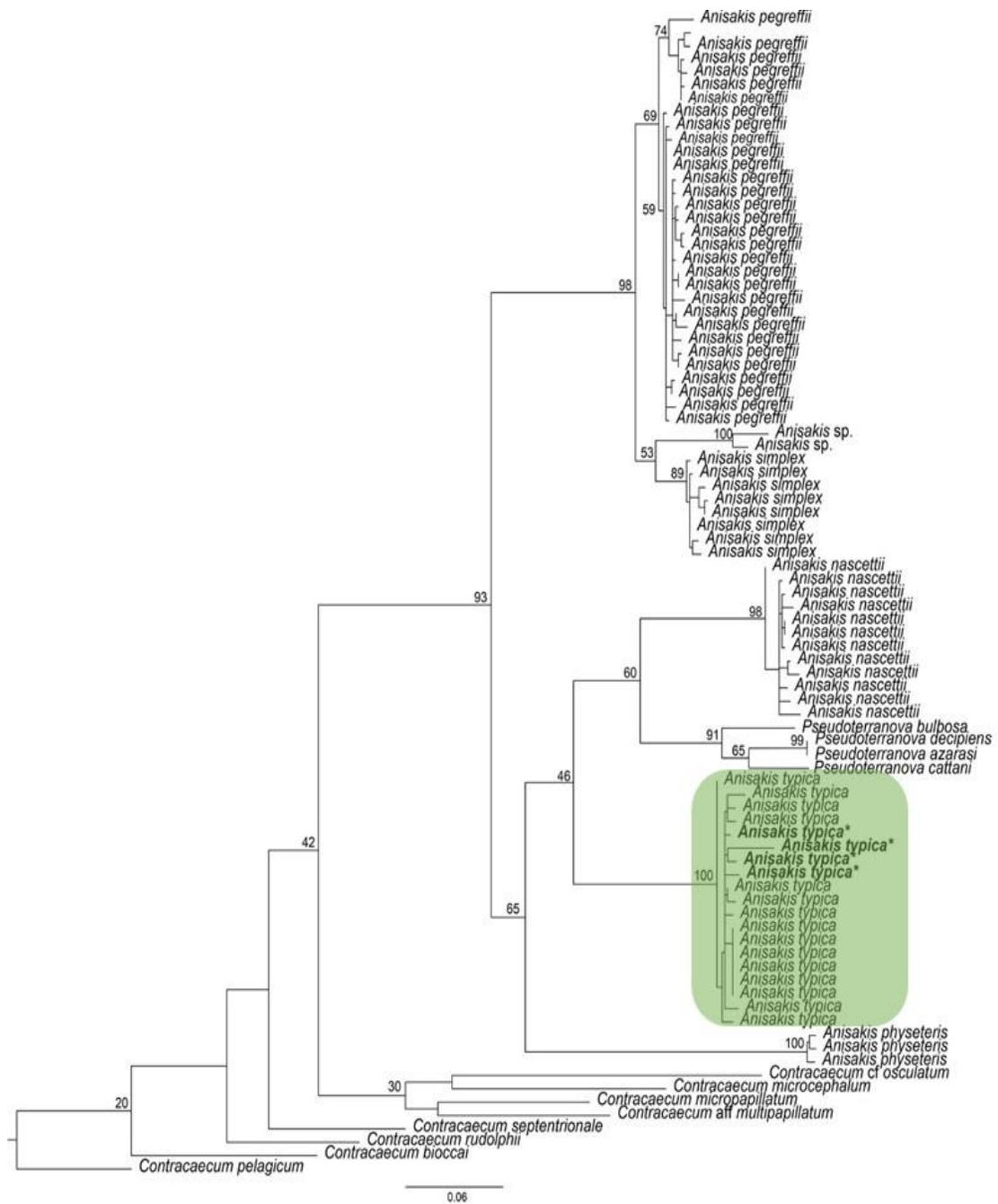


Figura 28. Hipótesis filogenética de Anisakidae, incluyendo a los ejemplares identificados como *Anisakis typica*, cuya posición dentro del árbol se señala en cuadro verde, como resultado del análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre los nodos representan valores de Bootstrap. *=secuencias obtenidas a partir de ejemplares recolectados para este trabajo.

Ecología de parásitos

Se caracterizaron las infecciones y las comunidades de helmintos (infracomunidad y componente de comunidad) de *T. rhodopus* recolectados en cinco periodos del año 2018, en Puerto Ángel, Oaxaca. A continuación, se muestran los resultados obtenidos.

Caracterización de las infecciones

De acuerdo con los valores de p que se obtuvieron por medio de la prueba exacta de Fisher, para las prevalencias (Fig. 29), y la prueba Bootstrap-t para la abundancia media e intensidad media (Figs. 30-31), los diferentes grupos de helmintos presentan distintos tipos de comportamiento en cuanto a los niveles de infección.

Los trematodos exhiben valores de prevalencia, abundancia e intensidad medias más altos en el segundo y quinto muestreo, este último con los valores más altos y el muestreo uno con los valores más bajos, con excepción de *Opechona pharyngodactyla*. Las especies *Aponurus laguncula* y *Monascus filiformis* presentan diferencias significativas entre los parámetros de infección para los diferentes muestreos, excepto la intensidad media de *A. laguncula* que no las presenta en ninguna temporada del año. En el caso de *Gonocercella pacifica* se considera una infección accidental debido a que se encontró un sólo individuo de esta especie en el muestreo de ene-feb (Figs. 29-31).

Los parámetros de las infecciones de los monogeneos con los valores más altos corresponden al segundo y cuarto muestreo, con una ligera elevación en el muestreo cinco para *Pyragraphorus hollisae* y el descenso mínimo registrado para *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*; de las dos especies, la última presentó más diferencias de infección entre los cinco muestreos (Figs. 29-31).

El cestodo *Acanthobothrium* sp. no muestra diferencias estadísticas significativas entre los muestreos donde fue encontrado (ene-feb y sep-oct) (Figs. 21-23); y se considera que *T. rhodopus* es un hospedero paraténico para este parásito, debido a que se recolectó solo en dos temporadas del año y con pocos individuos.

El nematodo, *Anisakis typica* tiene un patrón muy distinto al de los trematodos y monogeneos, debido a que no presenta ninguna diferencia estadística en los parámetros de infección entre las cinco temporadas muestreadas (Figs. 29-31), lo que indica que esta especie está presente en la misma proporción durante todo el año; además, se considera a *T. rhodopus* como hospedero intermediario para este parásito debido al estado de larva en que fue encontrado.

En el caso del acantocéfalo, *Rhadinorhynchus* sp., en los muestreos tres y cinco presenta los valores de prevalencia, abundancia e intensidad medias más altos, mientras que los valores mínimos obtenidos para todos los parámetros se observan en el muestreo cuatro; estadísticamente el muestreo tres es el que más difiere del resto de los muestreos para esta especie (Figs. 29-31).

Los intervalos de confianza calculados para los diferentes parámetros que describen las infecciones en general varían muy poco entre las especies de helmintos y entre los muestreos (Figs. 29-31).

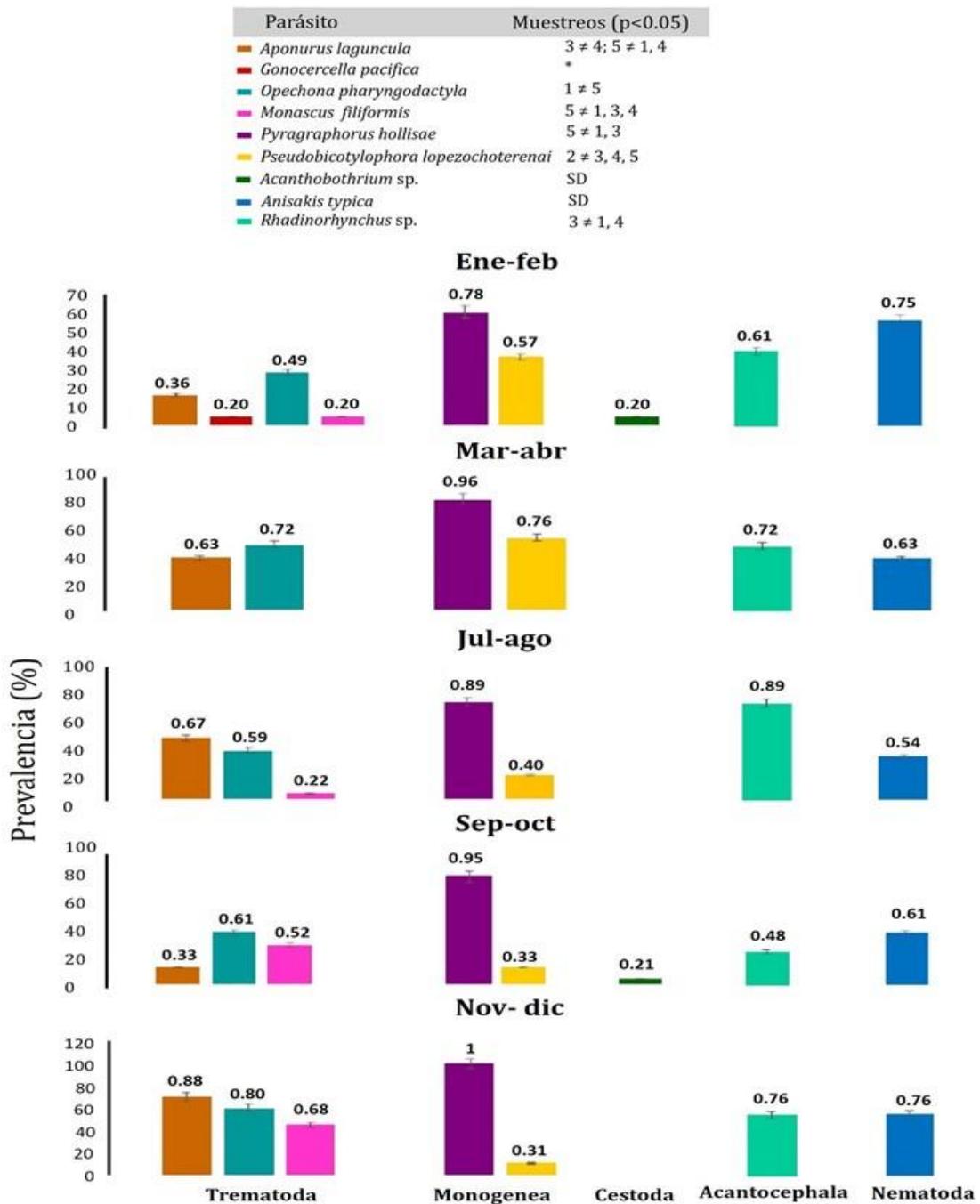


Figura 29. Prevalencia con intervalos de confianza de las infecciones por parásitos en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. En la parte superior se indican los muestréos, cuyos valores de p obtenidos en la prueba exacta de Fisher presentan diferencias estadísticas. Muestréos: 1= ene-feb, 2= mar-abr, 3= jul-ago, 4= sep-oct, 5= nov-dic. SD= no hay diferencias, *= especie encontrada en un solo muestreo.

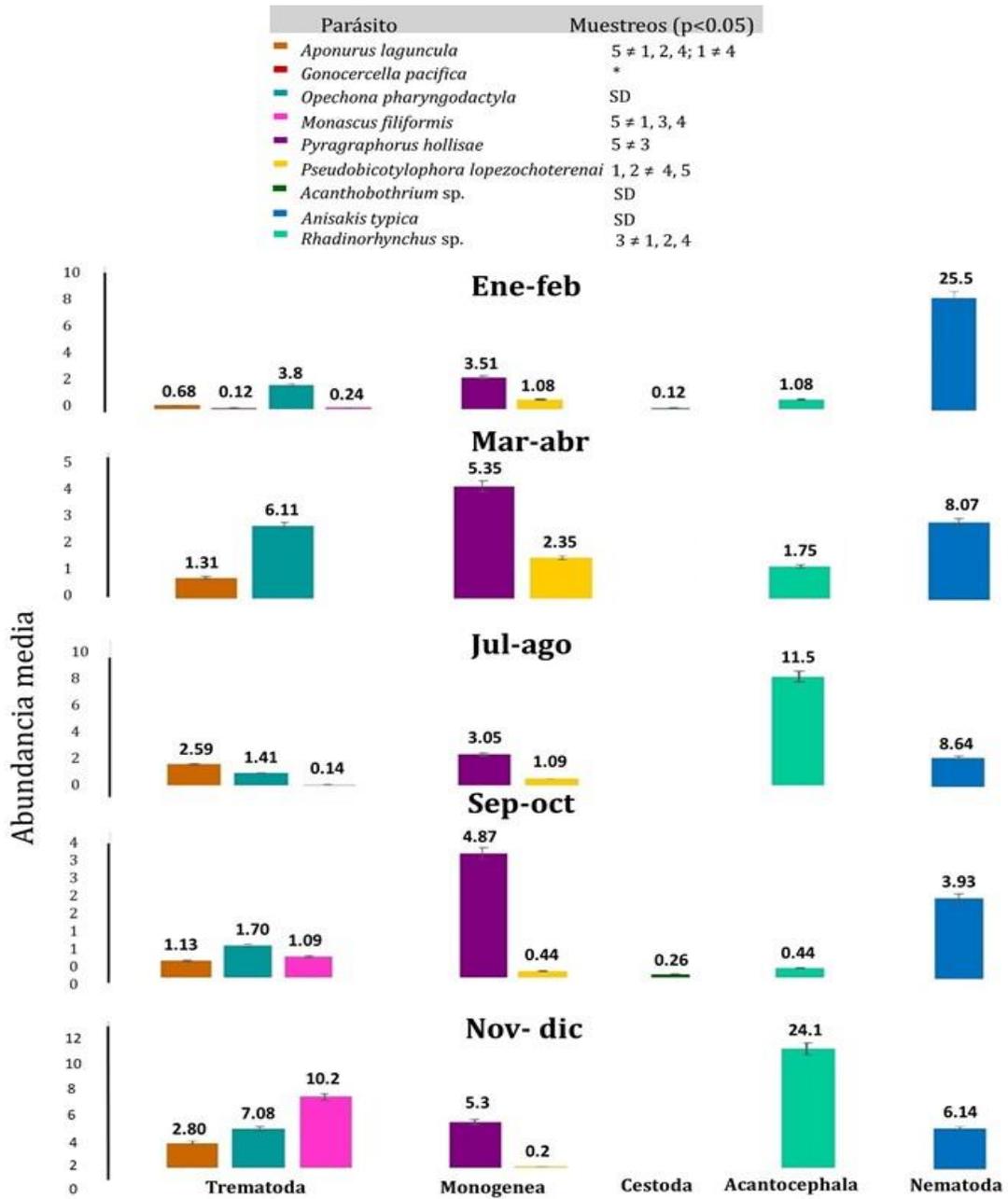


Figura 30. Abundancia media con intervalos de confianza de las infecciones por parásitos en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. En la parte superior se indican los muestréos, cuyos valores de p obtenidos en la prueba de Bootstrap-t presentan diferencias estadísticas. Muestréos: 1= ene-feb, 2= mar-abr, 3= jul-ago, 4= sep-oct, 5= nov-dic; SD= sin hay diferencias, *= especie encontrada en un solo muestréo.

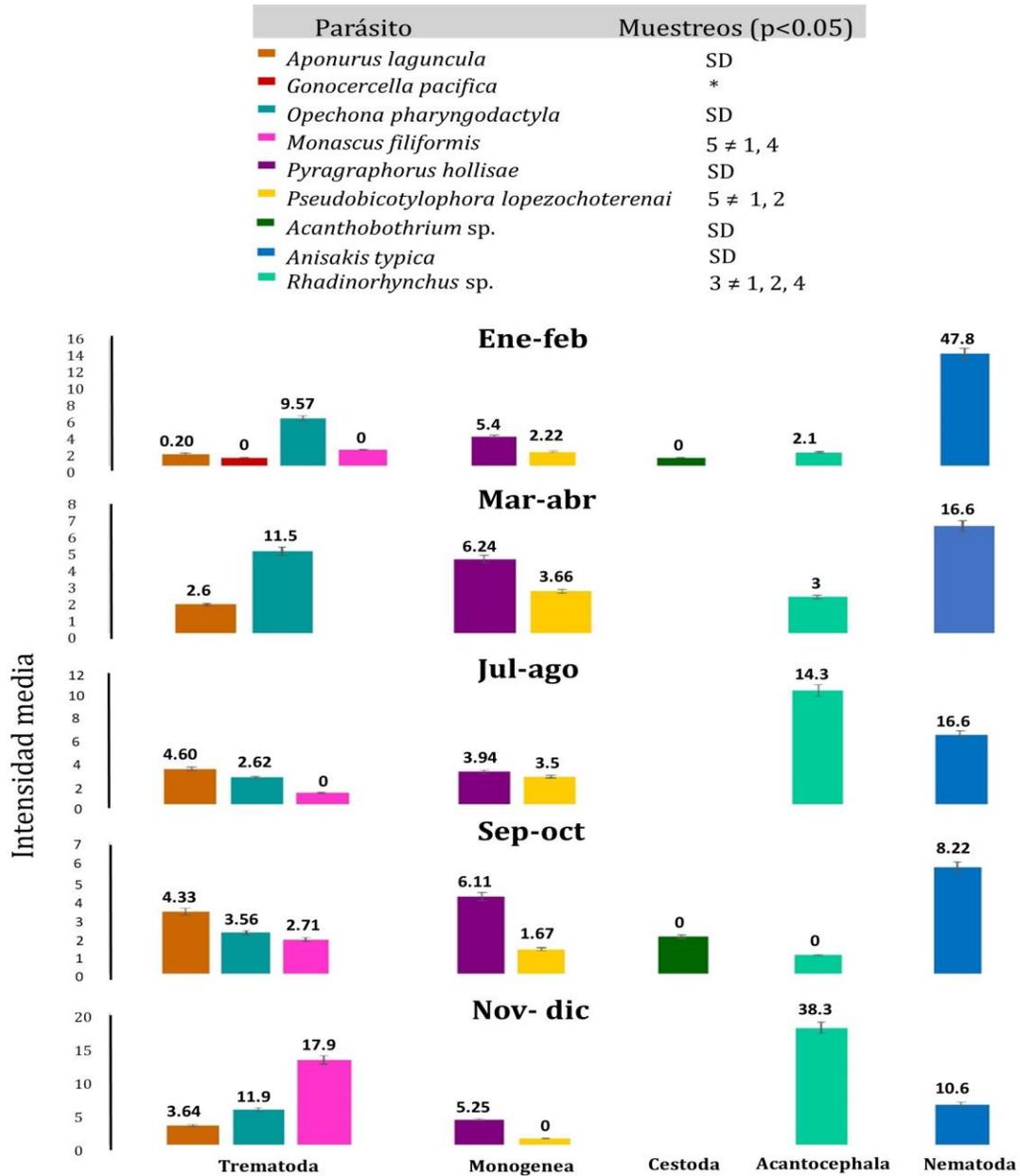


Figura 31. Intensidad media con intervalos de confianza de las infecciones por parásitos en *Trachinotus rhodopus* en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca. En la parte superior se indican los muestréos, cuyos valores de p obtenidos en la prueba de Bootstrap-t presentaron diferencias estadísticas. Muestréos: 1= ene-feb, 2= mar-abr, 3= jul-ago, 4= sep-oct, 5= nov-dic; SD= no hay diferencias, *= especie encontrada en un solo muestréo.

Estructura de las comunidades

Infracomunidades

El promedio de número de individuos dentro de las infracomunidades es mayor en los muestreos uno (ene-feb) y cinco (nov-dic), mientras que en el resto de los muestreos desciende notablemente, siendo el muestreo cuatro (sep-oct) el que cuenta con el valor promedio mínimo de individuos por infracomunidad (Tabla 6). Los promedios más altos de riqueza de especies se encuentran en los primeros dos muestreos, y descienden en los tres siguientes, siendo idénticos en las últimas dos temporadas muestreadas. En cambio, en los muestreos dos y cinco la diversidad es más alta debido a la uniformidad de la abundancia proporcional de los parásitos, la cual se ve reflejada en sus valores altos de equidad y valores bajos de dominancia (Tabla 6). Por otro lado, tres especies de helmintos dominaron más del 50% de las infracomunidades de *T. rhodopus* infectados en cada muestreo; el nematodo *Anisakis typica* dominó en el muestreo uno (ene-feb), mientras que el monogeneo *Pyragraphorus hollisae* dominó los muestreos dos y cuatro (mar-abr, sep-oct) y finalmente, el acantocéfalo *Rhadinorhynchus* sp. tuvo dominancia en las infracomunidades de los muestreos tres y cinco (jul-ago, nov-dic) (Tabla 6). En cuanto a la similitud cualitativa y cuantitativa de las infracomunidades es reducida, ya que ninguna supera el valor de 0.5 (Tabla 6). Dicha disimilitud se evaluó mediante la prueba de PERMANOVA por el índice de Bray Curtis (Tabla 7) entre pares, y cuyos resultados mostraron diferencias significativas para la mayoría de las infracomunidades.

La abundancia de las especies de helmintos, así como su riqueza, diversidad y número total de parásitos, variaron de independientemente de las características biológicas de los hospederos, como talla y sexo, de acuerdo con los valores de p (>0.05) obtenidos por medio del coeficiente no paramétrico por intervalos de Spermán con el cual se les correlacionó.

Tabla 6. Atributos de las infracomunidades de helmintos de *Trachinotus rhodopus* en Puerto Ángel, Oaxaca. Se muestran los intervalos para los diferentes muestreos.

Índices	Muestreo 1 (ene-feb)	Muestreo 2 (mar-abr)	Muestreo 3 (jul-ago)	Muestreo 4 (sep-oct)	Muestreo 5 (nov-dic)
Individuos	27.7 ± 16.9	12.8 ± 7.8	14.4 ± 10.9	8 ± 5.6	28 ± 21
Riqueza	3.1 ± 1.74	3.36 ± 1.11	2.81 ± 0.95	2.47 ± 1.23	2.47 ± 1.23
Diversidad (Brillouin)	0.53 ± 0.45	0.69 ± 0.29	0.53 ± 0.28	0.44 ± 0.34	0.79 ± 0.29
Equidad (Brillouin)	0.60 ± 0.42	0.81 ± 0.24	0.70 ± 0.27	0.56 ± 0.39	0.82 ± 0.14
Dominancia (Berger- Parker)	0.68 ± 0.25	0.56 ± 0.19	0.69 ± 0.19	0.74 ± 0.20	0.59 ± 0.16
Índice de Jaccard	0.34 ± 0.25	0.42 ± 0.21	0.37 ± 0.24	0.31 ± 0.25	0.50 ± 0.19
Índice de Morisita	0.40 ± 0.32	0.44 ± 0.27	0.44 ± 0.35	0.40 ± 0.35	0.38 ± 0.33
Especie dominante	<i>Anisakis typica</i>	<i>Pyragraphorus hollisae</i>	<i>Rhadinorhynchus sp.</i>	<i>Pyragraphorus hollisae</i>	<i>Rhadinorhynchus sp.</i>

Tabla 7. Valores de *p* del PERMANOVA obtenidos por medio del índice de Bray Curtis para las infracomunidades de helmintos de *Trachinotus rhodopus*.
*=infracomunidades con diferencias estadísticamente significativas.

	Muestreo 1 (ene-feb)	Muestreo 2 (mar-abr)	Muestreo 3 (jul-ago)	Muestreo 4 (sep-oct)	Muestreo 5 (nov-dic)
Muestreo 1 (ene-feb)	-	-	-	-	-
Muestreo 2 (mar-abr)	0.35	-	-	-	-
Muestreo 3 (jul-ago)	0.002*	0.001*	-	-	-
Muestreo 4 (sep-oct)	0.18	0.04*	0.003*	-	-
Muestreo 5 (nov-dic)	0.017*	0.0009*	0.003*	0.004*	-

Componentes de comunidad

La riqueza de especies a nivel de componentes de comunidad varía de 6-9 en los cinco muestreos (Fig. 32), en las que se muestra que las curvas de acumulación de especies alcanzaron la asíntota asegurando de esta forma la representatividad de los muestreos, lo cual fue confirmado con diferentes estimadores de riqueza Clench, Chao1, Chao2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap (Tabla 8). Los resultados mostraron que los estimadores Chao1 y Bootstrap fueron los mejores para determinar la representatividad de los muestreos, al tener un menor sesgo y mayor precisión de acuerdo con los datos observados. Por otro lado, el comportamiento que se observa en las curvas refleja el peso que tiene la presencia de las especies de helmintos accidentales y paraténicos; y además, se aprecia que los periodos de muestreo uno (ene-feb) y cuatro (sep-oct) se comportan de forma distinta que el resto de las curvas; lo mismo sucede con el muestreo dos (mar-abr) que alcanzó su asíntota por debajo de las otras curvas.

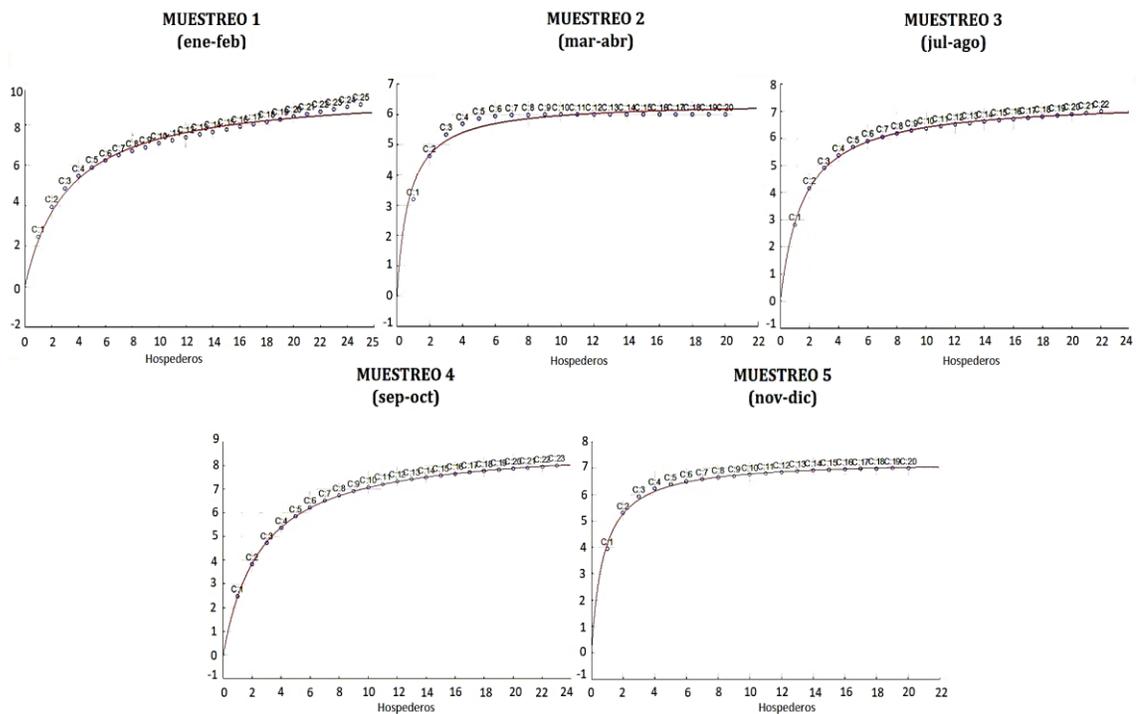


Figura 32. Curvas de acumulación ajustadas a la ecuación de Clench.

Tabla 8. Estimadores de riqueza de especies de helmintos para las cinco temporadas muestreadas de *Trachinotus rhodopus* en Puerto Ángel, Oaxaca.

Muestreo	Clench	Chao 1	Chao 2	Jacknife 1	Jacknife 2	Bootstrap	Riqueza observada
1 (ene-feb)	8.57	9.49	11.88	11.88	14.64	10.09	9
2 (mar-abr)	6.17	6	6	6	6	6	6
3 (jul-ago)	6.92	7	7	7.95	8.86	7.37	7
4 (sep-oct)	8	8	8	8.95	9.86	8.44	8
5 (nov-dic)	7.39	7	7	7	6.14	7.12	7

Los componentes de comunidad con mayor riqueza de especies comprenden los muestreos uno y cuatro (distintos en las infracomunidades, ver Tabla 7), aunque estos no necesariamente presentan la mayor cantidad de individuos. El comportamiento de los índices de diversidad, equidad y dominancia es similar al de las infracomunidades, debido a que los valores más altos de diversidad y equidad corresponden a los muestreos dos y cinco, junto con los valores más bajos de dominancia. En los componentes de comunidad, las especies dominantes son las mismas que dominan las infracomunidades (Tablas 6 y 9).

Tabla 9. Atributos de los componentes de comunidad de *Trachinotus rhodopus* en Puerto Ángel, Oaxaca, durante el año 2018.

Índices	Muestreo 1 (ene-feb)	Muestreo 2 (mar-abr)	Muestreo 3 (jul-ago)	Muestreo 4 (sep-oct)	Muestreo 5 (nov-dic)
Riqueza	9	6	7	8	7
Individuos	338	244	318	184	560
Diversidad (Shannon)	1.25	1.59	1.38	1.47	1.64
Equidad (Shannon)	0.92	0.97	0.94	0.94	0.98
Dominancia (Berger-Parker)	0.58	0.31	0.51	0.42	0.34
Especie dominante	<i>Anisakis typica</i>	<i>Pyragraphorus hollisae</i>	<i>Rhadinorhynchus sp.</i>	<i>Pyragraphorus hollisae</i>	<i>Rhadinorhynchus sp.</i>

La similitud cualitativa entre los muestreos es alta debido a que sus valores entre pares comparados oscilan de 0.66-1; sin embargo, los muestreos uno y dos son notablemente diferentes que el resto de las temporadas muestreadas, debido a que entre ellas presentan el valor de similitud más bajo (Tabla 10). En cambio, la similitud cuantitativa entre pares comparados difiere notablemente para todos los muestreos (0.39-0.91); sin embargo, los periodos que comprenden los muestreos uno y tres son los menos similares debido a que presentan el valor más bajo de similitud (0.39) (Tabla 11). Por otro lado, en los dendrogramas se muestra que las temporadas más parecidas cualitativa y cualitativamente corresponden al muestreo tres y cinco (Fig. 33).

Tabla 10. Comparación de la similitud entre componentes de comunidad por medio del índice de Jaccard (similitud cualitativa).

	Muestreo 1 (ene-feb)	Muestreo 2 (mar-abr)	Muestreo 3 (jul-ago)	Muestreo 4 (sep-oct)	Muestreo 5 (nov-dic)
Muestreo 1 (ene-feb)	-	-	-	-	-
Muestreo 2 (mar-abr)	0.66	-	-	-	-
Muestreo 3 (jul-ago)	0.77	0.85	-	-	-
Muestreo 4 (sep-oct)	0.88	0.75	0.75	-	-
Muestreo 5 (nov-dic)	0.77	0.85	1	0.87	-

Tabla 11. Comparación de la similitud entre componentes de comunidad por medio del índice de Morisita (similitud cuantitativa).

	Muestreo 1 (ene-feb)	Muestreo 2 (mar-abr)	Muestreo 3 (jul-ago)	Muestreo 4 (sep-oct)	Muestreo 5 (nov-dic)
Muestreo 1 (ene-feb)	-	-	-	-	-
Muestreo 2 (mar-abr)	0.71	-	-	-	-
Muestreo 3 (jul-ago)	0.39	0.53	-	-	-
Muestreo 4 (sep-oct)	0.74	0.91	0.43	-	-
Muestreo 5 (nov-dic)	0.41	0.59	0.85	0.53	-

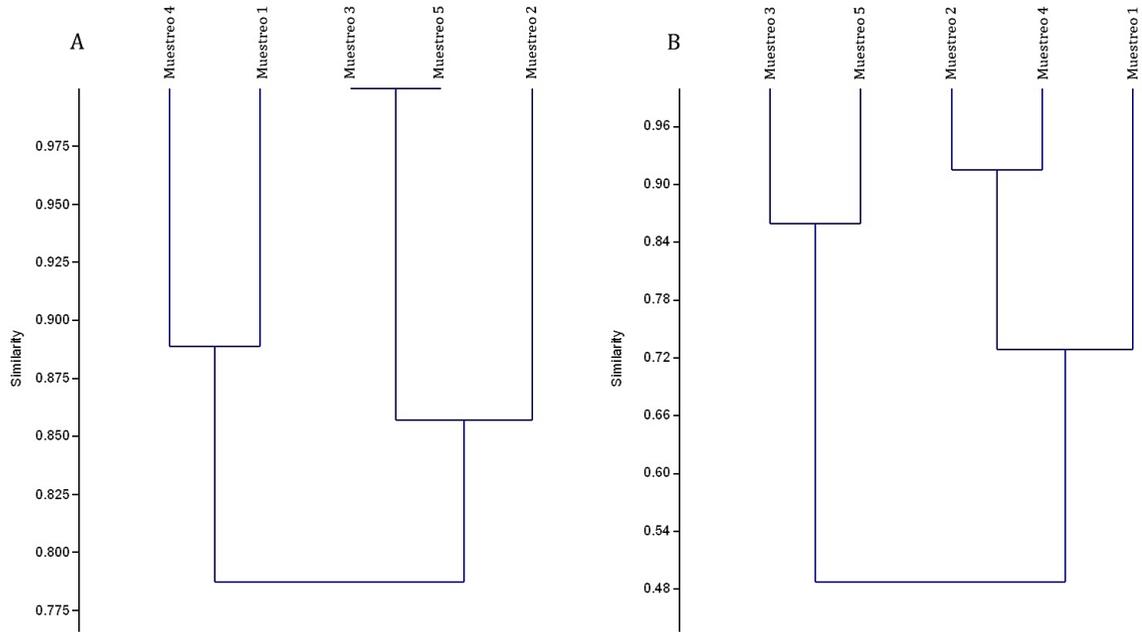


Figura 33. Dendrogramas de similitud de los componentes de comunidad de *Trachinotus rhodopus* en Puerto Ángel, Oaxaca. A: similitud cualitativa (índice de Jaccard); B: similitud cuantitativa (índice de Morisita).

Discusión

Registro helmintológico

Con base en los registros previos y los resultados obtenidos en el presente trabajo, las infecciones parasitarias en *Trachinotus rhodopus* han registrado entre 13 y 20 especies de helmintos para diferentes localidades del Pacífico mexicano (Tabla 12) (Pulido-Flores 1997, Pérez-Ponce de León *et al.* 1999, Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015); entre las especies registradas previamente se encuentran *Gonocercella pacifica*, *Opechona pharyngodactyla*, *Aponurus laguncula*, *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, *Pyragraphorus hollisae* y *Rhadinorhynchus* sp.; todas ellas también se registran en este trabajo (Tabla 12). Asimismo, *Monascus filiformis*, *Acanthobothrium* sp. y *Anisakis typica* se registran por primera vez en este pez hospedero. Los registros para las nueve especies de helmintos encontrados en Puerto Ángel, Oaxaca, son nuevos para la localidad de estudio e incluso para el estado de Oaxaca, con excepción de *M. filiformis*, *G. pacifica* y *Rhadinorhynchus* sp.

que previamente se habían registrado en las localidades de Puerto Escondido y Salina Cruz, Oaxaca, en el primer caso (Lamothe-Argumedo 1969b, Pérez-Ponce de León *et al.* 2007) y en Zapotalito, Oaxaca, para los dos últimos (Gallegos-Navarro *et al.* 2018, Santos-Bustos *et al.* 2020^a).

Asimismo, cada especie representa una familia, por lo cual se reconocen cuatro familias de trematodos: Derogenidae, Lepocreadiidae, Fellodistomidae y Lecithasteridae; dos familias de monogeneos: Discocotylidae y Pyragraphoridae; una familia de cestodos: Onchobothriidae; una familia de acantocéfalos: Rhadinorhynchidae y una familia de nematodos: Anisakidae.

Las contribuciones más recientes respecto al estudio de los parásitos en *T. rhodopus* (incluyendo este trabajo), incrementan considerablemente la riqueza de helmintos a 29 especies (Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015 y el presente estudio) (Tabla 12), de las cuales sólo *Gonocercella pacifica*, *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* y *Pyragraphorus hollisae* han sido registradas en todas las localidades en las que se ha investigado la helmintofauna de este carángido, las cuales incluyen a los estados de Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. De este modo, *T. rhodopus* es el pez con mayor riqueza helmintológica (29 especies) de todo el Pacífico mexicano.

Los monogeneos *Pyragraphorus hollisae* y *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* se han registrado exclusivamente en especies del género *Trachinotus*: *P. hollisae* únicamente en *T. rhodopus*, y *P. lopezochoterenai* en *T. rhodopus* y *T. kennedyi*, por lo que se consideran específicas para este género de peces (Mendoza-Garfias *et al.* 2017). En el caso de los trematodos *Aponurus laguncula* y *Monascus filiformis*, cuentan con un solo registro en las localidades de Tenacatita, Jalisco y Puerto Escondido, Oaxaca, respectivamente (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007), la primera especie como parásito de *T. rhodopus* y la segunda en *Selar crumenophthalmus*, siendo el presente trabajo el segundo registro para ambas especies de trematodos en México y, en el caso de *M. filiformis*, *T. rhodopus* representa una nueva especie de hospedero.

De las especies de trematodos previamente registradas en la helmintofauna de *T. rhodopus* (Tabla 12), se encuentra el hallazgo de *Hypocreadium myohelicatum*

realizado por Ponciano (1986) quien recolectó 82 ejemplares, en Puerto Ángel, Oaxaca; sin embargo, en el presente estudio no fue observado este parásito, a pesar de haber estudiado 110 ejemplares del mismo hospedero. La ausencia de *H. myohelicutum* se atribuye a la especificidad hospedatoria, dado que este trematodo pertenece a la familia Lepocreadiidae, cuyas especies que la conforman, tienen preferencia por los peces de la familia Balistidae (Ponciano 1986), lo que se refleja en los registros de este trematodo parasitando a *Balistes capistratus* y *Sufflamen verres* para diferentes localidades del Pacífico mexicano (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007).

Por otro lado, en este trabajo se registró por segunda ocasión al nematodo *Anisakis typica* para las costas del Pacífico mexicano, el primer registro fue realizado por Aguilar-Aguilar *et al.* (2001), en La Paz, Baja California Sur, en el delfín *Stenella longirostris*, que es su hospedero definitivo. La identidad taxonómica a nivel específico de este nematodo se logró por la integración de los caracteres morfológicos y moleculares, y su registro resulta valioso porque las especies de la familia Anisakidae son consideradas de importancia médica y económica, ya que pueden infectar humanos y ocasionar pérdidas económicas para la industria pesquera (Measures 2014).

El registro de *Rhadinorhynchus* sp. en el presente trabajo, ha sido considerado como una especie aún no descrita por Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) con base en material recolectado en Acapulco, Guerrero; sin embargo, es importante señalar que en México, existen registros para el género, parasitando a diferentes peces marinos como *Ocyurus chrysurus* en el Caribe, *Menticirrhus americanus* y *M. sextilis* en la Laguna de Alvarado, Veracruz (García-Prieto *et al.* 2010), *Caranx caballus* en Zapotalito, Oaxaca y *Sarda orientalis* en los estados de Guerrero y Oaxaca (Gallegos-Navarro *et al.* 2018, Santos-Bustos *et al.* 2020b), por lo que es probable que existan cuando menos dos especies del género, una para la región del golfo de México y otra para el Pacífico mexicano, que aún no han sido descritas, ya que los registros corresponden a diferentes especies de peces y regiones geográficas. Asimismo, este trabajo representa el segundo registro para el género en *T. rhodopus*.

Tabla 12. Registro histórico de las especies de helmintos que parasitan al carángido *Trachinotus rhodopus* en México. CJ=Chamela, Jalisco; TJ= Tenacatita, Jalisco; CTL=Chamela-Tenacatita, Jalisco; AG=Acapulco, Guerrero; ZG= Zihuatanejo, Guerrero; LCM=Lázaro Cárdenas, Michoacán; MS=Mazatlán, Sinaloa; PAO= Puerto Ángel, Oaxaca; *= nuevos registros.

Grupo	Familia	Especie	Localidad	Sitio de infección	Referencia
Aspidogastrea	Aspidogasteridae	<i>Lobatostoma pacificum</i>	CJ, AG	Intestino	Pulido-Flores, (1997), Santos-Bustos (2015)
Trematoda	Acanthocolpidae	<i>Stephanostomum ditrematis</i>	AG, LCM	Intestino	Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
	Derogenidae	<i>Gonocercella pacifica</i>	CJ, AG, LCM, PAO*	Estómago	Pulido-Flores, (1997), Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) Este estudio
	Fellodistomidae	<i>Protoeces</i> sp.	AG, LCM	Intestino	Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
		<i>Monascus filiformis</i>	PAO*	Intestino	Este estudio
	Gorgoderidae	<i>Phyllodistomum carangis</i>	CJ, AG	Intestino	Pulido-Flores, (1997), Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
		<i>Phyllodistomum</i> sp.	AC, LCM	Intestino	
	Hemiuridae	<i>Ectenurus virgulus</i>	CJ, AG, LCM	Estómago, intestino y ciegos	Pulido-Flores, (1997), Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
		<i>Lecithochirium microstomum</i>	CJ	Estómago e intestino	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999)
	Hirudinellidae	<i>Hirudinella ventricosa</i>	CJ	Estómago e intestino	Pulido-Flores (1997)
	Lecithasteridae	<i>Aponurus laguncula</i>	CT, PAO*	Intestino	León-Règagnon <i>et al.</i> (1997) Este estudio
	Lepocreadiidae	<i>Hypocreadium myohelicatum</i>	PAO	Estómago	Ponciano (1986)
		<i>Opechona pharyngodactyla</i>	CTJ, PAO*	Intestino	Pulido-Flores (1997) Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999) Este estudio
	Opecoelidae	<i>Dactylostomum winteri</i>	CJ	Ciegos e intestino	Pulido-Flores (1997)
<i>Pseudopecoelus priacanthi</i>		CJ	Intestino	Pulido-Flores (1997)	
Monogenea	Chauhaneidae	<i>Pseudomazocraes selene</i>	CJ	Branquias	Pulido-Flores (1997)

Grupo	Familia	Especie	Localidad	Sitio de infección	Referencia
	Dactylogyridae	Ancyrocephalinae gen. sp	CJ, AG	Branquias	Pulido-Flores (1997), Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
	Discocotylidae	<i>Pseudobicotylophora lopezochoterenai</i>	CJ, MS, AG, ZG, LCM, PAO*	Branquias	Pulido-Flores (1997), Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999), Santos- Bustos & Velazco- Arias (2015) Este estudio
	Pyragraphoridae	<i>Pyragraphorus hollisae</i>	CJ, AG, ZG, LCM PAO*	Branquias	Pulido-Flores, (1997), Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999) Santos- Bustos & Velazco- Arias (2015) Este estudio
Cestoda	Onchoprotecephalidae	<i>Acanthobothrium</i> sp.	PAO*	Intestino	Este estudio
	Tetraphyllidae	Tretraphyllidea gen. sp.	CJ, AG	Ciegos e intestino	Pulido-Flores (1997), Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015)
Acanthocephala	Rhadinorhynchidae	<i>Rhadinorhynchus</i> sp.	AG, LCM, PAO*	Intestino	Santos-Bustos y Velazco-Arias (2015) Este estudio
Nematoda	Anisakidae	<i>Anisakis</i> sp.	CJ	Estómago, intestino y ciegos	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999)
		<i>Anisakis typica</i>	PAO*	Mesenterio	Este estudio
		<i>Contraecum</i> sp.	CJ, AG, LCM	Estómago, intestino y ciegos	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999), Santos- Bustos & Velazco- Arias (2015)
		<i>Hysterothylacium</i> sp.	CJ, AG, LCM	Mesenterio e intestino	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999), Santos- Bustos & Velazco- Arias (2015)
		<i>Pseudoterranova</i> sp.	CJ	Estómago, intestino y ciegos	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999)
		<i>Raphidascaris</i> sp.	CJ	Estómago, intestino y ciegos	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999)
	Cystidicolidae	<i>Spinitectus</i> sp.	CJ	Intestino	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> (1999)

Sistemática filogenética

Los genes mitocondriales COX2 y nuclear 28S, se han empleado intensivamente en el estudio de las relaciones filogenéticas de los helmintos, en particular, el COX2 para Nematoda y el 28S para el resto de los taxones estudiados aquí. De acuerdo con diferentes autores, la señal filogenética de estos marcadores permite resolver las relaciones a diferentes niveles taxonómicos (Jovelin & Justine 2001, Olson *et al.* 2003, García-Varela & Nadler 2005, Bray *et al.* 2009, Caira *et al.* 2014, Pantoja *et al.* 2015, Di Azevedo *et al.* 2017, Díaz-González Gómez 2018, Pérez-Ponce de León *et al.* 2018, Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena 2019). Sin embargo, es importante señalar que existen grupos cuyas filogenias han sido difíciles de resolver, como es el caso de algunas familias de trematodos (Pérez-Ponce de León & Hernández-Mena 2019), lo cual también fue evidenciado en el presente trabajo con *Aponurus laguncula* (Lecithasteridae) y *Opechona pharyngodactyla* (Lepocreadiidae), lo cual apunta a la necesidad de realizar trabajos filogenéticos más exhaustivos en ambos grupos, y de esta forma poner a prueba la monofilia de las familias en las que estas especies han sido clasificadas.

Por otro lado, los análisis filogenéticos de las especies de monogéneos *Pyragraphorus hollisae* y *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, reportadas en el presente trabajo, recuperaron a ambas especies dentro de la subclase Polypisthocotylea, para la cual se ha sugerido, que la mayoría de las especies que la conforman son estenóxenas, es decir, que las especies que pertenecen a esta subclase tienen alta especificidad hospedatoria y, por lo tanto, se espera que la filogenia de los parásitos refleje la filogenia de los hospederos (Fahrenholz 1913, Jovelin & Justine 2001), por lo que la antigüedad del hospedero se refleja en la antigüedad del parásito (Szidat 1956, Jovelin & Justine 2001).

En el caso de las especies de monogéneos reportadas en este trabajo, aunque los registros sugieran una estrecha asociación filogenética entre los parásitos y los hospederos (Tabla 13), esta no puede ser aseverada, ya que hacen falta estudios que incluyan más especies tanto de monogéneos como de peces para entender dicha la relación.

Tabla 13. De acuerdo con la literatura se presenta el registro de especies de monogéneos de los géneros *Pyragraphorus* y *Pseudobicotylophora* en México. Nuevos registros (*).

Especie	Hospedero	Distribución geográfica
<i>Pyragraphorus hollisae</i>	<i>Trachinotus rhodopus</i>	Guerrero: Zihuatanejo; Jalisco: Chamela Oaxaca: Puerto Ángel*
<i>Pseudobicotylophora lopezochoterenai</i>	<i>Trachinotus kennedyi</i>	Nayarit: San Blás
	<i>Trachinotus rhodopus</i>	Guerrero: Zihuatanejo; Jalisco: Chamela; Sinaloa: Mazatlán Oaxaca: Puerto Ángel*
<i>Pyragraphorus pyragraphorus</i>	<i>Trachinotus carolinus</i>	Campeche; Quintana Roo: Chetumal; Veracruz: Las Barrancas; Yucatán: Celestún y Progreso
	<i>Trachinotus falcatus</i>	Quintana Roo: Chetumal
	<i>Trachinotus goodei</i>	Veracruz: Las Barrancas
	<i>Trachinotus rhodopus</i>	Baja California sur: Cabo San Lucas
<i>Pseudobicotylophora atlantica</i>	<i>Trachinotus carolinus</i>	Campeche; Quintana Roo: Chetumal; Tamaulipas: Laguna Madre; Veracruz: Laguna de Sontecomapan, Laguna de Tamiahua, Playa Jical, Las Barrancas, Tuxpan; Yucatán: Celestún y Progreso,
	<i>Trachinotus falcatus</i>	Quintana Roo: Chetumal; Veracruz: Las Barrancas

Infecciones de helmintos

Las infecciones de helmintos en *Trachinotus rhodopus* se consideran en su mayoría entéricas, debido a que las especies que predominan en el registro helmintológico parasitan estómago e intestino del hospedero, coincidiendo con los resultados de Pulido-Flores (1997), Pérez-Ponce de León *et al.* (1999) y Santos-Bustos & Velasco-Arias (2015), quienes analizaron esta especie de carángido y registraron la predominancia de especies en dicho hábitat.

En cuanto al papel de *T. rhodopus* como hospedero definitivo, los resultados de este trabajo concuerdan también con los trabajos previos, debido a que siete especies de helmintos se encontraron en estado adulto, mientras que para las

especies de cestodo y nematodo (*Acanthobothrium* sp. y *Anisakis typica*) se considera a *T. rhodopus* como hospedero paraténico.

Considerando los ciclos de vida de estos parásitos, en el caso de los cestodos, su ciclo incluye microcrustáceos del plancton y peces planctívoros como primer y segundo hospedero intermediario, completando su ciclo una vez que estos peces son ingeridos por los hospederos definitivos, que son los elasmobranquios (Bush *et al.* 2001).

El papel de los hospederos paraténicos (peces piscívoros) en el caso de los cestodos, es una estrategia que utilizan los parásitos para incrementar la probabilidad de contacto entre el hospedero definitivo y el hospedero intermediario (peces planctívoros), facilitando de esta forma las infecciones (Bush *et al.* 2001), que en el caso de *T. rhodopus* se ven favorecidas por la diversidad de su dieta (Danemann 1993).

Los registros del género *Acanthobothrium* en México (Merlo-Serna & García-Prieto 2016, Zaragoza-Tapia *et al.* 2019), indican que la mayoría de las especies de este grupo de parásitos tienen a las rayas como hospederos definitivos, las cuales se alimentan de crustáceos, moluscos y peces pequeños (Flores-Ortega *et al.* 2011, 2015), lo que explica la baja abundancia (n=3) y los valores bajos en los parámetros de infección de este parásito en este trabajo (Figs. 29-31), lo que indica que la presencia de *Acanthobothrium* sp. en *T. rhodopus* se trata de una infección accidental, manteniendo a esta especie de cestodo en el ambiente pero con densidades muy bajas, con la posibilidad de completar su desarrollo y ciclo de vida (Marcogliese 2002) en un hospedero distinto al habitual.

En cuanto al ciclo de vida de los nematodos del género *Anisakis*, utilizan crustáceos como primer hospedero intermediario, y diferentes invertebrados como segundo o hasta tercer hospedero intermediario, antes de llegar a su hospedero definitivo, que en el caso de *Anisakis typica* corresponde a un mamífero marino (Measures 2014); sin embargo, dentro de los ciclos de vida de los nematodos, particularmente anisákidos, frecuentemente se encuentran vertebrados (peces) como hospederos paraténicos (Moravec *et al.* 1995), que al igual que los hospederos

intermediarios facilitan el desarrollo de los estadios larvales, así como en su dispersión temporal y espacial (Rohde 2005).

En el caso de *A. typica*, al registrarse en este trabajo en estadio larvario y en un pez, se reconoce el papel de *T. rhodopus* como un hospedero paraténico dentro del ciclo de vida de este nematodo, y cuya infección en el carángido no presentó diferencias estadísticas significativas, a pesar de tener la abundancia más alta (n=413) de todos los parásitos registrados en este trabajo.

La constancia en los niveles de infección de *A. typica* se puede explicar por la permanente disponibilidad de larvas en el lecho marino, que al ser ingeridas por algún microcrustáceo, mejoran la posibilidad de transferencia a una variedad de invertebrados bénticos (Rohde 2005), y en este caso, la dieta de *T. rhodopus* se compone de múltiples organismos pláncnicos y bénticos, pero principalmente de larvas, por lo cual estrictamente se considera un depredador zooplánctonfago (Danemann 1993), que tiene sentido, al ser considerada como una especie costera, cuyo desplazamiento se restringe a las zonas arenosas poco profundas y a las zonas rocosas de hasta 30 m de profundidad (Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015).

Por otro lado, la riqueza de la helmintofauna registrada para *T. rhodopus* está mayormente representada por los trematodos, coincidiendo con Pulido-Flores (1997) y Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015), dado que su transmisión es trófica, la dieta es un factor clave en las infecciones de este grupo de helmintos (Marcogliese 2002), la cual se compone de diversos vertebrados e invertebrados como peces, crustáceos, moluscos, anélidos, copépodos, sipúnculos, e incluso algas, por lo que este amplio espectro alimenticio clasifica de forma genérica a *T. rhodopus* como generalista (Danemann 1993), y en gran medida explica la diversidad de especies en su registro helmintológico.

Los ciclos de vida de los trematodos suelen ser complejos e incluyen diferentes hospederos intermediarios, por lo cual las especies de este grupo pueden ser indicadores de cambios ambientales, dado que la ausencia de un parásito se relaciona con la pérdida de un hospedero, o bien, el aumento de las abundancias de una población de parásitos puede ser el resultado del aumento de fauna hospedera (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007).

En el caso del trematodo *Gonocercella pacifica*, se registra en este trabajo como un parásito accidental por su abundancia (n=1) y prevalencia extremadamente bajas (4%), resultados que coinciden con el trabajo de Pulido-Flores (1997) (abundancia n=2 y prevalencia 6%) en Chamela, Jalisco; en cambio, Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) registran a *G. pacifica* como una especie indicadora, con abundancias n=41-144 y prevalencias entre 30-80%, resultados que corresponden a los años 2013 y 2014 en las localidades de Acapulco, Guerrero, y Lázaro Cárdenas, Michoacán.

Las diferencias de infección de este trematodo para las distintas localidades donde se ha estudiado a *T. rhodopus*, se atribuye a la disponibilidad de hospederos intermediarios, dado que Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) registraron para las localidades de Acapulco y Lázaro Cárdenas, que se encuentran a una distancia de 358 km entre ellas, un promedio del 53% de diferencia en la dieta de *T. rhodopus*.

La diversidad en la dieta de *T. rhodopus* también ha sido reportada por Danemann (1993), al afirmar que la dieta de este pez varía de acuerdo con la disponibilidad de alimento por temporada. Asimismo, en el presente trabajo se considera al trematodo *Aponurus laguncula* como especie indicadora por su amplio intervalo de prevalencias (16-70%) observado (Fig. 29).

Por otro lado, las especies de monogeneos, presentan un patrón relevante, debido a que *Pyragraphorus hollisae* aumentó sus prevalencias a lo largo del año (de 60 a 100%), mientras sucede lo contrario con *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* (de 55 a 10%); este último patrón no se ha registrado en otros trabajos; sin embargo, se reconoce la diferencia de infección de estos monogeneos (Pulido-Flores 1999, Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015 y el presente trabajo), y dado que son considerados ectoparásitos, puede que algún factor ambiental, como la temperatura (Poulin & Rohde 1997), sea responsable de las variaciones en las poblaciones de estas especies, que se consideran específicas del género *Trachinotus* (Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015).

Los monogeneos tienen un ciclo de vida directo, es decir, se desarrollan y maduran dentro de un sólo hospedero sin la necesidad de hospederos intermediarios, por lo que la formación de cardumen en *T. rhodopus* favorece la

transmisión entre individuos; además, se ha sugerido que el tamaño del cardumen también influye en la variación de las infecciones de los ectoparásitos (Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez 2002), por lo que si un cardumen es pequeño, la probabilidad de infección incrementa, ya que el encuentro entre los parásitos y los hospederos se ve favorecida posibilitando la reinfección, a diferencia de un cardumen de mayor tamaño. En este sentido, el intervalo de prevalencias para *P. hollisae* en el presente trabajo (60-100%) son más altas que las registradas previamente por Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) con 56-78%.

Adicionalmente, se ha registrado que las prevalencias de *Pyragraphorus hollisae* (>60%) suelen ser mayores que las prevalencias de *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* (<50%), coincidiendo con los resultados de Pulido-Flores (1999) (26% y 90%) y Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) (10-51% y 56-78%); sin embargo, en ningún trabajo se ha discutido sobre la interacción ecológica entre estas especies, que se comportan de forma similar en las localidades de Guerrero, Jalisco y este trabajo, en Oaxaca; de acuerdo con los resultados, es probable que exista competencia entre ambas especies, la cual debe ponerse a prueba para confirmarlo.

Con respecto al acantocéfalo *Rhadinorhynchus* sp., que en este trabajo resultó la segunda especie más abundante (n=405) con prevalencias entre 26-75%, también fue registrado por Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015) con abundancias n=79-387 y prevalencias >70% para *T. rhodopus*. Adicionalmente, Santos-Bustos *et al.* (2020b) han registrado prevalencias >40% para el mismo género en *Sarda orientalis*, en Acapulco, Guerrero.

De acuerdo con Rohde (2005), los acantocéfalos marinos son muy abundantes, lo que podría explicar las prevalencias en *T. rhodopus* y *S. orientalis*, y además, se distribuyen ampliamente en el ambiente marino, esto último ha influido en la estructura de sus ciclos de vida; por lo que los acantocéfalos marinos, a diferencia de los de agua dulce, utilizan con mayor frecuencia hospederos paraténicos como estrategia para reducir la distancia en la cadena trófica, y llegar a su hospedero definitivo, en el cual son capaces de formar una biomasa considerable (Rohde 2005); particularmente, el estado adulto en que fue encontrado

Rhadinorhynchus sp. en este trabajo, permite reconocer el papel de *T. rhodopus* como hospedero definitivo de este parásito.

De las nueve especies registradas en este trabajo, cinco presentaron diferencias de infección en tres temporadas diferentes del año: *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* en el muestreo dos (mar-abr), *Aponurus laguncula* y *Rhadinorhynchus* sp. en el muestreo tres (jul-ago) y *Monascus filiformis* y *Pyragraphorus hollisae* en el muestreo cinco (nov-dic).

Dichas diferencias corresponden con los valores de prevalencia más altos para cada uno de estos parásitos, por lo que pueden atribuirse al comportamiento de *T. rhodopus*, la disponibilidad del parásito en el medio y los ciclos de vida de estos parásitos (Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez 2002, Poulin 2006), ya que en el caso de *A. laguncula*, *M. filiformis* y *Rhadinorhynchus* sp., que parasitan el estómago e intestino, indican que la disponibilidad local de presas y parásitos en dichas temporadas fue mayor, ya que estas especies utilizan diferentes hospederos intermedios, que junto con la condición generalista de *T. rhodopus* favoreció el número de eventos de infección. Sin embargo, no se puede aportar más detalles de las especies de hospederos intermedios involucrados en los ciclos de vida de estos parásitos, debido que no hay más información al respecto.

Por otro lado, las diferencias de infección en *Pyragraphorus hollisae* y *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, se pueden explicar por su condición de ectoparásitos, por lo que su transmisión está influenciada por el hábitat y la biología del hospedero, algunos factores a considerarse son la temperatura, formación y tamaño del cardumen, que influyen en el único evento de transmisión de estos parásitos, así como en la supervivencia de las formas infecciosas (oncomiracidios) (Ronde 2005), la cual no se conoce con certeza.

Infracomunidades

En este estudio, las infracomunidades de helmintos de *Trachinotus rhodopus* presentaron riqueza (2.81 ± 0.95 a 3.36 ± 1.11), abundancia (8 ± 5.6 a 28 ± 21) y diversidad baja (0.44 ± 0.34 a 0.79 ± 0.29) (Tabla 6), también, la similitud cualitativa y cuantitativa fueron bajas ($<0.5\%$). Estos parámetros de las infracomunidades son

más pequeños que los obtenidos para *T. rhodopus* por Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015), quienes registraron intervalos de riqueza de 3.58 ± 1.82 a 6.27 ± 1.82 , abundancias de 11.82 ± 11.4 a 25.7 ± 16 y diversidad de 1.05 ± 0.61 a 1.74 ± 0.39 , en las localidades de Acapulco, Guerrero y Lázaro Cárdenas, Michoacán. Y más bajos que los registrados por Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez (2002) para las infracomunidades de *Trachinotus carolinus* en distintas localidades de Campeche y Yucatán, cuya riqueza, abundancia y diversidad oscilan de 4 ± 1 a 6 ± 2 , 81 ± 51 a 2.89 ± 1.76 y 0.86 ± 0.12 a 0.93 ± 0.38 , respectivamente.

De las riquezas registradas a nivel infracomunidad, para diferentes especies de carángidos de México (Gallegos-Navarro *et al.* 2018, Violante-González *et al.* 2019, 2020), resulta que las registradas para *T. rhodopus* y *T. carolinus* son las más altas (Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015, Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez 2002), siendo la localidad de Acapulco, Guerrero, la que cuenta con la mayor riqueza y diversidad de helmintos registradas para una especie de carángido (*T. rhodopus*). La riqueza de las infracomunidades en *T. rhodopus* y *T. carolinus* se atribuye al tamaño del hospedero en el primer caso, y en el segundo, se consideran tres factores: dieta del hospedero, distribución de los hospederos intermediarios y de las formas infectivas de los parásitos y la disponibilidad local de los parásitos.

Por otro lado, las infracomunidades en este trabajo fueron dominadas por tres especies: *Anisakis typica*, *Pyragraphorus hollisae* y *Rhadinorhynchus* sp., que también presentaron las abundancias más altas de todos los parásitos aquí registrados. Asimismo, las dos últimas especies dominaron dos temporadas cada una; y además, a este mismo nivel fueron registradas como especies comunes por Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015).

La dominancia del monogeneo *P. hollisae* puede explicarse por dos factores: el tamaño reducido del cardumen, o bien, por el aumento de la temperatura, que en el caso de los muestreos dos y cuatro (mar-abr y sep-oct), corresponden a la temporada de secas y lluvias, respectivamente (De la Lanza-Espino 1991); este último factor, tendría sentido para la temporada de secas, ya que se ha registrado que la reproducción y desarrollo de estos ectoparásitos se ve favorecido por el aumento de la temperatura (Rohde 2005).

En cuanto a la dominancia de *A. typica* y *Rhadinorhynchus* sp. puede deberse a la disponibilidad continua de estos parásitos en el ambiente marino, así como a la presencia de hospederos intermediarios y paraténicos, los cuales son comunes dentro del ciclo de vida ambos parásitos (Rohde 2005).

Adicionalmente, en este trabajo se determinó la diferencia de los parámetros de las infracomunidades entre los muestreos, que se atribuye a la dieta de *T. rhodopus*, lo cual coincide con trabajos previos (Kennedy 1997, Young & Maccoll 2016).

Componentes de comunidad

Los componentes de las comunidades de helmintos presentan riqueza y abundancia bajas, en comparación con otros estudios de carángidos del Pacífico de México (Gallegos-Navarro *et al.* 2018, Violante-González *et al.* 2019, 2020), los cuales muestran diversidades superiores a uno para *Caranx caballus* y *C. caninus*, al igual que el presente trabajo para *Trachinotus rhodopus*. La diversidad (>1) en estos carángidos se explica por su comportamiento, dado que los primeros dos, al ser pelágicos tienen mayor posibilidad de desplazamiento, y en el caso de *T. rhodopus* por la variedad de su dieta, lo que les permite interactuar con múltiples hospederos intermediarios, y en consecuencia con un gran número de especies de parásitos.

En México, se ha registrado la helmintofauna de *T. rhodopus* en las localidades de Acapulco, Guerrero, Lázaro Cárdenas, Michoacán y Chamela, Jalisco (Pulido-Flores 1997, Pérez-Ponce de León 1999, Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015), las cuales están conformadas por 13 a 20 especies, por lo que este trabajo presenta la riqueza más baja para la misma especie de carángido; esta diferencia se atribuye al tamaño de muestra en las diferentes localidades (n=30-72), siendo menor en el caso de Oaxaca (n=20-25), así como el tiempo de obtención de la misma, ya que la mayoría de los autores presentan tamaños de muestra desiguales en distintas temporadas, las cuales no incluyen repeticiones, así como tamaños de muestra que abarcan periodos largos (*e.g.*, años).

Asimismo, la composición de la helmintofauna varía de acuerdo con la localidad (Tabla 12), lo cual puede explicarse por la diferencia en la composición de

la dieta de *T. rhodopus*, que varía localmente de acuerdo con Santos-Bustos & Velazco-Arias (2015), esto último, junto con la condición costera de este carángido, apuntan a una posible limitación en su desplazamiento, a pesar de que su distribución es amplia, desde el norte de Perú al estado de California, Estados Unidos (Danemann 1993, Santos-Bustos & Velazco-Arias 2015); por lo que es probable que al estudiar otras localidades, la riqueza de la helmintofauna de *T. rhodopus* siga incrementándose.

Adicionalmente, la riqueza de especies de helmintos en peces marinos, en particular para la región media del Pacífico mexicano, se atribuye a dos factores, uno de tipo ecológico y otro de tipo histórico (Pérez-Ponce de León *et al.* 1999). El primero, por la convergencia de las corrientes marinas de California y de Costa Rica, que facilitan el desplazamiento de las poblaciones de hospederos (definitivos, intermediarios y paraténicos), los cuales se entremezclan en la zona de distribución de *T. rhodopus* (Pérez-Ponce de León *et al.* 1999), influyendo en las poblaciones de parásitos, en las cuales se aprecia una superposición de especies en la composición de las helmintofaunas (Tabla 12).

En cuanto al factor histórico, muestra los patrones de distribución resultantes de la diversificación de linajes evolutivos (Pérez-Ponce de León 1999), es decir, aquellas especies de parásitos que se encuentran estrechamente relacionadas con sus hospederos, como el caso de los géneros *Pyragraphorus* y *Pseudobicotylophora*, que también se reconocen en este trabajo, y cuyos registros se limitan a peces del género *Trachinotus*, tanto para el Pacífico mexicano como para el golfo de México (Tabla 13).

Las curvas de acumulación indican que la riqueza de las especies en las comunidades de *T. rhodopus* está bien representada (Tabla 8, Fig. 3), no obstante, este atributo es influenciado por las infecciones accidentales del trematodo *Gonocercella pacifica* y el cestodo *Acanthobothrium* sp., en los muestreos uno y cuatro (Fig. 33). Asimismo, reflejan homogeneidad en la composición de especies de las comunidades, confirmando que esta no es aleatoria, sino que mantiene cierta estabilidad, coincidiendo con lo señalado por Kennedy (1997) y Young & MacColl (2016).

De acuerdo con los índices de similitud, las comunidades componente son más similares cualitativamente que cuantitativamente (Tabla 10 y 11), es decir, las especies de parásitos registradas en este trabajo se encuentran en casi todos los muestreos, mientras que las abundancias de estos cambian.

Por otro lado, la dominancia de las comunidades componente es la misma que la registrada a nivel de infracomunidad (Tablas 6 y 9), lo que se atribuye a la formación de cardumen de *T. rhodopus*, ya que los individuos en conjunto se someten a las mismas condiciones infectivas al momento de reclutar parásitos. Este comportamiento de las comunidades también se ha registrado en otros trabajos (Violante-González *et al.* 2016, Villalba-Vásquez *et al.* 2018, Violante *et al.* 2019, Bárcenas de los Santos 2020).

Las diferencias en las comunidades de helmintos (infracomunidad y componente de comunidad) en *T. rhodopus*, indican cambios en el hábitat, así como la intervención de diversos factores bióticos (*e.g.*, formación de cardumen y dieta del hospedero) y abióticos (*e.g.*, la temperatura), los cuales actúan a diferentes niveles y, de acuerdo con las particularidades de cada grupo de parásitos, por lo que el estudio de las comunidades de este grupo de organismos, permite detectar cambios dentro del ecosistema, los cuales podrían estar influenciados por la actividad pesquera, o bien, por la dinámica ambiental local (*e.g.*, corrientes, mar de fondo), que deben estudiarse de manera puntual para determinar su influencia en la disponibilidad de hospederos y parásitos.

Por otra parte, el estudio de las comunidades de helmintos podría aportar información valiosa sobre el impacto de la actividad pesquera en Puerto Ángel, lo que permitiría el diseño de medidas que mejoren la explotación de los recursos marinos. Asimismo, el conocimiento de la dinámica de las comunidades de helmintos, revela potenciales infecciones parasitarias que pudieran comprometer la salud humana, como el caso de la presencia del nematodo *Anisakis typica*, por lo cual se plantea la necesidad de elaborar medidas de prevención de anisakiasis.

Aunque el objetivo de este trabajo aborda la dinámica de las comunidades de los helmintos, la aportación de conocimiento también es relevante, al contribuir con el registro de nueve especies para la localidad Puerto Ángel y seis para el estado de

Oaxaca. Desde el punto de vista de la biodiversidad de helmintos, aún falta conocer mucho sobre estos parásitos en esta región del pacífico de México.

Conclusiones

- El presente trabajo es el primer estudio sistemático en la localidad de Puerto Ángel, Oaxaca, para el hospedero *Trachinotus rhodopus*, por lo que las nueve especies aquí registradas representan nuevos registros para la localidad.
- *Monascus filiformis*, *Acanthobothrium* sp. y *Anisakis typica*, son registradas por primera vez para *T. rhodopus* en México, con lo que la helmintofauna de este hospedero incrementa a 29 especies.
- Se reconoce el potencial de *Aponurus laguncula* como indicadora de cambios ambientales, debido a que sus prevalencias varían en intervalos amplios para las diferentes temporadas de año, y por su ciclo de vida que requiere de diversos hospederos intermediarios.
- La variación en la composición de la helmintofauna de *T. rhodopus* está asociada principalmente a la dieta de este pez, que se considera generalista, posibilitando el reclutamiento de diferentes especies de helmintos, ya que la riqueza y abundancia de la mayor parte de la helmintofauna se deben a la ingestión de presas.
- La localidad de Puerto Ángel, Oaxaca, presenta la riqueza de parásitos más baja registrada para *T. rhodopus* con respecto a trabajos previos, resultado que se atribuye al esfuerzo de muestreo heterogéneo de los otros trabajos.
- Se reconoce la función de *T. rhodopus* principalmente como hospedero definitivo, y en menor grado como paraténico, esta última función como resultado de los diferentes estados de madurez de las especies registradas en el presente trabajo, así como sus ciclos de vida.
- La riqueza, abundancia y diversidad de las infracomunidades en *T. rhodopus* en Oaxaca presentan valores bajos comparados con *T. rhodopus* de las localidades de Acapulco, Guerrero, y Lázaro Cárdenas, Michoacán, y *T. carolinus* de Campeche y Yucatán; sin embargo, en comparación con otras

especies de carángidos de México, *T. rhodopus* tiene la riqueza helmintológica más alta.

- Los componentes de comunidad de helmintos presentan una estabilidad en cuanto a su composición de especies, por lo que puede considerarse que su estructura local no está determinada de forma aleatoria.
- Las infracomunidades y componentes de comunidad difieren cualitativa y cuantitativamente de acuerdo con la temporalidad, lo cual se puede asociar con la disponibilidad y ciclos de vida de los parásitos, así como la dieta de *T. rhodopus* y su comportamiento gregario.
- La dominancia de *Anisakis typica*, *Pyragraphorus hollisae* y *Rhadinorhynchus* sp., tanto en las infracomunidades como componentes de comunidad, se atribuye al comportamiento gregario de *T. rhodopus*, que le permite someterse a las mismas condiciones de infección durante el reclutamiento de parásitos.

Referencias

- Aguilar-Aguilar, R., R.G. Moreno-Navarrete, G. Salgado-Maldonado & B. Villar-Ramírez. 2001. Gastrointestinal helminths of spinner dolphins *Stenella longirostris* (Gray, 1828) (Cetacea: Delphinidae) stranded in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *Comparative Parasitology* 68(2): 272-274.
- Alejo-Plata, M., C.G. Cárdenas-Ladrón de Guevara & G. González-Medina. 2003. Larvas de *Anisakis* sp. (Nematoda: Anisakidae) presentes en el pez dorado (*Coryphaena hippurus*), en las costas de Oaxaca, México. *Ciencia y Mar* 20: 45-49.
- Allen, R.G. & D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii Press. Honolulu. 332pp.
- Amin, O.M., N.Y. Rubtsova & N.V. Ha. 2019. Description of three new species of *Rhadinorhynchus* Lühe, 1911 (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) from Marine fish off the Pacific coast of Vietnam. *Acta Parasitológica* 64(3): 528-543.
- Bárcenas de los Santos, N.Y. 2019. Variación anual de la estructura de la comunidad de helmintos de *Scomberomorus sierra* (Actinopterygii: Scombridae) en Mazatlán, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Bastida-Zavala, J.R, M.S. García-Madrigal, E.F. Rosas-Alquicira, R.A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez & N.A. Barrientos-Luján. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List* 9(2):329-390.
- Borges, J.N., L.F.G. Cunha, H.L.C. Santos, C. Monteiro-Neto & C.P. Santos. 2012. Morphological and molecular diagnosis of anisakid nematode larvae from cutlassfish (*Trichiurus lepturus*) off the coast of Rio de Janeiro, Brazil. *PLOS ONE* 7(7): e40447.
- Bravo-Hollis, M. 1965. Helmintos de peces de aguas mexicanas del Pacífico XXIV. Descripción de *Opisthadena cortesii* n. sp. (Trematoda). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 35(1): 141-145.

- Bravo-Hollis, M. 1969. Helmintos de peces del Pacífico mexicano XXVIII. Sobre dos especies del género *Floridosentis* Ward, 1953, acantocéfalos de la familia Neoechinorhynchidae van Cleave, 1919. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 40(1): 1-14.
- Bravo-Hollis, M. 1981. Helmintos de peces del Pacífico mexicano XXXVII. Sobre seis especies conocidas de monogéneos del suborden Microcotylinae Lebedev, 1972. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 52(1): 1-12.
- Bravo-Hollis, M. 1986. Helmintos de peces del Pacífico mexicano XLI. Una especie nueva del género *Polynemicola*. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 56 (2): 277-290.
- Bravo-Hollis, M. & R. Brenes-Madrigal. 1958. Trematodos de peces marinos de aguas mexicanas XV. Una nueva especie de *Multitestis* Manter, 1931, de la familia Allocreadiidae, Stossich, 1904. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 29 (1): 203-207
- Bravo-Hollis, M. & W. Manter. 1957. Trematodes of marine fishes of Mexican waters X. Thirteen Digenea, including nine new species and two new genera, from the Pacific Coast. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 24(1): 35-48.
- Bravo-Hollis, M. & G. Salgado-Maldonado. 1985. Helmintos de peces del Pacífico mexicano XLII. *Neomicrocotyle pacifica* (Meserve, 1938) Yamaguti, 1968 (Monogenea: Protomicrocotylidae) parásito de *Caranx hippos*. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 56(3): 651-670.
- Bray, R.A. & K. MacKenzie. 1990. *Aponurus laguncula* Looss, 1907 (Digenea: Lecithasteridae): a report from herring, *Clupea harengus*, in the eastern English Channel and a review of its biology. Systematic Parasitology 17(2): 115-124.
- Bray, R., A. Waeschenbach, T. Cribb, G. Weedall, P. Dyal & D. Littlewood. 2009. The phylogeny of the Lepocreadioidea (Platyhelminthes, Digenea) inferred from

- nuclear and mitochondrial genes: Implications for their systematics and evolution. *Acta Parasitologica* 54(4): 310-329.
- Brooks, D.R. & E.P. Hoberg. 2006. Systematics and emerging infectious diseases: from management to solution. *Journal of Parasitology* 92(2): 426-429.
- Brusca, R.C., W. Moore & S.M. Shuster. 2016. *Invertebrates*. Sinauer Associates. Massachusetts. 1104 pp.
- Bush, A.O. & J.C. Holmes. 1986a. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology* 64: 132-141.
- Bush, A.O. & J.C. Holmes. 1986b. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Canadian Journal of Zoology* 64: 142-152.
- Bush, A.O., K.D. Lafferty, J.M. Lotz & A.W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83(4): 575-583.
- Bush, A.O., J.C. Fernández, G.W. Esch & J.R. Seed. 2001. *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. Cambridge. 566 pp.
- Caballero y Caballero, E. 1946. Un nuevo género de trematodos de los peces marinos del Puerto de Salina Cruz, Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 18 (1): 167-174.
- Caballero y Caballero, E. & M. Bravo-Hollis. 1960. Trematodos de peces de aguas mexicanas del Pacífico XVIII. Un nuevo género y una nueva especie de Monogenoidea Bychowsky, 1937. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 31(1-2): 197-205.
- Caballero y Caballero, E. & M. Bravo-Hollis. 1963. Helmintos de peces de aguas mexicanas del Pacífico XXIII. Descripción de cuatro nuevos monogéneos y una breve consideración sobre nomenclatura de esta clase. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 34(1): 163-203.
- Caira, J.N. & K. Jensen. 2017. *Planetary biodiversity inventory (2008–2017): Tapeworms from vertebrate bowels of the earth*. Natural History Museum, University of Kansas. Lawrence. 463 pp.

- Caira, J.N., K. Jensen, A. Waeschenbach, P.D. Olson & D.T.J. Littlewood. 2014. Orders out of chaos-molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships. *International Journal for Parasitology* 44(1): 55-73.
- Carreras-Aubets, M., A. Repullés-Albelda, A. Kostadinova & M. Carrassón. 2011. A new cryptic species of *Aponurus* Looss, 1907 (Digenea: Lecithasteridae) from Mediterranean goatfish (Teleostei: Mullidae). *Systematic Parasitology* 79(2): 145-159.
- Castro-Aguirre, J.L., A.F. González-Acosta, J. De la Cruz-Agüero & R. Moncayo-Estrada. 2006. Ictiofauna marina-costera del Pacífico central mexicano: análisis preliminar de su riqueza y relaciones biogeográficas. En: Jiménez-Quiroz M.C. & E. Espino-Bar (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Instituto Nacional de Pesca. 149-165 pp.
- Centeno-García, E. 2004. Configuración geológica del estado. En: García-Mendoza, A.J., M.J. Ordoñez & M. Briones-Salas (eds). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y WWF. México. 29-42pp.
- Colwell, R.K. 2019. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. Consultado el 19 de noviembre de 2019: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Cruz-Reyes, A. 1973. Cestodos de peces de México I. Redescrición del subgénero *Otobothrium* (Pseudotobothrium) Dollfus, 1942 y de la especie *Otobothrium dipsacum* Linton, 1897. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 44(1): 25-34.
- Danemann, G.D. 1993. General characteristics of the diet of *Trachinotus rhodopus* (Perciformes: Carangidae). *Revista de Biología Tropical* 41(3): 811-815.
- De la Lanza-Espino, G. 1991. Oceanografía de mares mexicanos. AGT editor. México. 569 pp.
- Del Moral-Flores, L.F., V. Anislado-Tolentino, E. Martínez-Ramírez, G. Pérez-Ponce de León, E. Ramírez-Antonio & G. González-Medina. 2017. Ictiofauna marina de

- Oaxaca, México: listado sistemático y afinidades zoogeográficas. *Acta Universitaria* 27(1): 3-25.
- Di Azevedo, M.I.N., V.L. Carvalho & A.M. Iñiguez. 2017. Integrative taxonomy of anisakid nematodes in stranded cetaceans from Brazilian waters: an update on parasite's hosts and geographical records. *Parasitology Research* 116(11): 3105-3116.
- Díaz-González, G.Z. 2018. Identificación molecular del tercer estadio de *Anisakis* spp. (Nematoda: Anisakidae) parásitas de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 del estado de Oregón, EUA. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Dorado, M.N. & B.J. Ceballos. 2017. Especies con potencial para el maricultivo en Cuba: pámpanos y palometas. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 34(2): 0138-8452.
- Esch, G.W., J.W. Gibbons & J.E. Bourque. 1975. An analysis of the relationship between stress and parasitism. *American Midland Naturalist* 93: 339-353.
- Esch, G.W., A.O. Bush & J.M. Aho. 1990. *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman & Hall. New York. 335pp.
- Espino-Barr, E., R.M. Cruz, & B.A. García. 2003. Peces marinos con valor comercial de la costa de Colima. Instituto Nacional de la Pesca. México. 106 pp.
- Estrada-García, M.A. 2015. Estudio taxonómico de algunos trematodos del tubo digestivo de peces del Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Euzet, L. & M.H. Ktari. 1970. *Pyragraphorus hollisae* n. sp. (Monogenea) parasite of *Lichia glauca* (L., 1758) (Carangidae) in the Mediterranean. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 41(1): 61-71.
- Fahrenholz, H. 1913. Ectoparasiten und Abstammungslehre. *Zoologischer Anzeiger* 41(8): 371-374.
- Filion, A., A. Eriksson, F. Jorge, C.N. Niebuhr & R. Poulin. 2020. Large-scale disease patterns explained by climatic seasonality and host traits. *Oecologia*. 194(4): 723-733.

- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez & G. González-Sansón. 2015. Ecología trófica de siete especies de batoideos (Batoidea) en el Pacífico Central Mexicano. *Revista de biología marina y oceanografía*. 50(3): 521-533.
- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J.A. Rojo-Vázquez, A. Corgos & M.Y. Morales-Jáuregui. 2011. Hábitos alimentarios de tres especies de raya (Rajiformes: Urotrygonidae) en el Pacífico central mexicano. *Ciencias marinas*. 37(3): 279-292.
- Gallagher, K.A., & J.N. Caira. 2020. A New Species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Onchoproteocephalidea) from the Smalleye Pygmy Shark, *Squaliolus aliae* (Chondrichthyes: Squaliformes: Dalatiidae), from Taiwan. *The Journal of Parasitology* 106(6): 818-827.
- Gallegos-Navarro, Y., J. Violante-González, S. Monks, S. García-Ibáñez, A.A. Rojas-Herrera, G. Pulido-Flores & J.L. Rosas-Acevedo. 2018. Factors linked to temporal and spatial variation in the metazoan parasite communities of green jack *Caranx caballus* (Günther 1868) (Pisces: Carangidae) from the Pacific coast of Mexico. *Journal of Natural History* 52(39-40): 2573-2590.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 264pp.
- García-Prieto, L., M. García-Varela, B. Mendoza-Garfias, & G. Pérez-Ponce de León. 2010. Checklist of the Acanthocephala in wildlife vertebrates of Mexico. *Zootaxa* 2419(1): 1-50.
- García-Prieto, L., B. Mendoza-Garfias & G. Pérez-Ponce de León. 2014a. Biodiversidad de Platyhelminthes parásitos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 164-170.
- García-Prieto, L., M. García-Varela & B. Mendoza-Garfias. 2014b. Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 177-182.
- García-Prieto, L., D. Osorio-Sarabia & R. Lamothe-Argumedo. 2014c. Biodiversidad de Nematoda parásitos de vertebrados en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 171-176.

- García-Prieto, L. & B. Mendoza-Garfias. 2016. Catálogo de autoridades taxonómicas de Platyhelminthes y Acanthocephala parásitos de vertebrados silvestres de México. Base de datos SNIB-CONABIO. México. Proyecto: KT001.
- García-Varela, M. 1996. Diferenciación morfológica y molecular de las especies del género *Floridosentis* Ward, 1953 (Acanthocephala) en las costas del Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- García-Varela, M & S.A. Nadler. 2005. Phylogenetic relationships of *Palaeacanthocephala* (Acanthocephala) inferred from SSU and LSU rDNA gene sequences. *Journal of Parasitology* 91(6):1401-1409.
- Gibson, D.I., A. Jones & R.A. Bray. 2002. Keys to the Trematoda. CABI. Wallingford. 521 pp.
- Goater, T.M., C.P. Goater & G.W. Esch. 2014. Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. 497 pp.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786.
- González, M.T. & R. Poulin. 2005. Spatial and temporal predictability of the parasite community structure of a benthic marine fish along its distributional range. *International Journal for Parasitology* 35(13): 1369-1377.
- Gotelli, N.J & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4(4): 379-391.
- Hammer, O., D.A. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hilbe, J.M. 2007. STATISTICA 7: an overview. *The American Statistician* 61(1): 91-94.
- Holmes, J.C. & P.W. Price. 1986. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology. *Systematic Zoology* 29: 203-213.
- Holland, N.D. & N.G. Wilson. 2009. Molecular identification of larvae of a tetraphyllidean tapeworm (Platyhelminthes: Eucestoda) in a razor clam as an alternative intermediate host in the life cycle of *Acanthobothrium brevissime*. *Journal of Parasitology* 95(5): 1215-1217.

- Hugot, J.P., P.Baujard & S. Morand. 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology* 3: 199-208.
- Jensen, K. & S.A. Bullard. 2010. Characterization of a diversity of tetraphyllidean and rhinebothriidean cestode larval types, with comments on host associations and life-cycles. *International Journal for Parasitology* 40(8): 889-910.
- Jovelin, R.J. & L. Justine. 2001. Phylogenetic relationships within the polyopisthocotylean monogeneans (Platyhelminthes) inferred from partial 28S rDNA sequences. *International Journal for Parasitology* 31(4): 393-401.
- Katoh, K. & D.M. Standley. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30(4): 772-780.
- Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock & A. Drummond. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1647-1649.
- Kennedy, C.R., A.O. Bush & J.M. Aho. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different. *Parasitology* 93(1): 205-215.
- Kennedy, C.R., D. Di Cave, F. Berilli & P. Orecchia. 1997. Composition and structure of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* from Italian coastal lagoons. *Journal of Helminthology*. 71(1): 35-40.
- Kumar, S., K. Tamura, & M. Nei. 1994. MEGA: molecular evolutionary genetics analysis software for microcomputers. *Bioinformatics* 10(2): 189-191.
- Lamothe-Argumedo, R. 1967a. Monogéneos de peces III. *Polymicrocotyle manteri* gen. nov., sp. nov., (Microcotylinae) parásito de peces de la costa del Pacífico de México. *Bulletin of Marine Sciences* 17(4): 935-947.
- Lamothe-Argumedo, R. 1967b. Monogéneos de peces V. Redescripción de *Tagia ecuadori* (Meserve, 1938) Sproston, 1946. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 38(1): 35-46.
- Lamothe-Argumedo, R. 1968. Monogéneos de peces VI. *Caballerocotyla marielenae* sp. nov., (Monogenea: Capsalinae), parásito de las branquias de *Istiophorus*

- greyi* Jordan and Hill, de Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rivista di Parassitologia 29(3): 171-184.
- Lamothe-Argumedo, R. 1969a. Trematodos de peces III. Cuatro especies nuevas de trematodos parásitos de peces del Pacífico mexicano. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 40(1): 21-42.
- Lamothe-Argumedo, R. 1969b. Trematodos de peces IV. Registro de cuatro especies de trematodos de peces marinos de la costa del Pacífico mexicano. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 40(2): 179-194.
- Lamothe-Argumedo, R. 1970a. Trematodos de peces V. Descripción de *Polycryptocylix leonilae* gen. nov., sp. nov., (Trematoda:Cryptogonimidae), parásito de *Lutjanus guttatus* de Puerto Escondido, Oaxaca, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31: 183-192.
- Lamothe-Argumedo, R. 1970b. Monogéneos de peces II. Reporte de tres especies de Monogenea parásitas de las branquias de *Caranx hippos* del Pacífico mexicano y redescipción de *Zeuxapta seriolae* (Meserve, 1938) Price, 1962. Revista de Biología Tropical 16(2): 153-169.
- Lamothe-Argumedo, R. & G. Pulido-Flores. 1997. Monogéneos de peces. XI. *Pseudobicotylophora lopezochoterenai* n. sp. (Monogenoidea), parásita de *Trachinotus rhodopus* de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 47: 115-121.
- Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia & G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helminths. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 211 pp.
- León-Règagnon, V., G. Pérez-Ponce de León & R. Lamothe-Argumedo. 1997. Hemiuriformes de peces marinos de la Bahía de Chamela, México, con la descripción de una nueva especie del género *Hysterolecitha* (Digenea: Hemiuridae: Lecithasterinae). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 68(1): 1-34).

- Leung, T.L.F & R. Poulin. 2008. Parasitism, commensalism and mutualism: Exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu* 58(2): 107-115.
- López-Chávez, O., G. Aceves-Medina, R.J. Saldierna-Martínez, S.P. Jiménez-Rosenberg, J.P. Murad-Serrano, Á. Marín-Gutiérrez & O. Hernández-Hernández. 2012. Changes in species composition and abundance of fish larvae from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *CICIMAR Oceanides*.27(2): 1-11.
- López-Pérez, A., L.E. Calderon-Aguilera, R.C. Zepeta-Vilchis, I.L Pérez-Maldonado, & A.M López-Ortiz. 2013. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*. 29(2): 437-448.
- López-Pérez, A., R. Granja-Fernández, C. Aparicio-Cid, R.C. Zepeta-Vilchis, A.M. Torres-Huerta, F. Benítez-Villalobos, D.A. López-López, C. Cruz-Antonio & O. Valencia-Méndez. (2014). Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Revista mexicana de biodiversidad*. 85(4): 1145-1159.
- Lucano-Ramírez, G., S. Ruiz-Ramírez, B. Aguilar-Palomino & J.A. Rojo-Vázquez. 2001. Listado de las especies de peces de la región costera de Jalisco y Colima, México. *Ciencia y Mar*. 5(15): 13-20.
- Magurran, A. E. 2003. *Measuring biological diversity*. Blackwells. United Kingdom. 256 pp.
- Manter, H. W. 1937. A new genus of distomes (Trematoda) with lymphatic vessels. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 2(3): 11-23.
- Manter, H.W. 1940. *Digenetic trematodes of fishes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific*. University of Southern California Press. California. 454 pp.
- Marcogliese, D.J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 124(7): 83-99.
- Mattiucci, S. & G. Nascetti. 2006. Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* 13(2): 99-113.

- Measures, L.M. 2014. Anisakiosis and pseudoterranovosis. National Wildlife Health Center. Geological Survey Circular. USA 1393: 33.
- Mendoza-Garfias, B., L. García-Prieto & G. Pérez-Ponce de León. 2017. Checklist of the Monogenea (Platyhelminthes) parasitic in Mexican aquatic vertebrates. *Zoosystema* 39(4): 501-598.
- Merlo-Serna, A.I. & L. García-Prieto. 2016. A checklist of helminth parasites of Elasmobranchii in Mexico. *ZooKeys* 563: 73-128.
- Meraz, J. & V.M. Sánchez-Díaz. 2008. Los mamíferos marinos en la costa central de Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79(1):143-151.
- Meserve, F.G. 1938. Some monogenetic trematodes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 2(5): 31-89.
- Miranda-Delgado, J.E., J. Violante-González, S. Monks, A.A. Rojas-Herrera, S. García-Ibáñez, P. Flores-Rodríguez & N.G. Santos-Bustos. 2019. Factors linked to interannual variation in the metazoan parasite communities of black skipjack, *Euthynnus lineatus* (Pisces: Scombridae). *Invertebrate Biology* 138(3): e12259.
- Monks, S., G. Pulido-Flores & M. Lara-Sánchez. 2015. Distribution extension of *Acanthobothrium cartagenensis* Brooks & Mayes, 1980 (Tetraphyllidea: Onchobothriidae) in *Urobatis jamaicensis* (Cuvier, 1816) (Myliobatiformes: Urotrygonidae) from Quintana Roo, Mexico. *Check List* 11(4): 1707.
- Monks, S., D. Brooks, R.G. Pérez & G. Pérez-Ponce de León. 1995. A new species of *Acanthobothrium* Van Beneden, 1849 (Eucestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) in *Dasyatis longus* Garman (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Dasyatididae) from Chamela Bay, Jalisco, Mexico. *The Journal of Parasitology* 82(3): 484-488.
- Montoya-Mendoza, J., M.L Jiménez-Badillo & G. Salgado-Maldonado. 2014. Helminths of *Ocyurus chrysurus* from coastal reefs in Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(3): 957-960.
- Monteiro-Neto, C. & L.P. Rodríguez. 1990. Seasonal and ontogenetic variation in food habits of juvenile *Trachinotus marginatus* Cuvier, 1832 (Teleostei,

- Carangidae) in the surf zone of Cassino Beach, Rio Grande do Sul state, Brazil. *Atlantica* 12: 45-54.
- Moravec, F., V.M. Vidal-Martínez & M.L. Aguirre-Macedo. 1995. Some helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Studies on the Natural History of the Caribbean Region* 72(1): 55-68.
- Moravec, F., V.M. Vidal-Martínez, J. Vargas-Vázquez, C. Vivas-Rodríguez, D. González-Solís, E. Mendoza-Franco & J. Güemez-Ricalde. 1997. Helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, southeastern Mexico. *Folia Parasitologica* 44(4): 255-266.
- Nadler, S.A. & D.S.S. Hudspeth. 2000. Phylogeny of the *Ascaridoidea* (Nematoda: Ascaridida) based on three genes and morphology: Hypotheses of structural and sequence evolution. *Journal of Parasitology* 86(2): 380-393.
- Olson, P.D., T.H. Cribb, V.V. Tkach, R.A. Bray & D.T.J. Littlewood. 2003. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology* 33(7): 733-755.
- Ortiz-Pérez, M.A., J.R. Hernández-Santana & J.M. Figueroa. 2004. Reconocimiento Fisiográfico y Geomorfológico. En: García-Mendoza, A.J., M.J. Ordoñez & M. Briones-Salas (eds). *Biodiversidad de Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y WWF, México. 43-54 pp.
- Pacheco-Sandoval, P. 1991. Pacífico tropical mexicano. Cabo Corrientes a la frontera con Guatemala: Oceanografía Física. En: De la Lanza-Espino, G. *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT. México. 151-176 pp.
- Pantoja, C.S., J.N. Borges, C.P. Santos & J.L. Luque. 2015. Molecular and morphological characterization of anisakid nematode larvae from the sandperches *Pseudoperca numida* and *Pinguipes brasilianus* (Perciformes: Pinguipedidae) off Brazil. *The Journal of Parasitology* 101(4): 492-499.
- Pérez-Ponce de León, G. & L. García-Prieto. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas* 37: 7-11.

- Pérez-Ponce de León, G. & D.I. Hernández-Mena. 2019. Testing the higher-level phylogenetic classification of Digenea (Platyhelminthes, Trematoda) based on nuclear rDNA sequences before entering the age of the 'next-generation' Tree of Life. *Journal of Helminthology* 93(3): 260-276.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto & B. Mendoza-Garfias. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates of Mexico. *Zootaxa* 1534(1): 1-247.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto & B. Mendoza-Garfias. 2011. Describing parasite biodiversity: the case of the helminth fauna of wildlife vertebrates in Mexico. In: Grill, O. & V. Gianfranco (eds). *Changing diversity in changing environment*. INTECH open. Croatia. 33-54 pp.
- Pérez-Ponce de León, G, T. Anglade & H.S. Randhawa. 2018. A new species of *Steringotrema* Odhner, 1911 (Trematoda: Fellodistomidae) from the New Zealand sole *Peltorhamphus novaezeelandiae* Günther off Kaka point in the Catlins, South Island, New Zealand. *Systematic Parasitology* 95(2): 213-222.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, B. Mendoza-Garfias, V. León Règagnon, G. Pulido-Flores, C. Aranda-Cruz & F. García-Vargas. 1999. Biodiversidad de Helmintos parásitos de peces marinos y estuarinos de la Bahía de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 9: 49.
- Ponciano-Rodríguez, G. 1986. Estudio taxonómico de trematodos de peces marinos y dulceacuícolas de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual review of Ecology and Systematics* 28(1): 341-358.
- Poulin, R. 2006. Variation in infection parameters among populations within parasite species: intrinsic properties versus local factors. *International Journal for Parasitology*. 36(8): 877-885.
- Poulin, R. 2007. Are there general laws in parasite ecology. *Parasitology* 134(6): 763-776.

- Poulin, R. 2019. Best practice guidelines for studies of parasite community ecology. *Journal of Helminthology* 93 (1): 8-11.
- Poulin, R. & K. Rohde. 1997. Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia*. 110(2): 278-283.
- Pulido-Flores, G. 1997. Estudio taxonómico de los platelmintos parásitos de algunos carángidos (Osteichthyes: Carangidae) de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Pulido-Flores, G., S. Monks, J. Falcón-Ordaz & J. Violante-González. 2015. Helmintos parásitos de fauna silvestre en las costas de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, México. *Estudios en Biodiversidad* 11: 52-77.
- Reiczigel, J., M. Marozzi, I. Fábíán & L. Rózsa. 2019. Biostatistics for parasitologists a primer to quantitative parasitology. *Trends in Parasitology* 35(4): 277-281.
- Roberts, L. & J. Janovy. 2005. Gerald D. Schmidt & Larry S. Roberts: Foundations of parasitology. McGraw-Hill. New York. 701 pp.
- Rodríguez-Ibarra, E., G. Pulido-Flores, J. Violante-González & S. Monks. 2018. A new species of *Acanthobothrium* (Eucestoda: Onchobothriidae) in *Aetobatus* cf. *narinari* (Myliobatidae) from Campeche, México. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 27(1): 67-74.
- Rohde, K. 2005. Marine parasitology. Csiro publishing. 592 pp.
- RStudio Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ruiz-Escobar, F. 2019. Taxonomía y filogenia molecular de sanguijuelas marinas (Annelida: Hirudinea: Piscicolidae) parásitas de elasmobranquios (Chondrichthyes) del sur de México. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar. Oaxaca.
- Ruiz-Escobar, F., & A. Ocegüera-Figueroa. 2019. A new species of *Branchellion Savigny, 1822* (Hirudinida: Piscicolidae), a marine leech parasitic on the giant electric ray *Narcine entemedor* Jordan & Starks (Batoidea: Narcinidae) off Oaxaca, Mexico. *Systematic Parasitology* 96(7): 575-584.

- Salgado-Maldonado, G. 1978. Acantocéfalos de peces V. Redescripción de cuatro especies de palaeacantocéfalos parásitos de peces de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 49(1): 49-70.
- Sánchez-Ramírez, C. & V. M. Vidal-Martínez. 2002. Metazoan parasite infracommunities of Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) from the coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology*. 88(6): 1087-1094.
- Santana-Piñeros, A.M., D. Pech & V.M. Vidal-Martínez. 2012. Spatial structure of the helminth parasite communities of the tonguefish, *Symphurus plagiusa*, from the Campeche coast, southern Mexico. *International Journal for Parasitology* 42(10):911-920.
- Santos-Bustos, G. & J.L. Velazco-Arias. 2015. Comunidades de parásitos de la palometa *Trachinotus rhodopus* (Gill, 1863), en dos localidades de los estados de Guerrero y Michoacán, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Guerrero. México.
- Santos-Bustos, N.G., J. Violante-González, S. Monks, A.A. Rojas-Herrera, S. García-Ibáñez, P. Flores-Rodríguez & G. Moreno-Díaz. 2018. Species richness and similarity of metazoan parasite communities in three species of leatherjacket (Oligoplites: Pisces: Carangidae) from the Pacific coast of Mexico. *Invertebrate Biology* 137(3): 205-220.
- Santos-Bustos, N.G., J. Violante-González, S. Monks, P.J. Villalba-Vásquez, S.S.S. Villalobos, M.S. Acosta-Hernández & A.D. Gallego. 2020a. Interannual and spatial variation in the parasite communities of Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Jordan et Starks) on Mexico Pacific coast. *Folia Parasitologica* 67: 1-13.
- Santos-Bustos, N.G., J. Violante-González, S. Monks, A.A. Rojas-Herrera, P. Flores-Rodríguez, J.L. Rosas-Acevedo & P.J. Villalba-Vásquez. 2020b. Parasite communities of striped bonito *Sarda orientalis* (Pisces: Scombridae) on the Pacific coast of Mexico. *New Zealand Journal of Zoology*. 1-16 pp.
- Schmidt, G.D. & L.S. Roberts. 1977. *Foundations of parasitology*. Mosby. St. Louis. USA. 604 pp.

- Smith-Vaniz, W.F. & S.J. Walsh. 2019. Indo-West Pacific species of *Trachinotus* with spots on their sides as adults, with description of a new species endemic to the Marquesas Islands (Teleostei: Carangidae). *Zootaxa* 4651(1): 1-37.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22(21): 2688-2690.
- Stock, S.P., J.F. Cambell & S.A. Nadler. 2001. Phylogeny of *Steinernema Travassos*, 1927 (Cephalobina: Steinernematidae) inferred from ribosomal DNA sequences and morphological characters. *Journal of Parasitology* 87(4): 887-889.
- Szidat, L. 1956. Der Marinecharakter der Parasitenfauna der Süsswasser-fische des Stromsystems des Rio de la Plata und ihre Deutung als Reliktfauna des tertären Tethys-Meeres. *Proceeding of the XIV International Congress of Zoology*. 128-138 pp.
- Tapia-García, M., M.C. García-Abad, G. González-Medina, M.C. Macuitl-Montes, & G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara. 1994. Composición, distribución y abundancia de la comunidad de peces demersales del Golfo de Tehuantepec. *Tropical Ecology*. 35: 229-252.
- Thomson, D.A., L.T. Findley & A.N. Kerstitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. University of Arizona Press. Arizona. 302 pp.
- Timi, J.T. & R. Poulin. 2003. Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: how repeatable is it? *International Journal for Parasitology* 33(12): 1353-1362.
- Timi, J.T. & R. Poulin. 2020. Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International Journal for Parasitology*. 50: 755-761.
- Vargas, P. & R. Zardoy. 2014. *The Tree of Life: Evolution and classification of living organisms*. Sunderland, Massachusetts. 548 pp.
- Vázquez, D.P., R. Poulin, B.R. Krasnov & G. Shenbrot. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* 74(5): 946-955.

- Villalba-Vásquez, P.J., J. Violante-González, S. Monks, J.U. Marino-Romero, S.G. Ibáñez, A.A. Rojas-Herrera & V. Rosas-Guerrero. 2018. Temporal and spatial variations in the metazoan parasite communities of the Panama spadefish, *Parapsettus panamensis* (Pisces: Ehippidae), from the Pacific coast of Mexico. *Invertebrate Biology* 137(4): 339-354.
- Violante-González, J., Y. Gallegos-Navarro, S. Monks, S. García-Ibáñez, A.A. Rojas-Herrera, G. Pulido-Flores & E. Larumbe-Morán. 2016. Parasites of the green jack *Caranx caballus* (Pisces: Carangidae) in three locations from Pacific coasts of Mexico, and their utility as biological tags. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 1015-1022.
- Violante-González, J., S. Monks, Y. Gallegos-Navarro, N.G. Santos-Bustos, P.J. Villalba-Vásquez, J.E. Miranda-Delgado & D. Carpio-Hernández. 2019. Metazoan parasite communities of the Pacific jack *Caranx caninus* (Pisces: Carangidae): exploring the variability of their parasite communities. *Journal of Natural History* 53(19-20): 1131-1151.
- Violante-González, J., S. Monks, Y. Gallegos-Navarro, N.G. Santos-Bustos, P.J. Villalba-Vásquez, J.G. Padilla-Serrato & G. Pulido-Flores. 2020. Interannual variation in the metazoan parasite communities of bigeye trevally *Caranx sexfasciatus* (Pisces, Carangidae). *Parasite* 27(6): 1-11.
- Winter, H.A. 1953. Presencia de *Spirocamallanus spiralis* (Baylis, 1923) Olsen, 1952 (Nematoda) en peces marinos de aguas mexicanas. *Ciencia México* 13(7-8): 137-140.
- Wisnivesky, C. 2003. *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional. Costa Rica. 368 pp.
- Young, R.E. & A.D. MacColl. 2016. Spatial and temporal variation in macroparasite communities of three-spined stickleback. *Parasitology*. 144(4): 1-14.
- Zaragoza-Tapia, F., G. Pulido-Flores, J. Violante-González & S. Monks. 2019. Two new species of *Acanthobothrium* Blanchard, 1848 (Onchobothriidae) in *Narcine entemedor* Jordan & Starks, 1895 (Narcinidae) from Acapulco, Guerrero, Mexico. *ZooKeys* 852: 1-21.

Zaragoza-Tapia, F., G. Pulido-Flores, S.L. Gardner & S. Monks. 2020. Host relationships and geographic distribution of species of *Acanthobothrium* Blanchard, 1848 (Onchoproteocephalidea, Onchobothriidae) in elasmobranchs: A metadata analysis. *ZooKeys* 940: 1-49.

Anexos

Anexo I. Técnicas de tinción de helmintos

Paracarmín de Mayer

1. Deshidratar en etanol al 96% (dos cambios de 10 minutos cada uno).
2. Teñir con Paracarmín de Mayer de 3-5 minutos, el tiempo de tinción depende del tamaño y grosor del organismo.
3. Lavar en etanol de 96% para quitar exceso de colorante por 5 minutos.
4. Diferenciar en alcohol etílico de 96% acidulado al 2% con HCl hasta que los bordes del ejemplar queden blancos y los órganos internos sean visibles.
5. Lavar con alcohol al 96% de 1-2 minutos, para detener la acción del alcohol acidulado.
6. Lavar en alcohol etílico absoluto de 20-30 minutos.
7. Transparentar en aceite de clavo o salicilato de metilo.
8. Montar en bálsamo de Canadá, el parásito deberá quedar ventral, vertical y en el centro de la preparación.
9. Etiquetar con un plumón indeleble con los datos de recolecta (huésped, hábitat, localidad, fecha de recolecta).
10. Secar las preparaciones en estufa de 10-15 días.

Hematoxilina de Delafield

1. Hidratar lentamente los ejemplares con alcohol etílico de 50% y 25%, hasta agua destilada (10 minutos en cada uno).
2. Teñir con hematoxilina durante 8-10 minutos o más, según el grueso del parásito.
3. Lavar con agua destilada eliminando el exceso de colorante.
4. Diferenciar en agua acidulada al 2% con ácido clorhídrico, hasta que el organismo tome un color rosa pálido.
5. Lavar con agua destilada por uno o dos minutos para evitar que siga actuando el agua acidulada.

6. Deshidratar lentamente en alcohol etílico gradual de 25%, 50%, 70% y 96%, con 10 minutos de diferencia en cada cambio.
7. Lavar con alcohol etílico absoluto por 20-25 minutos.
8. Transparentar en aceite de clavo o salicilato de metilo no más de 15 minutos.
9. Montar en bálsamo de Canadá, el parásito debe quedar ventral, vertical y en el centro de la preparación.
10. Etiquetar con un plumón indeleble con los datos de recolecta (huésped, hábitat, localidad, fecha de recolecta).
11. Secar las preparaciones en estufa de 10-15 días.

Tricrómica de Gomori

1. Lavar los ejemplares en alcohol al 70% por 10 minutos.
2. Teñir ejemplar con el colorante de tricrómica (una gota del colorante por 3 ml de 96%), el tiempo varía de acuerdo con el grosor del ejemplar.
3. Quitar el exceso decolorante con alcohol al 96% por cinco minutos.
4. Aclarar con agua acidulada hasta que los bordes del ejemplar estén ligeramente blancos.
5. Contrarrestar el efecto del alcohol acidulado con alcohol al 96% por 10 minutos.
6. Deshidratar en alcohol absoluto por 20 minutos.
7. Aclarar con aceite de clavo o en xilol.
8. Montar en bálsamo de Canadá, el parásito debe quedar ventral, vertical y en el centro de la preparación.
9. Etiquetar con un plumón indeleble con los datos de recolecta (huésped, hábitat, localidad, fecha de recolecta).
10. Secar las preparaciones en estufa de 10-15 días.

Transparentado de nematodos

1. Colocar ejemplares sobre un portaobjetos y agregar una gota de glicerina-alcohol etílico (50-50) o lactofenol de Amman.
2. Disponer dos calzas de vidrio o de papel a los lados de los gusanos y poner sobre éstos un cubreobjetos.
3. Cubrir completamente al ejemplar con la glicerina-alcohol o el lactofenol. El tiempo de transparentado dependerá del grosor del organismo, pudiendo tardar desde unas horas hasta varios días.
4. Observar preparaciones en el microscopio.

Anexo II. Extracción de ADN

El protocolo DNeasy Blood & Tissue Kit de QIAGEN consta de ocho pasos que se presentan a continuación:

- a) Tejido. Cortar las muestras de tejido en trozos pequeños, y colocar en un tubo de microcentrifuga de 1.5 ml. Añadir 180 µl de buffer ATL. Añadir 20 µl de proteinasa K, mezclar en el vortex e incubar a 56°C hasta que estén completamente lisados. Mezclar en el vortex antes de continuar con el siguiente paso.
- b) Añadir 200 µl de Buffer AL. Mezclar completamente utilizando el vortex.
- c) Añadir 200 µl de etanol (96-100%). Mezclar completamente utilizando el vortex.
- d) Pipetear la mezcla dentro de una columna de giro de DNeasy Mini en un tubo de recolecta de 2 ml. Centrifugar a 8,000 rpm durante 1 minuto. Desechar el líquido y el tubo de colecta.
- e) Colocar la columna de giro en nuevo tubo de recolecta de 2 ml. Añadir 50 µl de Buffer AW1. Centrifugar por un minuto a 8,000 rpm. Desechar el líquido y el tubo de recolecta.
- f) Colocar la columna de giro en un nuevo tubo de recolecta de 2 ml , añadir 500 µl de Buffer AW2, y centrifugar durante 3 minutos a 14,000 rpm. Desechar el líquido y el tubo de recolecta.

- g) Transferir la columna de giro a un tubo nuevo de microcentrifuga de 1.5 ml o 2 ml.
- h) Diluir el DNA añadiendo 50 μ l de Buffer AE en el centro de la membrana de la columna de giro. Incubar por un minuto a temperatura ambiente. Centrifugar por un minuto a 8,000 rpm.

Anexo III. Programas de PCR

A continuación, se muestra el protocolo a seguir para la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR).

PCR	→ 15 μ l
H ₂ O	9.25
5X	3
F	0.3
R	0.3
Taq polimerasa	0.15
DNA	2

Para este trabajo se utilizaron dos programas de amplificación para llevar a cabo la reacción de PCR, para cada fragmento de gen.

- La subunidad I del citocromo C oxidasa fue amplificada con un calentamiento de 94°C (5 m), seguido de 35 ciclos de 94°C (1 m), 50°C (1 m), 72°C (1 m) y una extensión final del 72°C (10 m).
- El protocolo de amplificación para el fragmento del 28S tiene un calentamiento inicial de 94°C (30 s) seguido de 35 ciclos de 94°C (30 s), 50°C (30 s), 72°C (60 s) y una extensión final de 72°C (10 m).

Anexo IV. Números de acceso de GenBank

Número de acceso GenBank	Taxón
<i>Aponurus laguncula</i>	
28S	
AY116878	<i>Heronimus mollis</i>
AY222213	<i>Indosolenorchis hirudinaceus</i>
AY222212	<i>Diplodiscus subclavatus</i>
AY222221	<i>Labicola cf. elongata</i>
AY222220	<i>Catatropis indicus</i>
AY222219	<i>Notocotylus</i> sp.
AY222222	<i>Lankatrema mannarensis</i>
AY222223	<i>Opisthotrema dujonis</i>
AY116877	<i>Macrovestibulum</i> sp.
AY222218	<i>Rhabdiopoeus taylori</i>
AY222217	<i>Taprobanella bicaudata</i>
AY222216	<i>Mesometra</i> sp.
AY222215	<i>Hexangium</i> sp.
AY222214	<i>Neohexangitrema zebrasomatis</i>
AY222187	<i>Otodistomum cestoides</i>
AY222182	<i>Bivesicula claviformis</i>
AY222181	<i>Bivesicula unexpecta</i>
AY222183	<i>Bivesicula fusiformis</i>
AY222224	<i>Prosorhynchoides gracilescens</i>
AY222225	<i>Rhipidocotyle galeata</i>
AY222190	<i>Accacoelium contortum</i>
AY222189	<i>Derogenes varicus</i>
AY222196	<i>Hemiperina manteri</i>
AY222193	<i>Didymozoid</i> sp.
AY222192	<i>Didymozoid</i> sp.
AY222194	<i>Didymozoid</i> sp.
AY222195	<i>Nematobothrium scombri</i>
AY222202	<i>Dinurus longisinus</i>
AY222200	<i>Lecithochirium caesionis</i>
AY222203	<i>Lecithocladium excisum</i>
AY222197	<i>Machidatrema chilostoma</i>
AY222204	<i>Merluciotrema praeclarum</i>
AY222198	<i>Opisthadena dimidia</i>
AY222201	<i>Plerurus digitatus</i>
MK648299	<i>Lecithasteridae</i>
AY222199	<i>Lecithaster gibbosus</i>
AY222205	<i>Lecithophyllum botryophorum</i>
AY222191	<i>Prosogonotrema bilabiatum</i>
AY222185	<i>Crusziella formosa</i>
AY222184	<i>Prototransversotrema</i>
AY222186	<i>Transversotrema haasi</i>
<i>Opechona pharingodactyla</i>	
28S	
FJ788468	<i>Aephnidiogenes major</i>
FJ788469	<i>Bianium spongiosum</i>
FJ788470	<i>Bulbocirrus aulostomi</i>
FJ788471	<i>Clavogalea trachinoti</i>

Número de acceso GenBank	Taxón
FJ788472	<i>Diplocreadium tsontso</i>
FJ788473	<i>Diploproctodaeum</i> sp.
FJ788474	<i>Diploproctodaeum momoaafata</i>
FJ788475	<i>Echeneidocoelium indicum</i>
FJ788476	<i>Holorchis castex</i>
FJ788477	<i>Holorchis gigas</i>
FJ788478	<i>Hypocreadium</i> cf. <i>patellare</i>
FJ788479	<i>Hypocreadium</i> sp.
FJ788480	<i>Hypocreadium toombo</i>
FJ788481	<i>Intusatrium robustum</i>
FJ788482	<i>Lepidapedoides angustus</i>
AJ405262	<i>Lepidapedon arlenae</i>
AJ406263	<i>Eulamprus amplus</i>
AJ405264	<i>Lepidapedon desclersae</i>
AJ405265	<i>Lepidapedon discoveryi</i>
AJ405266	<i>Lepidapedon elongatum</i>
AJ405267	<i>Lepidapedon gaevskayae</i>
AJ405260	<i>Lepidapedon rachion</i>
AJ405261	<i>Lepidapedon rachion</i>
AJ405268	<i>Lepidapedon sommervillae</i>
AJ405269	<i>Lepidapedon zubchenkoi</i>
FJ788483	<i>Lepotrema clavatum</i>
FJ788484	<i>Lobatocreadium exiguum</i>
FJ788485	<i>Multitestis magnacetabulum</i>
FJ788486	<i>Myzoxenus insolens</i>
FJ788487	<i>Neohypocreadium dorsoporum</i>
AJ405270	<i>Neolepidapedon smithi</i>
FJ788488	<i>Neolepocreadium caballeroi</i>
FJ788489	<i>Neomultitestis aspidogastriformis</i>
FJ788490	<i>Neopreptetos arusettae</i>
FJ788491	<i>Opechona kahawai</i>
FJ788492	<i>Postlepidapedon uberis</i>
AY222236	<i>Preptetos caballeroi</i>
AY222237	<i>Preptetos trulla</i>
FJ788493	<i>Prodistomum keyam</i>
AJ405272	<i>Prodistomum priedei</i>
AJ405271	<i>Profundivermis intercalarius</i>
FJ788494	<i>Tetracerasta blepta</i>
<i>Monascus filiformis</i>	
28S	
KJ425462	<i>Coomera brayi</i>
AJ405290	<i>Fellodistomum fellis</i>
AJ405289	<i>Fellodistomum agnotum</i>
KJ425464	<i>Oceroma praecox</i>
KJ425467	<i>Tergestia</i> sp.
KJ425466	<i>Tandanicola bancrofti</i>
KT865206	<i>Proctoeces</i> sp.
KT865199	<i>Proctoeces</i> cf. <i>lintoni</i>
KX671300	<i>Proctoeces insolitus</i>
KY319366	<i>Planorbella trivolvis</i>
KY319363	<i>Diplostomoidea</i> sp.

Número de acceso GenBank	Taxón
AY222281	<i>Steringophorus margolisi</i>
AJ405299	<i>Steringophorus</i> sp.
AJ405297	<i>Steringophorus thulini</i>
AJ405292	<i>Steringophorus furciger</i>
MG696894	<i>Steringotrema robertpoulini</i>
MG696893	<i>Steringotrema robertpoulini</i>
HM582812	<i>Symmetrovesicula chaetodontis</i>
HM582810	<i>Symmetrovesicula gracilis</i>
HM582797	<i>Symmetrovesicula gracilis</i>
HM582798	<i>Symmetrovesicula chaetodontis</i>
AJ405298	<i>Steringophorus thulini</i>
AJ405291	<i>Steringophorus dorsolineatum</i>
MF155627	<i>Tergestia clonacantha</i>
MF155628	<i>Tergestia henryi</i>
MF155626	<i>Tergestia maryae</i>
MF155625	<i>Tergestia maryae</i>
KT273400	<i>Bucephalus gorgon</i>
KT956931	<i>Echinochasmus mordax</i>
EU025867	<i>Echinostoma paraensei</i>
AF181883	<i>Gymnophalloides seoi</i>
KM268112	<i>Gymnophallus choledochus</i>
AY222285	<i>Prosogonarium angelae</i>
KJ648919	<i>Pseudobacciger cheneyae</i>
AY222284	<i>Proctoeces maculatus</i>
AY222282	<i>Fellodistomum fellis</i>
AJ405293	<i>Steringophorus haedrichi</i>
AJ405295	<i>Steringophorus pritchardae</i>
AJ405296	<i>Steringophorus blackeri</i>

Pyragraphorus hollisae

Pseudobicotylophora lopezochoterenai

28S

AF311706	<i>Chimaericola leptogaster</i>
AF311707	<i>Discocotyle sagittata</i>
AF311703	<i>Diplozoon nipponicum</i>
AF311704	<i>Diclidophora luscae capelanii</i>
AF311705	<i>Choricotyle cf. chrysophryii</i>
AF311708	<i>Gastrocotyle trachuri</i>
AF311715	<i>Pseudaxine trachuri</i>
AF311711	<i>Gotocotyla</i> sp.
AF311717	<i>Plectanocotyle gurnardi</i>
AF311716	<i>Plectanocotyle</i> sp.
AF311718	<i>Plectanocotyloides obscurum</i>
AF311710	<i>Grubea cochlear</i>
AF311709	<i>Kuhnia</i> sp.
AF311712	<i>Microcotyle erythrini</i>
AF311702	<i>Atrispinum acarne</i>
AF311713	<i>Pagellicotyle mormyri</i>
AJ243678	<i>Bivagina pagrosomi</i>
AF311719	<i>Sparicotyle chrysophryii</i>
AF311714	<i>Pyragraphorus hollisae</i>
Z83010	<i>Polystomoides malayi</i>

Número de acceso GenBank	Taxón
Z83008	<i>Polystomoides asiaticus</i>
Z83012	<i>Polystomoides australiensis</i>
Z83006	<i>Neopolystoma spratti</i>
Z83004	<i>Neopolystoma chelodinae</i>
<i>Acanthobothrium</i> sp.	
28S	
KF685761	<i>Disculiceps</i> sp.
KF685762	<i>Sanguilevator yearsleyi</i>
AF286915	<i>Dilepis undula</i>
AY157181	<i>Hymenolepis diminuta</i>
EF095263	<i>Mesocestoides</i> sp.
EF095257	<i>Adelobothrium</i> cf. <i>aetiobatidis</i>
KF685748	<i>Polypocephalus</i> sp.
AF286934	<i>Nippotaenia mogurndae</i>
EF095261	<i>Proteocephalus macrocephalus</i>
EF095264	<i>Acanthobothrium parviuncinatum</i>
KF685751	<i>Acanthobothrium santarosaliense</i>
KF685765	<i>Onchoproteocephalidea</i> gen n sp.
KF685772	<i>Platybothrium jondoeorum</i>
KF685773	<i>Potamotrygonocestus</i> cf. <i>fitzgeraldae</i>
KF685777	<i>Uncibilocularis okei</i>
KF685764	<i>Megalonchos shawae</i>
KF685754	<i>Calyptrobothrium</i> sp.
KF685758	<i>Chimaerocestos</i> sp.
KF685771	<i>Marsupiobothrium</i> sp.
KF685767	<i>Orectolobicestus randyi</i>
KF685768	<i>Orygmatobothrium</i> cf. <i>musteli</i>
KF685769	<i>Paraorygmatobothrium exiguum</i>
KF685770	<i>Phyllobothrium</i> cf. <i>lactuca</i>
EF095259	<i>Clistobothrium montaukensis</i>
KF685759	<i>Crossobothrium</i> cf. <i>dohrnii</i>
KF685750	<i>Pseudanthobothrium</i> sp.
FJ177132	<i>Rhinebothroides</i> cf. <i>freitasi</i>
KF685749	<i>Rhinebothriidea</i> gen n sp.
AF286950	<i>Tetrabothrius erostris</i>
AF286952	<i>Tetrabothrius</i> sp.
KF685752	<i>Anthobothrium</i> sp.
KF685753	<i>Calliobothrium</i> cf. <i>verticillatum</i>
KF685755	<i>Carpobothrium</i> sp.
FJ177106	<i>Caulobothrium opisthorchis</i>
KF685756	<i>Ceratobothrium xanthocephalum</i>
KF685757	<i>Ceratobothrium xanthocephalum</i>
KF685760	<i>Dioecotaenia cancellata</i>
KF685763	<i>Duplicibothrium</i> sp.
KF685766	<i>Tetraphyllidea</i> gen n sp.
EF095260	<i>Pachybothrium hutsoni</i>
KF685774	<i>Rhopstrobothrium</i> cf. <i>gambangi</i>
KF685775	<i>Spiniloculus</i> sp.
KF685776	<i>Trilocularia gracilis</i>
AF286942	<i>Bothriocephalus scorpii</i>
AF286909	<i>Balanotaenia bancrofti</i>

Número de acceso GenBank	Taxón
AY157180	<i>Caryophyllaeus laticeps</i>
AF286922	<i>Echinobothrium chisholmae</i>
AF286943	<i>Diphyllobothrium stemmacephalum</i>
AY157178	<i>Gyrocotyle urna</i>
AF286930	<i>Litobothrium janovyi</i>
EF095255	<i>Didymobothrium rudolphii</i>
AF286949	<i>Spathebothrium simplex</i>
AF286967	<i>Grillotia erinaceus</i>
AY157175	<i>Lepidophyllum steenstrupi</i>
AY157176	<i>Rugogaster hydrolagi</i>
AY157169	<i>Diclidophora denticulata</i>
EU170364	<i>Acanthobothrium brevissime</i>
EU170363	<i>Acanthobothrium brevissime</i>
HQ917930	<i>Acanthobothrium hypermekkolpos</i>
HQ917929	<i>Acanthobothrium hypermekkolpos</i>
HQ917927	<i>Acanthobothrium mattaylori</i>
HQ917928	<i>Acanthobothrium jeanneae</i>
HQ437683	<i>Acanthobothrium margieae</i>
HQ437682	<i>Acanthobothrium margieae</i>
FJ843605	<i>Acanthobothrium masniae</i>
FJ843604	<i>Acanthobothrium masniae</i>
FJ843603	<i>Acanthobothrium zimneri</i>
FJ843600	<i>Acanthobothrium popi</i>
FJ843601	<i>Acanthobothrium popi</i>
GQ470122	<i>Acanthobothrium</i> sp.
GQ470123	<i>Acanthobothrium</i> sp.

***Rhadinorhynchus* sp.**

28S

AY829106	<i>Acanthocephalus dirus</i>
AY829101	<i>Acanthocephalus lucii</i>
AY829100	<i>Acanthocephaloides propinquus</i>
AY829104	<i>Centrorhynchus</i> sp.
AY829107	<i>Corynosoma enhydri</i>
AY829097	<i>Echinorhynchus truttae</i>
AY829110	<i>Filisoma bucerium</i>
AY829111	<i>Floridosentis mugilis</i>
AY829103	<i>Gorgorhynchoides bullocki</i>
AY829092	<i>Illiosentis</i> sp.
AY829095	<i>Koronacantha mexicana</i>
AY829094	<i>Koronacantha pectinaria</i>
AY829093	<i>Leptorhynchoides thecatus</i>
AY829088	<i>Macracanthorhynchus ingens</i>
AY829087	<i>Mediorhynchus</i> sp.
AY829086	<i>Moniliformis moniliformis</i>
AY829091	<i>Neoechinorhynchus saginata</i>
AY829090	<i>Oligacanthorhynchus tortuosa</i>
AY829089	<i>Oncicola</i> sp.
AY829096	<i>Pomphorhynchus bulbocolli</i>
AY829102	<i>Plagiorhynchus cylindraceus</i>
AY829105	<i>Polymorphus brevis</i>
AY829108	<i>Profilicollis altmani</i>

Número de acceso GenBank	Taxón
AY829109	<i>Polymorphus</i> sp.
AY829099	<i>Rhadinorhynchus</i> sp.
AY829098	<i>Transvena annulospinosa</i>
AY829085	<i>Asplanchna sieboldi</i>
AY829084	<i>Brachionus patulus</i>
AY829083	<i>Lecane bulla</i>
<i>Anisakis typica</i>	
COX2	
HM147278	<i>Pseudoterranova decipiens</i>
HM147281	<i>Pseudoterranova azarasi</i>
KC782949	<i>Pseudoterranova cattani</i>
HM147280	<i>Pseudoterranova bulbosa</i>
EF513511	<i>Contracaecum rudolphii</i>
EF513513	<i>Contracaecum septentrionale</i>
EU852348	<i>Contracaecum</i> aff <i>multipapillatum</i>
EF122206	<i>Contracaecum micropapillatum</i>
EF513500	<i>Contracaecum bioccai</i>
JN580993	<i>Contracaecum pelagicum</i>
EF513519	<i>Contracaecum microcephalum</i>
KT285811	<i>Contracaecum</i> cf. <i>osculatum</i>
KC479948	<i>Anisakis physeteris</i>
KC479947	<i>Anisakis physeteris</i>
KF972439	<i>Anisakis physeteris</i>
GQ118171	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118173	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118164	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118169	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118170	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118165	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118172	<i>Anisakis nascettii</i>
JQ010980	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118168	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118167	<i>Anisakis nascettii</i>
GQ118166	<i>Anisakis nascettii</i>
FJ685642	<i>Anisakis nascettii</i>
JQ859931	<i>Anisakis typica</i>
JQ859922	<i>Anisakis typica</i>
JQ859921	<i>Anisakis typica</i>
JQ859924	<i>Anisakis typica</i>
JQ859923	<i>Anisakis typica</i>
JQ859929	<i>Anisakis typica</i>
JQ859930	<i>Anisakis typica</i>
JQ859928	<i>Anisakis typica</i>
JQ859927	<i>Anisakis typica</i>
JQ859926	<i>Anisakis typica</i>
JQ859925	<i>Anisakis typica</i>
JQ798968	<i>Anisakis typica</i>
JQ859932	<i>Anisakis typica</i>
JQ859920	<i>Anisakis typica</i>
KF830019	<i>Anisakis typica</i>
AF179906	<i>Anisakis</i> sp.

Número de acceso GenBank	Taxón
AF179905	<i>Anisakis</i> sp.
KC810004	<i>Anisakis simplex</i>
KC810002	<i>Anisakis simplex</i>
KC810003	<i>Anisakis simplex</i>
KC480041	<i>Anisakis simplex</i>
KC480042	<i>Anisakis simplex</i>
KC480043	<i>Anisakis simplex</i>
KC479850	<i>Anisakis simplex</i>
KC479861	<i>Anisakis simplex</i>
KC809996	<i>Anisakis pegreffii</i>
JQ900762	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479960	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC809997	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479989	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479990	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479875	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC809998	<i>Anisakis pegreffii</i>
JQ900759	<i>Anisakis pegreffii</i>
KP979765	<i>Anisakis pegreffii</i>
JQ900760	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479913	<i>Anisakis pegreffii</i>
JQ900761	<i>Anisakis pegreffii</i>
KF972438	<i>Anisakis pegreffii</i>
KP979766	<i>Anisakis pegreffii</i>
KP979764	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479855	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479884	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479828	<i>Anisakis pegreffii</i>
JN827308	<i>Anisakis pegreffii</i>
JN827309	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479869	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479849	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC480008	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479883	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479959	<i>Anisakis pegreffii</i>
KU057355	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479851	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479887	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479843	<i>Anisakis pegreffii</i>
KC479863	<i>Anisakis pegreffii</i>