



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**DOCTORADO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

**EL ESCAPE DE LOS HELMINTOS COMO ESTRATEGIA
DE INVASIÓN DE PECES INTRODUCIDOS EN EL SUR DEL
ESTADO DE MÉXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

ALFREDO JIMÉNEZ SÁNCHEZ

COMITÉ DE TUTORES

Dra. Petra Sánchez Nava. Tutor Académico

Dr. Felipe de Jesús Rodríguez Romero. Tutor Adjunto

Dr. Juan Manuel Rivas González. Tutor Adjunto

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Agosto 2019

RESUMEN

Las especies invasoras representan la segunda causa de pérdida de biodiversidad. En la cuenca del Balsas existen poblaciones introducidas de los cíclidos *Oreochromis niloticus* y *Amatitlania nigrofasciata*, los cuales se cultivan como fuente de proteína o con fines ornamentales. Una de las hipótesis sobre el éxito de las especies invasoras es la del escape de los enemigos (HEE), la cual ha sido probada en peces dulceacuícolas analizando a sus helmintos parásitos. En este estudio probamos la HEE en cíclidos introducidos en la cuenca del Río Ixtapan, al sur del estado de México. De febrero a noviembre del 2016 recolectamos 298 peces de cuatro especies: dos introducidas (*O. niloticus* y *A. nigrofasciata*) y dos nativas (*Astyanax aeneus* y *Cichlasoma istlanum*). A cada individuo se le realizó un examen helmintológico en busca de ecto y endoparásitos. En el primer capítulo inventariamos a los monogéneos de *O. niloticus* y *A. aeneus*, los cuales representan nuevos registros para el Estado de México, Guerrero y para la cuenca del Balsas. En particular, los monogéneos *Cichlidogyrus thurstonae* y *Scutogyrus longicornis* se registran por primera vez en poblaciones introducidas silvestres de *O. niloticus* en México. En el segundo capítulo comparamos la riqueza, diversidad, prevalencia y abundancia de helmintos entre el cíclido convicto *A. nigrofasciata* y la mojarra nativa *C. istlanum*. Asimismo relacionamos la abundancia de los helmintos con el factor de condición de cada pez. El cíclido convicto no se liberó totalmente de sus helmintos especialistas, aunque presentó menor riqueza y diversidad de helmintos en contraste con la mojarra nativa. La prevalencia y abundancia del nematodo *Rhabdochona kidderi* fue mayor en la mojarra nativa, sin embargo un patrón opuesto se observó para el trematodo *Uvulifer* sp. La abundancia de los helmintos no se correlacionó con el factor de condición de los peces. Por una parte la HEE no es soportada ya que *O. niloticus* y *A. nigrofasciata* albergan a algunos helmintos especialistas en su rango introducido. Por otra parte se soporta la HEE, primero porque *A. nigrofasciata* presentó menor riqueza y diversidad de helmintos en contraste con la mojarra nativa, y en segundo lugar debido a que el factor de condición no se vio afectado por la abundancia de helmintos.

ABSTRACT

Invasive species are the second cause of biodiversity loss. In the Balsas basin there are introduced populations of cichlids *Oreochromis niloticus* and *Amatitlania nigrofasciata*, which they are cultivated like source of protein or with ornamental purpose. The enemy release hypothesis (ERH) is used to explain the success of invasive species in their new habitat. This hypothesis has been tested in freshwater fishes using like enemies to its helminth parasites. In this study the ERH was tested in introduced cichlids from the Rio Ixtapan basin, south of Mexico State. From February to November of 2016 a total of 298 fish of four species were collected: two introduced (*O. niloticus* and *A. nigrofasciata*) and two native (*Astyanax aeneus* and *Cichlasoma istlanum*). Each fish was dissected in search of ecto and endoparasites. In the first chapter, a survey of monogeneans of *O. niloticus* and *A. aeneus* was done. These ectoparasites represent new records for the State of Mexico, Guerrero and the Balsas basin. In particular, the monogeneans *Cichlidogyrus thurstonae* and *Scutogyrus longicornis* are recorded by the first time in a wild introduced population of *O. niloticus* in México. In the second chapter, the richness, diversity, prevalence and abundance of helminths were compared between the convict cichlid *A. nigrofasciata* and the Mexican mojarra *C. istlanum*. Likewise the helminth abundance and the condition factor of each fish were related. The convict cichlid was not free of its specialist helminths, though it had low richness and diversity of helminths in contrast with the mexican mojarra. The prevalence and abundance of the nematode *Rhabdochona kidderi* were higher in the Mexican mojarra than the convict cichlid. However, an opposite pattern was observed for the trematode *Uvulifer* sp. The helminth abundance was not correlated with the condition factor of fish. On the one hand, the ERH was not supported due to *O. niloticus* and *A. nigrofasciata* harbored some of its specialist helminthes in the introduced range. On the other hand, the ERH was supported, first because *A. nigrofasciata* had low richness and diversity of helminths than the Mexican mojarra; and second because the condition factor was not correlated with the helminth abundance.

CONTENIDO

DEDICATORIA	i
RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
CONTENIDO	v
LISTA DE TABLAS (CUADROS)	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
REVISIÓN DE LITERATURA	3
JUSTIFICACIÓN	6
HIPÓTESIS	7
OBJETIVOS	8
MATERIAL Y MÉTODOS	9
RESULTADOS	13
CAPÍTULO 1. Monogéneos de <i>Astyanax aeneus</i> (Characidae) y <i>Oreochromis niloticus</i> (Cichlidae) en la cuenca del Río Ixtapan, México.	13
CAPÍTULO 2. Probando la hipótesis de liberación de enemigos en el pez invasor <i>Amatitlania nigrofasciata</i> (Cichlidae) en México	32
DISCUSIÓN GENERAL	53
CONCLUSIÓN GENERAL	55
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
ANEXOS	60

LISTA DE TABLAS (CUADROS)

MATERIAL Y METODOS

Tabla 1.- Coordenadas geográficas y altitud de los sitios de recolecta de peces en la cuenca del Río Ixtapan.

CAPITULO 1

Tabla 1.- Localidades de recolecta y tamaño de muestra de peces en la cuenca del Río Ixtapan.

*Tabla 2.- Prevalencia (P), intensidad promedio (IP) e índice de dispersión (ID) de monogéneos de *Astyanax aeneus* y *Oreochromis niloticus* de la cuenca del Río Ixtapan. IC= intervalo de confianza al 95%, nc=no calculado.*

CAPITULO 2

*Tabla 1.- Sitios de muestreo de los peces *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* en la cuenca del Río Ixtapan, México.*

*Tabla 2.- Helmintos especialistas de *Amatitlania nigrofasciata* en el Río Ixtapan y en su rango nativo (Centroamérica).*

*Tabla 3.- Parámetros de infección (prevalencia (P), intensidad promedio (IP) y abundancia promedio (AP)) de helmintos de *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* de la cuenca del Río Ixtapan. IC= intervalo de confianza al 95%. *Especialista, §Generalista*

*Tabla 4.- Descriptores de la comunidad componente e infracomunidad de helmintos de *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* de la cuenca del Río Ixtapan.*

*Tabla 5.- Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre la abundancia de parásitos y el factor de condición de *Cichlasoma istlanum* y *Amatitlania nigrofasciata* de la cuenca del Río Ixtapan.*

LISTA DE FIGURAS

MATERIAL Y METODOS

Figura 1.- Sitios de recolecta de peces en la cuenca del Río Ixtapan.

CAPITULO 1

*Figura 1.- Mapa de las localidades de muestreo de los peces *Astyanax aeneus* y *Oreochromis niloticus* en la cuenca del Río Ixtapan. Ver códigos en tabla 1.*

ANEXOS

Anexo 1.- Fotografías de los sitios de muestreo de peces en la cuenca del Río Ixtapan.

Anexo 2.- Fotografías de los peces recolectados en la cuenca del Río Ixtapan.

Anexo 3.- Microfotografías de algunos helmintos de peces de la cuenca del Río Ixtapan.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas representan la segunda causa de pérdida de biodiversidad solo después de la degradación y fragmentación del hábitat (Genovesi y Shine, 2004). Los ecosistemas dulceacuícolas están propensos a ser invadidos por especies no-nativas en gran parte debido a las actividades antropogénicas (Ricciardi y MacIssac, 2011; Patoka et al., 2018). El cultivo de peces dulceacuícolas ya sea con fines ornamentales, recreativos o de producción de proteína está ampliamente distribuido y ligado al fenómeno de las invasiones biológicas (Espinosa-Pérez y Ramírez, 2015). En el centro de México existen al menos 25 especies de peces dulceacuícolas que se consideran invasoras (Contreras-MacBeath et al. 2014). De estas, las especies de peces cíclidos *Oreochromis niloticus* y *Amatitlania nigrofasciata* se cultivan en granjas acuícolas en la cuenca del Balsas, la primera como fuente de proteína y la segunda como pez de ornato (Contreras-McBeath et al., 1998; González-Razo et al. 2016; Martínez-Castro y Ramírez-Herrera, 2016).

Ambas especies son liberadas hacia los arroyos y ríos de la región ya sea de manera accidental o deliberada, lo cual ha propiciado que formen poblaciones invasoras en los cuerpos de agua de la cuenca del Balsas (Paulo-Maya y Ramírez-Enciso, 1997; Mejía-Mojica et al., 2012). El daño que ocasionan estas especies invasoras sobre los peces nativos está bien documentado. En el caso del pez convicto *A. nigrofasciata*, se ha sugerido que puede desplazar a la mojarra nativa del Balsas *Cichlasoma istlanum* debido a que compiten por sitios de anidación y reproducción y a que es altamente agresiva (Contreras-McBeath et al., 2014). Asimismo, De la Torre-Zavala y colaboradores (2018) mediante un estudio conductual, han sugerido que la mojarra nativa come menos, se esconde por más tiempo en refugios y nada menos tiempo en presencia del pez convicto. Por otro lado, la tilapia del

Nilo *O. niloticus* puede afectar nidos de las especies nativas (CABI, 2012), además de ejercer presión de competencia y alimentarse de otras especies de peces (Zambrano et al., 2006).

Existen muchas hipótesis que tratan de explicar el éxito de las especies invasoras en un nuevo ambiente (Catford et al., 2009). Una de ellas es la hipótesis del escape de los enemigos (HEE), la cual menciona que las especies introducidas que llegan a un nuevo ambiente pierden sus parásitos o depredadores especialistas durante el proceso de introducción, por lo que al no tener enemigos que atacar, los recursos energéticos destinados a ese fin son usados en incrementar su adecuación (Torchin et al., 2003). Dicha hipótesis ha sido probada sobretodo en plantas y ambientes terrestres y muy poco en ambientes dulceacuícolas y en peces (Heger y Jeschke, 2014). Heger et al. (2013) mencionan que las hipótesis de invasión son muy generales y que deberían ser más específicas, por lo que ellos proponen probarlas mediante una jerarquía de hipótesis. En esta jerarquía, la HEE puede ser a su vez dividida en sub-hipótesis hasta que sean lo suficientemente específicas para ser probadas de acuerdo a los objetivos de cada investigación.

En ese sentido, en este trabajo probamos la HEE en los peces introducidos *A. nigrofasciata* y *O. niloticus* de la cuenca del Río Ixtapan, en el sur del Estado de México, tomando como enemigos a sus helmintos parásitos. En el primer capítulo, registramos a los parásitos monogeneos especialistas de la tilapia invasora *O. niloticus* y del pez nativo *Astyanax aeneus*. Por otro lado, en el segundo capítulo comparamos la riqueza, abundancia y diversidad de helmintos entre el cíclido convicto *A. nigrofasciata* y la mojarra mexicana *C. istlanum*, esta última nativa de la cuenca del Balsas. Así mismo, en este capítulo

evaluamos si la abundancia de helmintos tiene un efecto negativo sobre el factor de condición de ambos peces.

REVISIÓN DE LITERATURA

Desde el trabajo de Torchin et al., (2003), la HEE se empezó a poner a prueba en peces dulceacuícolas. En dicho estudio se comparó la riqueza de parásitos de especies invasoras (seis especies de peces) en su rango nativo contra su rango introducido. Los autores encontraron que en general las especies invasoras en el rango nativo tuvieron el doble de parásitos en contraste con aquellas que habitan en el rango introducido. El mismo patrón se observó con la prevalencia (porcentaje de individuos infectados) de parásitos.

Cinco años después, Kvach y Stepien (2008) realizaron una comparación de los helmintos de los peces góbidos *Apollonia melanostoma* y *Proterorhinus semilunaris* en su rango nativo e introducido. Los góbidos tuvieron cuatro veces más riqueza de especies de helmintos en el rango nativo (Eurasia) que en el rango introducido (Norte América).

Al menos tres estudios más han encontrado el mismo patrón (menor riqueza de parásitos en el rango introducido que en el nativo) cuando comparan la riqueza de parásitos en el rango nativo e introducido de peces invasores. Vignon et al (2009) lo hicieron con el pez *Cephalopolis argus*, mientras que Sheath et al (2015) encontraron dicho patrón en siete peces introducidos en Gales e Inglaterra. Firmat et al (2016) reportaron un caso de pérdida total de parásitos en una población introducida de *Oreochromis mossambicus* en una isla del Pacífico Sur.

Sin embargo, no todos los trabajos han encontrado una reducción en la riqueza de parásitos de peces invasores en su rango introducido. Lacerda et al (2013) no encontró diferencias en la riqueza de helmintos en poblaciones nativas e introducidas del pez cíclido *Cichla piquiti*, en Brazil. Kvach et al (2014) tampoco encontraron reducción de parásitos en el rango introducido de cuatro especies de góbidos. Pettersen et al (2016) reportaron que la composición de especies de monogéneos del género *Gyrodactylus* fueron similares entre poblaciones nativas e introducidas del pez *Phoxinus phoxinus* en Noruega.

La HEE no solo se ha puesto a prueba al comparar la riqueza de parásitos en poblaciones nativas e introducidas de peces invasores. También se han realizado comparaciones de la riqueza, diversidad y abundancia de parásitos entre peces invasores en su rango introducido y peces nativos que habitan en la región introducida. Dos trabajos encontraron mayor riqueza y/o diversidad de parásitos en los peces nativos en contraste con los introducidos. El primero de ellos corresponde a Roche et al (2010), quienes compararon la parasitofauna del pez introducido *Oreochromis niloticus* con la del pez nativo *Vieja maculicauda* en Panamá. El segundo estudio se llevó a cabo en Norte América, en donde se comparó la riqueza y diversidad de helmintos entre el pez introducido *Neogobius melanostomus* y los peces nativos *Percina caprodes* y *Notropis hudsonius* (Gendron et al., 2012).

Por otro lado, Lacerda et al (2013) compararon la abundancia de helmintos del pez introducido *Cichla piquiti* contra los peces nativos *Hoplias malabaricus* y *Rhapiodon vulpinus*. Los resultados que encontraron fueron que la abundancia del nematodo *Contracaecum* sp. no difirió entre hospederos nativos y *C. piquiti*, mientras que la

abundancia del trematodo *Austrodiplostomum* sp. fue significativamente mayor en el pez nativo *H. malabaricus*.

En otro estudio, Kvach et al (2015) compararon la riqueza, prevalencia y abundancia de helmintos en el góbido introducido *Neogobius fluviatilis* y en tres especies nativas en el Río Volga en Europa. Aunque la riqueza de helmintos fue mayor en los peces nativos, el hospedero introducido presentó mayor carga parasitaria que los nativos.

Finalmente, algunos estudios han probado la HEE al relacionar el factor de condición de los peces invasores y nativos con la abundancia de los parásitos en la región introducida. Dos trabajos reportaron que el factor de condición de los peces nativos se correlacionó negativamente con la abundancia de los helmintos, mientras que en los peces introducidos (*O. niloticus* y *C. piquiti*) la condición no fue impactada negativamente con la abundancia de parásitos (Roche et al., 2010; Lacerda et al., 2013).

JUSTIFICACIÓN

Las invasiones biológicas son un fenómeno mundial que produce daños económicos y ambientales. En México desde el año 2010 se ha puesto en marcha la Estrategia Nacional sobre especies invasoras, con el fin de prevenir, controlar y erradicar estas especies. Sin duda uno de los primeros objetivos de dicha estrategia es el generar conocimiento sobre el proceso de invasión que permita la toma de decisiones informadas. Algunos estudios mencionan que los ecosistemas acuáticos son más vulnerables para ser invadidos y por ende sufren los mayores impactos. La acuicultura es una actividad que genera ganancias económicas y bienestar para las comunidades rurales. Sin embargo, también es una de las principales actividades que propician la invasión de peces exóticos en los ríos y lagos de México. La liberación accidental o intencional de individuos de las granjas de cultivo hacia los ecosistemas acuáticos es la principal vía de invasión de estas especies. En la cuenca del Río Balsas existen granjas de cultivo de peces cíclidos que se usan como fuente de proteína (tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus*) o son ornamentales (cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata*). Es importante comprender cuáles son las causas por las que una especie se vuelve invasora. Existen muchas hipótesis que intentan explicar dichas causas. Una de ellas es la relacionada con la ausencia de enemigos naturales en las especies invasoras. Esta hipótesis se conoce como “la liberación de enemigos” (HLE). La HLE se ha puesto a prueba en plantas y muy poco en peces dulceacuícolas. Por lo tanto es necesario probar dicha hipótesis en dos de los peces cíclidos con mayor riesgo de invasividad en la cuenca del Balsas. La información generada ayudará a tomar medidas de prevención, control y erradicación de estos peces invasores.

HIPÓTESIS

Debido a que los peces introducidos *A. nigrofasciata* y *O. niloticus* se liberan de sus parásitos cuando llegan a un nuevo ambiente, se espera que:

*Los peces introducidos no estén parasitados por sus helmintos especialistas en el rango introducido.

*Los peces introducidos del río Ixtapan presenten menor prevalencia, abundancia, riqueza y diversidad de helmintos que los peces nativos.

*La abundancia de helmintos no tenga un efecto negativo sobre el factor de condición de los peces introducidos.

OBJETIVOS

GENERAL.

- Analizar el papel de la hipótesis de escape de los enemigos (helmintos) en la invasión de los peces cíclidos introducidos en el sur del Estado de México.

PARTICULARES.

- Realizar un inventario de las especies de helmintos de los cíclidos invasores *Amatitlania nigrofasciata* y *Oreochromis niloticus*, así como de los peces nativos *Cichlasoma istlanum* y *Astyanax aeneus*, y calcular los parámetros de infección de cada helmintiasis.
- Comparar la prevalencia, abundancia, riqueza y diversidad de helmintos entre el cíclido invasor *A. nigrofasciata* y el nativo *C. istlanum*.
- Correlacionar el factor de condición de *A. nigrofasciata* y *C. istlanum* con la abundancia de helmintos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio.

La cuenca del Río Ixtapan se origina en las montañas del municipio de Sultepec, Estado de México a más de 2000 m de altura. Su cauce principal recorre por 130 km el sur del estado, sirviendo como límite geográfico entre los municipios de Tejupilco y Amatepec. Al pasar por la localidad de Bejucos se interna en el estado de Guerrero y kilómetros más abajo se une al Río Cutzamala. El clima de la zona es cálido con lluvias en verano. La precipitación anual es de 1254 mm y la vegetación a lo largo de la cuenca es de selva baja caducifolia. Esta comunidad es rica en especies vegetales dentro de las que destacan copales (*Bursera fagaroides*, *Bursera jorullensis*, *Bursera lancifolia*), huizache (*Acacia farnesiana*), casahuate (*Ipomea wolcottiana*), huamúchiles (*Pethecellobium dulce*), tepehuales (*Lysiloma acapulcensis*), amate amarillo (*Ficus petiolaris*), entre otras. La selva baja caducifolia es uno de los ecosistemas tropicales más amenazados, tanto por la explotación agrícola extensiva e intensiva inadecuada, que la transforman en pastizales, como por el establecimiento de asentamientos humanos.

Se definieron 7 sitios de muestreo a lo largo del cauce principal de la cuenca a diferentes altitudes (Tabla 1 y Figura 1).

Localidad	Clave	Altitud	Latitud Norte	Longitud Oeste
San Miguel Ixtapan	SM	930 m	18° 47' 55.6"	100° 9' 41.2"
San Lucas Pueblo Nuevo	LU	723 m	18° 45' 11.4"	100° 18' 30.8"
El Sitio	ST	700 m	18° 47' 18.6"	100° 18' 23.6"
Bejucos	BE	520 m	18° 46' 45"	100° 25' 52.8"
Betarrón	BT	469 m	18° 45' 18.3"	100° 28' 35.4"
Pochote	PO	431 m	18° 44' 44.3"	100° 30' 55.5"
Balderrama	BL	411 m	18° 43' 53.52"	100° 32' 38.5"

Tabla 1.- Coordenadas geográficas y altitud de los sitios de recolecta de peces en la subcuenca del Río Ixtapan.

Recolecta de peces.

Los peces nativos (*Astyanax aeneus* y *Cichlasoma istlanum*) e introducidos (*Amatitlania nigrofasciata* y *Oreochromis niloticus*) se recolectaron con una atarraya de 3.5 metros de diámetro y un ancho de malla de 0.9 cm, tratando de abarcar todos los hábitats posibles, en un horario de 8 am a 4 pm. En cada hábitat se realizaron 10 lanzamientos de atarraya para estandarizar el esfuerzo de muestreo.

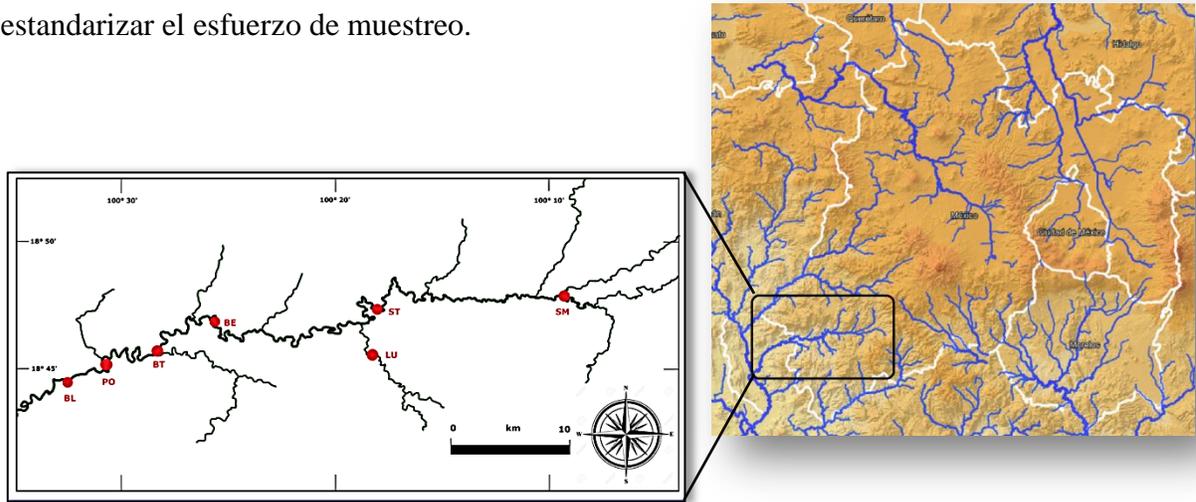


Figura 1.- Sitios de Recolecta de peces en la subcuenca del Río Ixtapan

Procesamiento de peces y helmintos.

A cada pez se le midió la longitud estándar (cm), longitud total (cm), altura (cm) y el peso corporal en húmedo (g). Después, los peces se examinaron en un microscopio estereoscópico en busca de ectoparásitos y endoparásitos, de acuerdo a métodos estándar (Salgado Maldonado, 2001). Los helmintos encontrados se contaron y se fijaron en formol caliente al 4% (Digenea y Monogenea) o en una mezcla de glicerina y alcohol (Nematoda). Los tremátodos se tiñeron con paracarmín de Mayer y tricrómica de Gomori, los monogéneos en Tricrómica de Gomori, los nemátodos se aclararon en soluciones graduales de glicerina-agua (Lamothe-Argumedo, 1997), posteriormente se montaron en preparaciones temporales en el medio de Hoyer o en preparaciones permanentes en Bálsamo de Canadá. La determinación taxonómica de los helmintos se realizó mediante el uso de claves taxonómicas y literatura especializada.

Inventario helmintológico.

Para cada especie de helminto se calcularon los parámetros de infección: prevalencia, intensidad y abundancia promedio, siguiendo la propuesta de Bush et al. (1997). Se obtuvieron intervalos de confianza al 95% de los parámetros de infección, mediante el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al., 2000). Para determinar si el tamaño de muestra fue suficiente para producir un estimado preciso de la riqueza de helmintos, se realizaron curvas de acumulación de especies, y los valores observados se ajustaron al modelo de Clench (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Riqueza y diversidad de helmintos de *A. nigrofasciata* y *O. niloticus* en su rango nativo.

Se realizó una revisión bibliográfica en las bases de datos SCOPUS, Springer y ScienceDirect sobre artículos relacionados con la riqueza y diversidad de helmintos de los peces cíclidos *Amatitlania nigrofasciata* y *Oreochromis niloticus*. La búsqueda se limitó a los trabajos que se realizaron en el rango nativo de ambas especies de peces. Para el caso de *A. nigrofasciata* se consideraron los estudios que abarcaran Centro América y para *O. niloticus* aquellos trabajos llevados a cabo en África central y nororiental, sobretodo en la cuenca del Río Nilo, la cual abarca los países de Egipto, Sudán y Etiopía.

Componente de comunidad e infracomunidad.

Para evaluar las comunidades de helmintos a nivel de componente de comunidad se consideró la riqueza y abundancia de helmintos. La diversidad se calculó con el índice de Shannon Wiener (H') y el número efectivo de especies (NEE). Para la Equidad se utilizó el índice de Pielou (J') y para la dominancia el índice de Berger-Parker (B). Los descriptores de la infracomunidad de helmintos fueron: riqueza de especies promedio, el índice de diversidad de Brillouin promedio y la dominancia de Berger-Parker promedio.

Factor de condición de peces.

La condición de los peces se calculó con el Factor de condición relativo de Le Cren (1951) aplicando la siguiente fórmula: $K_n = W/aL^b$, donde W es igual al peso corporal (gr) del pez, L corresponde a la longitud total (cm) y el valor de a y b se obtiene de la regresión lineal entre el logaritmo del peso y el logaritmo de la longitud total de la muestra de peces.

Análisis estadísticos.

Para evaluar las diferencias en la prevalencia y abundancia de los helmintos que ocurrieron tanto en los hospederos nativos como en los introducidos, se realizó la prueba ji cuadrada y la prueba t de bootstrap, respectivamente (Reiczigel et al., 2019). La comparación estadística del índice de Shannon, entre los peces nativos y exóticos, se llevó a cabo con la prueba t de Hutchenson (Magurrán, 2004). Mientras que la diferencia estadística en la riqueza de especies promedio y el índice de diversidad de Brillouin promedio entre peces nativos e introducidos se realizó mediante la prueba no paramétrica U de Mann Whitney. Finalmente, la relación entre el factor de condición relativo y la abundancia de helmintos se realizó usando la correlación de rangos de Spearman. Los análisis estadísticos se realizaron en el software Quantitative Parasitology 3.0 y Past 3.0.

RESULTADOS

CAPITULO 1 (PRIMER ARTICULO)

El artículo fue aceptado para publicación en la REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD.



Revista Mexicana de Biodiversidad
Universidad Nacional Autónoma de México

Petra Sánchez-Nava

Cd. Universitaria, a 25 de junio de 2019.

Estimada Dra. Sánchez:

Después de revisar la versión corregida de su trabajo RMB-3111: "Monogéneos de *Astyanax aeneus* (Characidae) y *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) en la cuenca del Río Ixtapan, México", le informo que ha sido aceptado para su publicación en nuestra revista y aparecerá en el próximo número disponible.

Con el fin de garantizar la adecuada reproducción de las figuras en la impresión final, es necesario que envíe las figuras en formato Tiff, a 300 dpi, a nuestra Ed. Técnica, la maestra Ma. Antonieta Arizmendi Espinosa (aarizmen@ib.unam.mx).

En cuanto tengamos listas las pruebas de galeras se las haremos llegar para una última revisión. Le reitero nuestra invitación a enviar fotografías relacionadas con su trabajo para la selección de imágenes que aparecerán en la portada correspondiente.

Sin más por el momento, reciba saludos cordiales

Atentamente,

Dr. Fernando Álvarez
Editor responsable

Monogeneos de *Astyanax aeneus* (Characidae) y *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) en la cuenca del Río Ixtapan, México.

Monogeneans of *Astyanax aeneus* (Characidae) and *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) from Rio Ixtapan basin, Mexico.

Alfredo Jiménez-Sánchez^a, Petra Sánchez-Nava^{a*}, Felipe de Jesús Rodríguez-Romero^a y Belem Flores-Nava^a

^aLaboratorio de Sistemas Biosustentables, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México; keane_ajs@yahoo.com.mx, psn@uaemex.mx*, fjrr@uaemex.mx, bfloresn@uaemex.mx

Resumen

En este estudio se registraron los monogeneos en las branquias de 136 peces de 2 especies (*Astyanax aeneus* y *Oreochromis niloticus*) en 7 localidades de la cuenca del Río Ixtapan, México. Se determinaron 9 los cuales representan nuevos registros para el Estado de México y Guerrero. El carácido *A. aeneus* albergó 5 especies de monogeneos (*Anacanthocotyle anacanthocotyle*, *Characithecium costaricensis*, *Diaphorocleidus kabatai*, *Palombitrema heteroancistrum* y *Urocleidoides strombicirrus*), mientras que la tilapia del Nilo estuvo parasitada por 4 especies (*Cichlidogyrus sclerosus*, *Cichlidogyrus thurstonae*, *Cichlidogyrus tilapiae* y *Scutogyrus longicornis*). En particular, los monogeneos *C. thurstonae* y *S. longicornis* se reportan por primera vez en México en una población invasora silvestre de *O. niloticus*. Los monogeneos con mayor distribución en el Río Ixtapan fueron: *D. kabatai* y *C. costaricensis* en *A. aeneus*, y *C. tilapiae* en *O.*

niloticus. La prevalencia e intensidad promedio de las 9 especies de monogéneos fueron en general más bajas que las reportadas en otras cuencas hidrológicas de México.

Palabras clave: Characidae; Cichlidae; *Cichlidogyrus*; *Characithecium*; *Urocleidoides*; Balsas

Abstract

In this study, the gill monogeneans of 136 fish belonging to 2 species (*Astyanax aeneus* and *Oreochromis niloticus*) in 7 localities from Rio Ixtapan basin, Mexico were registered. Nine species of monogeneans were determinate, which represent new records for State of Mexico and Guerrero. The characid *A. aeneus* had 5 monogenean species (*Anacanthocotyle anacanthocotyle*, *Characithecium costaricensis*, *Diaphorocleidus kabatai*, *Palombitrema heteroancistrum* y *Urocleidoides strombicirrus*) and the Nile tilapia *O. niloticus* harbored 4 species (*Cichlidogyrus sclerosus*, *Cichlidogyrus thurstonae*, *Cichlidogyrus tilapiae* y *Scutogyrus longicornis*). The monogeneans *C. thurstonae* and *S. longicornis* are reported by the first time in México in a wild invasive population of *O. niloticus*. The monogeneans with more distribution along the Ixtapan River were: *D. kabatai* and *C. costaricensis* in *A. aeneus* and *C. tilapiae* in *O. niloticus*. The prevalence and mean intensity of all monogenean species were in general lower in Ixtapan River than those registered in other hidrological basins of Mexico.

Key words: Characidae; Cichlidae; *Cichlidogyrus*; *Characithecium*; *Urocleidoides*; Balsas

Introducción

En la región neotropical de México existen poblaciones del pez nativo *Astyanax aeneus* Günther, 1860 (Characidae) en ríos, arroyos, lagos y lagunas costeras tanto de la vertiente del Atlántico como la del Pacífico (Contreras-McBeath et al., 2014a; Miller, 2009). Esta especie es clave en el reciclamiento de nutrientes en los ecosistemas acuáticos debido a su dieta omnívora (Small et al., 2011), y es una fuente de alimento para los habitantes en zonas rurales.

Por otra parte, debido a la acuicultura y a la liberación accidental o deliberada de peces, se han establecido poblaciones naturales de cíclidos africanos del género *Oreochromis* spp. en ríos y lagos de México (Contreras-MacBeath et al., 2014b; Mejía-Mojica et al., 2012). De estos, la tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758 se cultiva y comercializa ampliamente en México (Sosa-Villalobos et al., 2016), así como en granjas acuícolas de la cuenca del Río Ixtapan, Estado de México (González-Razo et al., 2016).

La investigación sobre los monogeneos de *A. aeneus* y *O. niloticus* en México se ha dirigido hacia un enfoque taxonómico, aportando listados de especies (Kohn et al., 2006; Mendoza-Garfias et al., 2017; Salgado-Maldonado, 2006). La riqueza de monogeneos en el carácido *A. aeneus* es de 13 taxa (Mendoza-Garfias et al., 2017), de los cuales solo 2 especies se registran en la cuenca del Balsas (Caspeta-Mandujano et al., 2009; Salgado-Maldonado et al., 2001). Con respecto a la tilapia del Nilo *O. niloticus*, este hospedero alberga 16 taxa de monogeneos, los cuales han sido registrados en granjas acuícolas de Yucatán, Tabasco, Veracruz, Campeche y Morelos (Aguirre-Fey et al., 2015; Caspeta-Mandujano et al., 2009; López-Jiménez, 2001; Mendoza-Franco et al., 2018;

Mendoza-Franco et al., 2015; Paredes-Trujillo et al., 2016) y pocos registros se tienen en poblaciones establecidas en cuerpos de agua silvestres (Kritsky et al., 1994; Jiménez-García et al., 2001; Vidal-Martínez et al., 2001).

Por lo tanto, los objetivos de este trabajo fueron realizar un inventario de las especies de monogéneos de *A. aeneus* y *O. niloticus* en varias localidades de la cuenca del Río Ixtapan y aportar información sobre sus parámetros de infección.

Materiales y métodos

De febrero a noviembre del 2016, se colectaron 94 individuos del carácido *A. aeneus* y 42 individuos de la tilapia del Nilo *O. niloticus* en 7 localidades (Tabla 1) de la cuenca del Río Ixtapan en la región hidrológica del Río Balsas (Fig. 1). Los peces se capturaron usando una atarraya de 3 m de diámetro y 0.9 cm de ancho de malla. La eutanasia de los hospederos se realizó de acuerdo a la Regulación Federal Mexicana sobre Sacrificio Animal 033-SAG/ZOO-2014 (Diario Oficial de la Federación, 2015).

Las branquias de cada pez se colocaron en una caja Petri con agua del medio y se examinaron bajo microscopio estereoscópico. Los monogéneos encontrados se removieron cuidadosamente de las lamelas branquiales con un pincel fino y se fijaron en formol caliente al 4%. Algunos monogéneos se montaron en solución de Hoyer para estudiar las estructuras esclerotizadas y otros se tiñeron con tricrómica de Gomori para estudiar órganos internos. La determinación taxonómica de cada monogéneo se realizó mediante claves dicotómicas y literatura especializada (Mendoza-Franco et al., 2009; Pariselle y Euzet 2009). Los ejemplares de referencia de cada especie de monogéneo se

depositaron en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) de la Universidad Nacional Autónoma de México con los siguientes números de catálogo: *Scutogyrus longicornis* (10743), *Cichlidogyrus sclerosus* (10744), *Cichlidogyrus thurstonae* (10745), *Cichlidogyrus tilapiae* (10746 y 10747), *Urocleidoides strombicirrus* (10749), *Characithecium costaricensis* (10750), *Diaphorocleidus kabatai* (10751 y 10752), *Palombitrema heteroancistrum* (10753 y 10754), y *Anacanthocotyle anacanthocotyle* (10755 y 10756).

Todos los monogneos se contaron y para cada especie se calcularon los parámetros de infección: prevalencia e intensidad promedio (Bush et al., 1997) junto con su intervalo de confianza al 95% de acuerdo a Rózsa et al. (2000) y Reiczigel et al. (2019). El patrón de distribución de cada especie de monogeneo se determinó usando el índice de dispersión ($ID = \frac{\text{varianza de la abundancia}}{\text{abundancia promedio}}$).

La significancia del ID se llevó a cabo mediante el estadístico-*d* (Ludwig y Reynolds, 1988). Los análisis se realizaron en el software Quantitative Parasitology Web (Reiczigel et al., 2019).

Resultados

Se encontraron y determinaron 9 especies de monogneos: 5 en el carácido *A. aeneus* y 4 en la tilapia del Nilo *O. niloticus*. Todas las especies de monogneos tuvieron una distribución agregada (ID de 1.6 a 10.3, estadístico-*d* de 2.09 a 26.6), excepto aquellas con ID igual o menor a 1. En *A. aeneus*, los monogneos *D. kabatai* y *C. costaricensis* se

encontraron en 6 y 5 localidades de muestreo, respectivamente. Además, en general ambas especies registraron los valores más altos de prevalencia e intensidad promedio (Tabla 2).

El monogeneo de *O. niloticus* con mayor distribución fue *Cichlidogyrus tilapiae*, ya que se encontró en 3 localidades de muestreo, aunque con baja prevalencia e intensidad promedio (Tabla 2).

Discusión

Las 9 especies de monogeenos de este trabajo representan los primeros registros en los hospederos *A. aeneus* y *O. niloticus* para el Estado de México y Guerrero. En particular, las especies de monogeenos *A. anacanthocotyle*, *D. kabatai* y *P. heteroancistrum* que parasitaron a *A. aeneus* se reportan por primera vez en la cuenca del Balsas. Los 2 monogeenos restantes (*C. costaricensis* y *U. strombicirrus*) ya habían sido registrados en la cuenca por Caspeta-Mandujano et al. (2009) y Salgado-Maldonado et al. (2001).

Cichlidogyrus sclerosus y *C. tilapiae* recolectados en la tilapia invasora *O. niloticus* se registran por primera vez en un ambiente silvestre en la cuenca del Balsas. Por su parte, *C. thurstonae* y *S. longicornis* representan el primer registro para México en una población invasora de la tilapia *O. niloticus*. Hasta la fecha, las 4 especies se habían registrado en granjas acuícolas de tilapia del Nilo en Morelos, Campeche y Yucatán (Flores-Crespo y Flores-Crespo, 2003; Mendoza-Franco et al., 2018; Mendoza-Franco et al., 2015; Paredes-Trujillo et al., 2016). Finalmente, en este estudio se reporta por primera vez a *A. anacanthocotyle* parasitando las branquias de hospederos del género *Astyanax*, ya

que previamente se había encontrado en la superficie externa de *Astyanax fasciatus* en Costa Rica (Kritsky y Fritts, 1970) y en las aletas del mismo hospedero en la Península de Yucatán, México (Mendoza-Franco et al., 1999).

Casi todas las especies de monogeneos presentaron una distribución agregada. Este tipo de distribución es común en los parásitos (Poulin, 2007) y se ha observado que es más baja en aquellos que requieren un solo hospedero en su ciclo de vida, como los monogeneos (Lester y McVinish, 2016). Este patrón concuerda con nuestros resultados, ya que el índice de dispersión fluctuó entre 1.6 y 10.3, siendo mayor en el monogeneo vivíparo *A. anacanthocotyle*.

La prevalencia e intensidad promedio de los monogeneos de *A. aeneus* y *O. niloticus* en este estudio son más bajas que las registradas en ríos y lagos de Chiapas, Yucatán, Morelos y Veracruz (Jiménez-García et al., 2001; Kritsky et al., 1994; Salgado-Maldonado et al., 2001; Salgado-Maldonado et al., 2011). Aunque en este trabajo no se evaluaron los factores bióticos y abióticos, la prevalencia e intensidad promedio de los monogeneos puede depender de la temperatura del agua (Blazek et al., 2008; Dávidová et al., 2005; Koskivaara, 1992; Sereno-Uribe et al., 2012), el hábitat léntico o lótico de los peces (Acosta et al., 2013; Dogiel, 1961; Farias-Pantoja et al., 2015), la respuesta inmune (Bowden, 2008) o la densidad de los hospederos (Bagge et al., 2004), por lo tanto, sugerimos que en trabajos futuros se evalúe la influencia de dichos factores en la prevalencia e intensidad de este grupo de helmintos.

En conclusión, en la cuenca del Río Ixtapan los peces *A. aeneus* y *O. niloticus* albergan 5 y 4 especies de monogeneos, respectivamente. La prevalencia y abundancia de

monogeneos fue baja en ambos hospederos, pero sobretodo en la tilapia del Nilo *O. niloticus*.

Agradecimientos

Agradecimientos especiales a Juan Manuel Rivas por sus valiosos comentarios sobre el artículo y a Edgar Mendoza Franco por su apoyo en corroborar la determinación taxonómica de los monogeneos. Este trabajo es parte de la tesis de Doctorado del primer autor, quien agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (238326) para la realización de sus estudios. La Universidad Autónoma del Estado de México financió esta investigación a través del proyecto 3831/2014/CIA.

Referencias

- Acosta, A. A., Queiroz, J., Brandao, H., Carvahlo, E. D. y Silva, R. J. (2013). Helminths of *Steindachnerina insculptata* in two distinct stretches of the Taquari River, state of Sao Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 22, 539–547.
- Aguirre-Fey, D., Benítez-Villa, G. E., Pérez-Ponce de León, G. y Rubio-Godoy, M. (2015). Population dynamics of *Cichlidogyrus* spp. and *Scutogyrus* sp. (Monogenea) infecting farmed tilapia in Veracruz, Mexico. *Aquaculture*, 443, 11–15.
- Bagge, A. M., Poulin, R. y Valtonen, E. T. (2004). Fish population size, and not density, as the determining factor of parasite infection: a case study. *Parasitology*, 128, 305–313.
- Bowden, T. J. (2008). Modulation of the immune system of fish by their environment. *Fish Shellfish Immunology*, 25, 373–383.

- Blazek, R., Jarkovsky, J., Koubkova, B. y Gelnar, M. (2008). Seasonal variation in parasite occurrence and microhabitat distribution of monogenean parasites of gudgeon *Gobio gobio* (L.). *Helminthologia*, 45, 185–191.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. y Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al., revisited. *Journal of Parasitology*, 83, 575–583.
- Caspeta-Mandujano, J. M., Cabañas-Carranza, G. y Mendoza-Franco, E. F. (2009). *Helminths parasites of freshwater fish from Mexico (Case Morelos)*. México: AGT Editor.
- Contreras-McBeath, T., Brito-Rodríguez, M., Sorani, V., Goldspink, C. y McGregor-Reid, G. (2014a). Richness and endemism of the freshwater fishes of Mexico. *Journal of Threatened Taxa*, 6, 5421–5433.
- Contreras-McBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L. y Mejía-Mojica, H. (2014b). Peces invasores en el centro de México. En R. Mendoza y P. Koleff (Eds.), *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 413–424). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Dávidová, M., Jarkovsky, J., Matejusová, I. y Gelnar, M. (2005). Seasonal occurrence and metrical variability of *Gyrodactylus rhodei* Zitnan 1964 (Monogenea, Gyrodactylidae). *Parasitology Research*, 95, 398–405.
- Diario Oficial de la Federación. (2015). Norma Oficial Mexicana 033-SAG/ZOO-2014, Métodos para dar muerte a los animales domésticos y silvestres. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.

- Dogiel, V. A. (1961). Ecology of the parasites of freshwater fishes. En V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski y Y. I. Polyanski (Eds.), *Parasitology of fishes* (pp. 1-147). Leningrad: University Press.
- Farias-Pantoja, W. M., Vargas-Flores, L. y Tavares-Dias, M. (2015). Parasites component community in wild population of *Pterophyllum scalare* Schultze, 1823 and *Mesonauta acora* Castelnau, 1855, cichlids from the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 1043–1048.
- Flores-Crespo, J. y Flores-Crespo, R. (2003). Monogeneos, parásitos de peces en México: estudio recapitulativo. *Técnica Pecuaria en Mexico*, 41, 175–192.
- González-Razo, F. J., Sangerman-Jarquín, D. M., Omaña-Silvestre, J. M., Rebollar-Rebollar, S., Hernández-Martínez, J. y Ayllón-Benítez, J. C. (2016). Marketing of tilapia (*Oreochromis niloticus*) in southern state of Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7, 1985–1996.
- Jiménez-García, M. I, Vidal-Martínez, V. M. y López-Jiménez, S. (2001). Monogeneans in introduced and native cichlids in Mexico: evidence for transfer. *Journal of Parasitology*, 87, 907–909.
- Kohn, A., Cohen, S. C. y Salgado-Maldonado, G. (2006). Checklist of Monogenea parasites of freshwater and marine fishes, amphibians and reptiles from Mexico, Central America and Caribbean. *Zootaxa*, 1289.
- Koskivaara, M. (1992). Environmental factors affecting monogeneans parasitic on freshwater fishes. *Parasitology Today*, 8, 339–342.

- Kritsky, D. C. y Fritts, T. H. (1970). Monogenetic trematodes from Costa Rica with the proposal of *Anacanthocotyle* gen. n. (Gyrodactylidae: Isancistrinae). *The Helminthological Society of Washington*, 37, 63–68.
- Kritsky, D. C., Vidal-Martínez, V. M. y Rodríguez-Canul, R. (1994). Neotropical Monogenoidea. 19. Dactylogyridae of Cichlids (Perciformes) from the Yucatán Peninsula, with descriptions of three new species of *Sciadicleithrum* Kritsky, Thatcher, and Boeger, 1989. *Journal of Helminthological Society of Washington*, 61, 26–33.
- Lester, R. J. G. y McVinish, R. (2016). Does moving up a food chain increase aggregation in parasites? *Journal of the Royal Society Interface*, 13, 20160102.
- López-Jiménez, S. (2001). Estudio parasitológico de los peces de aguas dulces del Estado de Tabasco. *Gaceta Sigolfo Sistema de Investigación del Golfo de México*, 8–10.
- Ludwig, J. A. y Reynolds J. F. (1988). *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: Wiley-Interscience Publications.
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero F. J. y Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 669–681.
- Mendoza-Franco, E. F., Scholz, T., Vivas-Rodríguez, C. y Vargas-Vázquez, J. (1999). Monogeneans of freshwater fishes from cenotes (sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica*, 46, 267–273.
- Mendoza-Franco, E. F., Reina, R. G. y Torchin, M. E. (2009). Dactylogyrids (Monogenoidea) parasitizing the gills of *Astyanax* spp. (Characidae) from Panama and southeast Mexico, a new species of *Diaphorocleidus* and a proposal for *Characithecium* n. gen. *Journal of Parasitology*, 95, 46–55.

- Mendoza-Franco, E. F., Quintanal-Méndez, J. R., Laffón-Leal, S. M. y del Río-Rodríguez, R. E. (2015). Ectoparásitos (Platelmintos: monogenea) exóticos de peces cultivados en zonas aledañas a la laguna de Términos. En J. Ramos-Miranda y G. J. Villalobos-Zapata (Eds.), *Aspectos socioambientales de la región de la laguna de Términos, Campeche* (pp. 199–210). México: Universidad Autónoma de Campeche.
- Mendoza-Franco, E. F., Caspeta-Mandujano, J. M. y Tapia-Osorio, M. (2018). Ecto- and endo- parasitic monogeneans (Platyhelminthes) on cultured freshwater exotic fish species in the state of Morelos, South-Central Mexico. *ZooKeys*, 776, 1–12.
- Mendoza-Garfias, B., García-Prieto, L. y Pérez-Ponce de León, G. (2017). Checklist of the Monogenea (Platyhelminthes) parasitic in Mexican aquatic vertebrates. *Zoosystema*, 39, 501–598.
- Miller, R. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. D. F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos.
- Paredes-Trujillo, A., Velázquez-Abunader, I., Torres-Irineo, E., Romero, D. y Vidal-Martínez V. M. (2016). Geographical distribution of protozoan and metazoan parasites of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) (Perciformes: Cichlidae) in Yucatán, México. *Parasites & Vectors*, 9, 66.
- Pariselle, A. y Euzet, L. (2009). Systematic revision of dactylogyridean parasites (Monogenea) from cichlids fishes in Africa, The Levant and Madagascar. *Zoosystema*, 31, 849–898.
- Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology?. *Parasitology*, 134, 763–776.

- Reiczigel, J., Marozzi, M., Fabián, I. y Rózsa L. (2019). Biostatistics for Parasitologists – A Primer to Quantitative Parasitology. *Trends in Parasitology*. Publicado online: 31 de enero del 2019. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>
- Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G. (2000). Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 86, 228–232.
- Salgado-Maldonado, G. (2006). Checklist of helminth freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa*, 1324.
- Salgado-Maldonado, G., Cabañas-Carranza, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Soto-Galera, E., Mayén-Peña, E. y Báez-Valé, R. (2001). Helminth parasites of freshwater fishes of the balsas river drainage basin of southwestern Mexico. *Comparative Parasitology*, 68, 196–203.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F., Soto-Galera, E., Rodiles-Hernández, R., Cabañas-Carranza, G. y Montoya-Mendoza, J. (2011). Helminth parasites of freshwater fish in Chiapas, Mexico. *Parasitology Research*, 108, 31–59.
- Sereno-Uribe, A. L., Zambrano, L. y García-Varela, M. (2012). Reproduction and survival under different water temperatures of *Gyrodactylus mexicanus* (Platyhelminthes: Monogenea), a parasite of *Girardinichthys multiradiatus* in Central Mexico. *Journal of Parasitology*, 98, 1105–1108.
- Small, G. E., Pringle, C. M., Pyron, M. y Duff, J. H. (2011). Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams. *Ecology*, 92, 386–397.
- Sosa-Villalobos, C., Castañeda-Chávez, M. R., Amaro-Espejo, I. A., Galaviz-Villa, I. y Lango-Reynoso, F. (2016). Diagnosis of the current state of aquaculture production

systems with regard to the environment in Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44, 193– 201.

Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M. L., Scholz, T., González-Solís, D. y Mendoza-Franco, E. F. (2001). *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Praha: Academia.

Tabla 1

Localidades de recolecta y tamaño de muestra de peces en la cuenca del Río Ixtapan.

Localidad	Códigos (fig. 1)	Coordenadas geográficas	<i>Astyanax aeneus</i>	<i>Oreochromis niloticus</i>
San Miguel	1 SM	18°47'55.6" N, 100°9'41.2" O	14	0
El Sitio	2 ST	18°45'11.4" N, 100°18'30.8" O	19	5
San Lucas	3 LU	18°47'18.6" N, 100°18'23.6" O	22	0
Bejucos	4 BE	18°46'45" N, 100°25'52.8" O	18	16
Betarron	5 BT	18°45'18.3" N, 100°28'35.4" O	3	10
Pochote	6 PO	18°44'44.3" N, 100°30'55.5" O	6	10
Balderrama	7 BL	18°43'53.5" N, 100°32'38.5" O	12	1

Tabla 2

Prevalencia (P), intensidad promedio (IP) e índice de dispersión (ID) de monogeneos de *Astyanax aeneus* y *Oreochromis niloticus* de la cuenca del Río Ixtapan. IC= intervalo de confianza al 95%, nc= no calculado.

Hospedero	Monogeneo	Localidad	Muestra	P%(IC)	IP(IC)	ID
Familia Gyrodactylidae						
Van Beneden y Hesse, 1863						
<i>Astyanax aeneus</i>	<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i> Kritsky y Frits, 1970 ^{¥§*}	Bejucos	18	16.6 (4.7-41)	9 (4-12.7)	10.3
		Betarrón	3	33.3 (1.7-86)	4 (nc)	4
		El Sitio	19	10.5 (1.9-31)	4 (nc)	3.7
Familia Dactylogyridae						
Bychowsky, 1933						
	<i>Characithecium costaricensis</i> (Price y Bussing, 1967) Mendoza-Franco, Reina y Torchin, 2009 ^{¥§}	Bejucos	18	22.2 (8-47)	2 (1-2.5)	2.1
		El Sitio	19	26.3 (11-50)	5.6 (2.4-8.8)	6.9
		Pochote	6	16.6 (0.09-58)	3 (nc)	3
		San Lucas	22	9.09 (1.6-	1 (nc)	0.9

	San Miguel	14	14.2 (2.6-42)	5.5 (2-5.5)	7.4
<i>Diaphorocleidus kabatai</i> (Molnar, Hanek y Fernando, 1974) Jogunoori, Kritsky y Venkatanarasaiah, 2004 ¥§*	Balderrama	12	33.3 (12.3-63)	2.5 (1-5)	3.6
	Bejucos	18	11.1 (2-33)	1.5 (1-1.5)	1.6
	Betarrón	3	33.3 (1.7-86)	2 (nc)	2
	El Sitio	19	26.3 (11-50)	3 (1-6.8)	6.7
	Pochote	6	33.3 (6.3-72)	2 (nc)	1.6
	San Miguel	14	7.1 (0.04-31)	2 (nc)	2
<i>Palombitrema heteroancistrum</i> Price y Bussing, 1968 ¥§*	Balderrama	12	8.3 (0.04-37)	1 (nc)	1
	Bejucos	18	5.5 (0.03-27)	1 (nc)	1
	El Sitio	19	15.7 (4.4-	1	0.89

				39)	(nc)	
		San Miguel	14	14.2	5.5	5.5
				(2.6-42)	(4-5.5)	
	<i>Urocleidoides strombicirrus</i> (Price y Bussing, 1967) Kritsky y Thatcher, 1974 ^{¥§}	Balderrama	12	8.3	1	1
				(0.04-37)	(nc)	
		El Sitio	19	21	3	4
				(7.5-44)	(1-4.7)	
		San Lucas	22	4.54	1	1
				(0.02-22)	(nc)	
<i>Oreochromis niloticus</i>	<i>Cichlidogyrus sclerosus</i> Paperna y Thurston, 1969 [§]	Betarrón	10	10	1	1
				(0.05-44)	(nc)	
	<i>Cichlidogyrus thurstonae</i> Ergens, 1981 [§]	Betarrón	10	40	1.5	1.5
				(15-70)	(1-2)	
		Pochote	10	10	1	1
				(0.05-44)	(nc)	
	<i>Cichlidogyrus tilapiae</i> Paperna, 1960 ^{¥§}	Betarrón	10	20	2	1.7
				(3.7-55)	(nc)	
		El Sitio	5	20	1	1
				(1-65)	(nc)	
		Pochote	10	10	1	1
				(0.05-44)	(nc)	
	<i>Scutogyrus longicornis</i> (Paperna y Thurston,	Betarrón	10	10	2	2
				(0.05-		

*Nuevos registros para la Cuenca del Balsas.

‡Nuevos registros para el Estado de México.

§Nuevos registros para Guerrero.

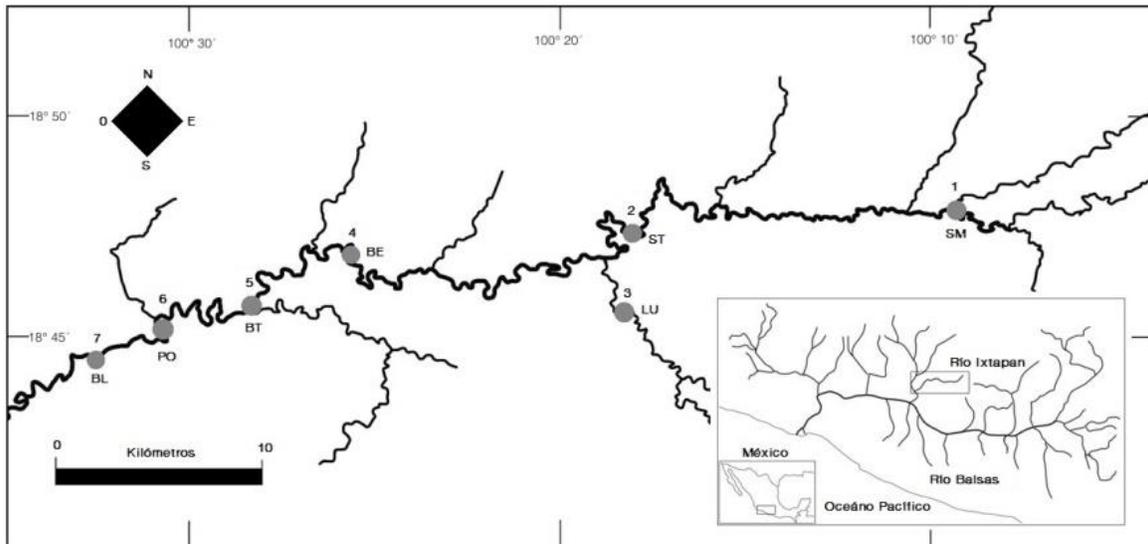
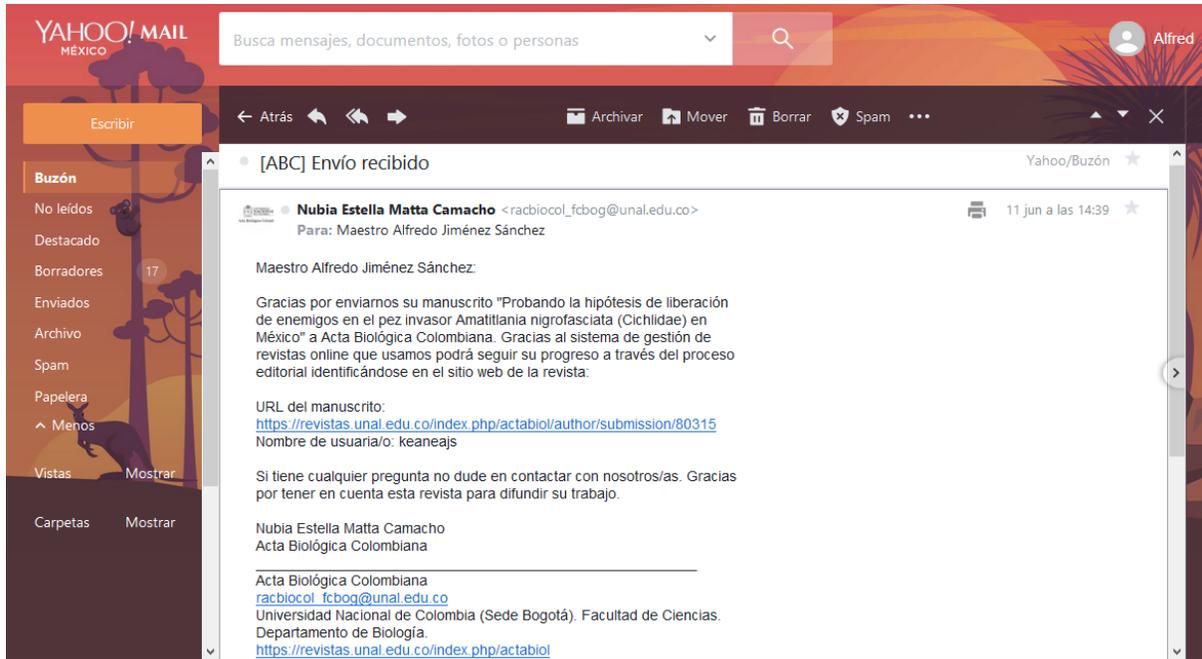


Figura 1. Mapa de las localidades de muestreo de los peces *Astyanax aeneus* y *Oreochromis niloticus* en la cuenca del Río Ixtapan. Ver códigos en tabla 1.

CAPITULO 2 (SEGUNDO ARTICULO)

Este artículo fue enviado a la revista “ACTA BIOLÓGICA COLOMBIANA” el 11 de junio de 2019.



ACTA BIOLÓGICA
COLOMBIANA

Fecha: junio del 2019

Idioma: Español

Tipo de Artículo: artículo de investigación

TITULO: PROBANDO LA HIPÓTESIS DE LIBERACIÓN DE ENEMIGOS EN EL
PEZ INVASOR *Amatitlania nigrofasciata* (CICHLIDAE) EN MÉXICO

TITLE: TESTING THE ENEMY RELEASE HYPOTHESIS IN THE INVASIVE
FISH *Amatitlania nigrofasciata* (CICHLIDAE) FROM MEXICO.

RESUMEN

La hipótesis de liberación de enemigos (HLE) establece que las especies invasoras se liberan de sus enemigos naturales en el rango introducido, lo cual produce su éxito de invasión. En este estudio probamos dicha hipótesis en una población del cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata* en México. Las predicciones de la HLE fueron que el cíclido convicto: a) no es parasitado por helmintos especialistas en su rango introducido, b) presenta menor riqueza, prevalencia, abundancia y diversidad de helmintos que la mojarra mexicana y, c) su factor de condición no se ve afectado por la abundancia de helmintos. Se comparó la riqueza, prevalencia, abundancia y diversidad de helmintos entre el cíclido convicto y la mojarra mexicana *Cichlasoma istlanum* en un río neotropical de México. Además se evaluó el impacto de los helmintos sobre el factor de condición en ambos hospederos. El cíclido convicto presentó menor riqueza y diversidad de helmintos que la mojarra mexicana. Además presentó menor prevalencia y abundancia del nematodo *Rhabdochona kidderi* que la mojarra nativa. Sin embargo la abundancia del trematodo *Uvulifer* sp. fue mayor en el cíclido convicto que en la mojarra mexicana. El factor de condición de los hospederos no se correlacionó con la abundancia de helmintos. Los resultados no apoyan la predicción de que el cíclido convicto se libera de sus helmintos especialistas. Sin embargo, las otras dos predicciones de la HLE son apoyadas. Más estudios son necesarios para poder establecer las ventajas que podría tener *A. nigrofasciata* cuando presenta poca riqueza y diversidad de helmintos.

Palabras Clave: especies invasoras, cíclido convicto, *Cichlasoma istlanum*, parásitos, *Uvulifer*, *Rhabdochona kidderi*

ABSTRACT

The enemy release hypothesis (ERH) posits that invasive species are released of its natural enemies when they arrive to the introduced range, which promote its successful invasion. In this study, we tested the ERH in an invasive population of convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* from Mexico. We compared the richness, prevalence, abundance and diversity of helminths between the convict cichlid and the Mexican mojarra *Cichlasoma istlanum* in a neotropical river from Mexico. Also, the condition factor of each host was related with the abundance of helminths. The predictions of HLE were that the convict cichlid: a) is not parasitized by specialist helminths in the introduced range, b) has low richness, prevalence, abundance and diversity of helminths than the Mexican mojarra and, c) is not affected in its condition factor by abundance of helminths. The convict cichlid had less richness and diversity of helminths than the Mexican mojarra. The prevalence and abundance of the nematode *Rhabdochona kidderi* was higher in Mexican mojarra than the convict cichlid. In contrast, the trematode *Uvulifer sp.* had more prevalence and abundance in convict cichlid than Mexican mojarra. The condition factor of both hosts was not correlated with the helminth abundance. The results do not support the prediction of the convict cichlid is fully released of its specialist helminths. However, the others two predictions of ERH were supported. More studies must be done to establish the advantages that convict cichlid could have when it is exposed to low richness and diversity of helminths.

Keywords: invasive species, convict cichlid, *Cichlasoma istlanum*, parasites, *Uvulifer*, *Rhabdochona kidderi*

INTRODUCCIÓN

Los peces invasores representan una amenaza para la ictiofauna nativa a nivel mundial, sobretodo en ambientes dulceacuícolas (Darwall *et al.*, 2009; Dextrase y Mandrak, 2006; Dudgeon *et al.*, 2006). El cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata* Günther, 1867 es un pez nativo de Centroamérica (Schmitter-Soto, 2007) el cual se cultiva y comercializa como pez de ornato en México y en otros países del mundo (Martínez-Castro y Ramírez-Herrera, 2016). Debido a la liberación accidental o deliberada de individuos se han establecido poblaciones del cíclido convicto en países tropicales y templados fuera de su rango nativo (Duffy *et al.*, 2013; Herrera-R *et al.*, 2016; Piazzini *et al.*, 2010). En México se sabe que *A. nigrofasciata* es una especie invasora en ríos de la cuenca del Balsas y puede amenazar la ictiofauna nativa (Espinosa-Pérez y Ramírez, 2015; Mendoza *et al.*, 2015). Existe evidencia de que la mojarra mexicana *Cichlasoma istlanum* Jordan y Snider, 1899 puede ser desplazada por *A. nigrofasciata* mediante competencia por sitios de reproducción y/o alteración de su conducta de alimentación, natación y uso de refugios (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014; De la Torre-Zavala *et al.*, 2018).

En la ecología de la invasión, se propone que la ausencia de enemigos (depredadores, parásitos y herbívoros) en las especies invasoras produce su éxito de invasión en el rango introducido, lo cual se conoce como la hipótesis de liberación de enemigos (HLE) (Heger y Jeschke, 2018). La mayoría de los estudios que prueban la HLE se han realizado en ecosistemas terrestres y en plantas, y en menor grado en ambientes dulceacuícolas y vertebrados (Heger y Jeschke, 2014). En la región neotropical, la HLE se ha puesto a prueba en peces cíclidos invasores y sus parásitos metazoarios en Brasil y Costa Rica, teniendo resultados que apoyan la hipótesis o que la cuestionan (Lacerda *et al.*, 2013; Roche *et al.*, 2010). En ambos estudios se compara la riqueza y abundancia de helmintos

del hospedero invasor desde dos perspectivas: 1) en su rango nativo e introducido y, 2) con especies de peces nativos en el rango introducido. Sin embargo, las comparaciones no han distinguido entre parásitos especialistas y generalistas, a pesar de que es más probable que ocurra la liberación de los parásitos especialistas (Heger y Jeschke, 2018).

El presente trabajo pretende probar la HLE usando el sistema de estudio cíclido convicto y sus helmintos parásitos. Si el cíclido convicto se libera de los helmintos en el Río Ixtapan esperamos que: 1) no esté parasitado por helmintos especialistas en el rango introducido; 2) presente menor riqueza, prevalencia, abundancia y diversidad de helmintos en contraste con la mojarra mexicana *C. istlanum*, y 3) su factor de condición no se vea afectado por la abundancia de helmintos. Para probar las tres predicciones, en este trabajo comparamos la riqueza, prevalencia, abundancia y diversidad de helmintos de *A. nigrofasciata* con la del hospedero nativo *C. istlanum*, y relacionamos el factor de condición de cada hospedero con la abundancia de helmintos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y recolecta de peces

A lo largo del cauce principal del Río Ixtapan se establecieron siete sitios de muestreo de peces (Tabla 1). Estos fueron recolectados con una atarraya de 3 m de diámetro y 0,9 cm de ancho de malla durante el periodo de febrero a noviembre del 2016. Los peces fueron identificados con las claves taxonómicas de Miller (2009) y se sacrificaron siguiendo la norma oficial mexicana 033-SAG/ZOO-2014 (SAGARPA, 2015). Se obtuvieron un total de 88 ejemplares del pez invasor *A. nigrofasciata* y 74 de la mojarra mexicana *C. istlanum*.

Procesamiento de hospederos y helmintos

A cada pez se le midió la longitud estándar (cm), longitud total (cm), altura (cm) y el peso corporal (g). Después, los peces se examinaron en un microscopio estereoscópico en busca de ectoparásitos y endoparásitos, de acuerdo a métodos estándar (Vidal-Martínez *et al.*, 2002).

Para cada especie de helminto se calcularon los parámetros de infección prevalencia, intensidad promedio y abundancia promedio, junto con sus intervalos de confianza al 95%, siguiendo la propuesta de Bush *et al.* (1997) y Rózsa *et al.* (2000). Las comunidades de helmintos se describieron mediante índices basados en Moreno (2001) y Magurran (2004). Los índices de diversidad, equidad y dominancia de helmintos a nivel de comunidad componente fueron: Shannon Wiener (H'), el número efectivo de especies, el índice de Pielou (J') y el índice de Berger-Parker (B). Los descriptores a nivel de infracomunidad de helmintos fueron: riqueza de especies promedio y el índice de diversidad de Brillouin promedio. La especificidad hospedatoria de los helmintos se basó de acuerdo a los criterios establecidos por Poulin y Mouillot (2005).

Se validó el inventario de especies de helmintos mediante una curva de acumulación de especies ajustada al modelo de Clench para estimar la riqueza de helmintos en cada hospedero (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). La proporción de fauna registrada se obtuvo de la razón entre la riqueza observada y la riqueza estimada por el modelo de Clench, expresado como porcentaje.

La condición de los peces se calculó con el Factor de condición relativo de Le Cren (1951) mediante la siguiente fórmula: $K_n = W/aL^b$, donde W es igual al peso corporal (g) del pez, L corresponde a la longitud total (cm), y el valor de a y b se obtiene de la regresión lineal entre el logaritmo del peso y el logaritmo de la longitud total de la muestra de peces.

Análisis estadísticos

Para comparar la prevalencia y abundancia de los helmintos que ocurrieron en ambos hospederos se realizó la prueba ji-cuadrada y la prueba t de bootstrap, respectivamente (Rózsa *et al.*, 2000). La comparación estadística del índice de Shannon se llevó a cabo con la prueba t de Hutchenson (Hutchenson, 1970). Mientras que la comparación de la riqueza de especies y el índice de diversidad de Brillouin se realizó mediante la prueba no paramétrica U de Mann Whitney. Finalmente, la relación entre el factor de condición relativo con la abundancia de helmintos se evaluó usando la correlación de rangos de Spearman. Los análisis estadísticos se realizaron en el software Quantitative Parasitology Web (Reiczigel *et al.*, 2019) y Past 3,14 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

En el Río Ixtapan, el cíclido convicto *A. nigrofasciata* estuvo parasitado por tres especies de helmintos: dos tremátodos y un nemátodo, de los cuales dos son especialistas y uno generalista, mientras que en su rango nativo, *A. nigrofasciata* alberga seis helmintos especialistas (Tabla 2). Por otro lado, la mojarra mexicana *C. istlanum* albergó diez taxa de helmintos: seis tremátodos, tres nemátodos y un monogéneo (Tabla 3). Con base en la curva de acumulación de especies, la riqueza estimada de helmintos fue de 3,06 y 10,5 para *A. nigrofasciata* y *C. istlanum*, respectivamente. La proporción de fauna registrada de helmintos estuvo por arriba del 90% en ambos hospederos. A nivel de infracomunidad, hubo diferencia significativa en la riqueza promedio de helmintos entre el cíclido convicto y la mojarra mexicana ($U= 4371$, $p<0,001$), siendo mayor en el hospedero nativo (Tabla 4).

El índice de diversidad (Shannon y Brillouin) de helmintos fue menor en el cíclido convicto en comparación con la mojarra mexicana, tanto a nivel de comunidad componente

(t-Hutchenson= 11,6, $p < 0,001$) como de infracomunidad ($U=2275$, $p < 0,001$) (Tabla 4). La especie de helminto numéricamente dominante en el cíclido convicto fue *Uvulifer* sp., mientras que en la mojarra mexicana dominó el nematodo *Rhabdochona kidderi* (Tabla 3).

Ambos hospederos compartieron tres especies de helmintos: el nemátodo *R. kidderi* y los tremátodos *Uvulifer* sp. y *Centrocestus formosanus*. Al comparar la prevalencia y abundancia de cada especie de helminto entre los dos hospederos, no hubo diferencia significativa para *C. formosanus*, pero si para *R. kidderi* y *U. ambloplitis*. El nematodo *R. kidderi* fue 1,5 veces más prevalente y dos veces más abundante en el hospedero nativo ($\chi^2=9,3$, $p < 0,001$; t-bootstrap, $p < 0,01$), mientras que *Uvulifer* sp. presentó dos veces más prevalencia y cuatro veces más abundancia en el cíclido convicto *A. nigrofasciata* ($\chi^2=14,5$, $p < 0,001$; t-bootstrap, $p < 0,01$).

El factor de condición de Le Cren no se correlacionó significativamente con la abundancia de helmintos en ambos hospederos (Tabla 5).

DISCUSIÓN

La hipótesis de liberación de los enemigos predice que las especies invasoras estarán libres de helmintos especialistas en su rango introducido. En este estudio, la riqueza de helmintos del cíclido *A. nigrofasciata* fue de tres especies. De estas, *R. kidderi* y *Uvulifer* sp. son especialistas de peces cíclidos en México y Centroamérica (López-Jiménez *et al.*, 2018; Salgado-Maldonado, 2006; Salgado-Maldonado, 2008). En su rango nativo, *A. nigrofasciata* es parasitado por seis helmintos especialistas de cíclidos: *R. kidderi*, *Uvulifer* sp., *Sciadicleithrum bicuense*, *Sciadicleithrum meeki*, *Crassicutis cichlasomae* y *Procamallanus rebecca* (Kohn *et al.*, 2006; López-Jiménez *et al.*, 2018; Sandlund *et al.*, 2010); por lo que se libera en el Río Ixtapan de las últimas cuatro especies. El mismo

patrón se observa en otras poblaciones de *A. nigrofasciata* establecidas en México, una en el Río Amacuzac (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001) y otra en el Río Atlapexco (Salgado-Maldonado *et al.*, 2004). En contraste, en el Río Gillbach en Alemania (Emde *et al.*, 2016) y en un canal en California, Estados Unidos (Matey *et al.*, 2015), *A. nigrofasciata* se libera totalmente de sus helmintos especialistas.

El cíclido convicto compartió los helmintos especialistas *R. kidderi* y *Uvulifer* sp. con la mojarra mexicana *C. istlanum*. El nematodo *R. kidderi* presentó mayor prevalencia y carga parasitaria en la mojarra nativa. Esto se puede explicar debido a la dieta de los hospederos, ya que el nemátodo se transmite al pez mediante el consumo de insectos acuáticos (efímeras y tricópteros), que fungen como hospederos intermediarios (Moravec, 2007). Se ha documentado que el pez nativo *C. istlanum* es entomófago, consumiendo principalmente tricópteros y efímeras, mientras que *A. nigrofasciata* es omnívoro y depreda menor cantidad de insectos acuáticos (Trujillo-Jiménez, 1998). Por otro lado, el tremátodo *Uvulifer* sp. tuvo dos veces más prevalencia y cuatro veces más abundancia en el pez invasor *A. nigrofasciata* que en la mojarra mexicana. Este trematodo usa a los peces como segundo hospedero intermediario y la infección se produce cuando los hospederos entran en contacto con las cercarías libres nadadoras que provienen de los caracoles planórbidos del género *Helisoma* (Hoffman y Putz, 1965). Se sabe que el pez convicto se alimenta de restos vegetales y detritos en mayor proporción que la mojarra nativa (Trujillo-Jiménez, 1998) y al preferir ese tipo de dieta puede tener más contacto con los caracoles planórbidos, ya que estos últimos habitan en zonas del río en donde predomina vegetación y detritos (Dillon, 2000).

Otra predicción de la HLE es que los hospederos invasores tendrán menor riqueza y diversidad de helmintos que los hospederos nativos. En nuestro estudio, la mojarra

mexicana *C. istlanum* presentó mayor riqueza y diversidad de helmintos en comparación con el cíclido convicto. En contraste, en otra cuenca de México el cíclido convicto y la mojarra mexicana albergan la misma riqueza de helmintos (diez especies) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001).

La tercera predicción de la HLE fue que el factor de condición de *A. nigrofasciata* no será afectado por la abundancia de helmintos. Los resultados de este estudio soportan dicha hipótesis, ya que no hubo correlación significativa entre el factor de condición del pez convicto y la abundancia de los helmintos *C. formosanus*, *Uvulifer* sp. y *R. kidderi*. Un patrón similar fue observado en poblaciones de los cíclidos invasores *Oreochromis niloticus* en Costa Rica (Roche *et al.*, 2010) y *Cichla piquiti* en Brasil (Lacerda *et al.*, 2013). Se ha documentado en estudios de campo y laboratorio que las especies del género *Uvulifer* tiene un efecto negativo sobre el factor de condición de peces de ambientes templados, cuando la abundancia del parásito se incrementa por arriba de 50 quistes por individuo (Lemly y Esch, 1984). En nuestro estudio, la abundancia promedio de *Uvulifer* sp. en el cíclido convicto fue de 6,7 quistes, lo cual podría explicar el nulo efecto de la abundancia del tremátodo sobre el factor de condición del pez invasor.

CONCLUSIONES

En este estudio observamos que el cíclido convicto no se libera totalmente de sus helmintos especialistas en la cuenca del Río Ixtapan. Sin embargo, en contraste con la mojarra mexicana, el cíclido convicto alberga comunidades de helmintos con poca riqueza y diversidad. Finalmente, la abundancia de helmintos de *A. nigrofasciata* no afectó su condición corporal, lo cual puede representar una ventaja que le permita incrementar su adecuación y su éxito de invasión.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de la tesis de Doctorado del primer autor, el cual agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (238326) para la realización de sus estudios de posgrado. Asimismo, los autores agradecen a La Universidad Autónoma del Estado de México que financió esta investigación a través del proyecto 3831/2014/CIA.

REFERENCIAS

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al., revisited. *J Parasitol.* 1997; 83(4):575-583. Doi: 10.2307/3284227

Contreras-McBeath T, Gaspar-Dillanes MT, Huidobro-Campos L, Mejía-Mojica H. Peces invasores en el centro de México. En: Mendoza R, Koleff P, editor(s). *Especies acuáticas invasoras en México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; 2014. p. 413-424.

Darwall W, Smith K, Allen D, Seddon M, McGregor-Reid G, Clausnitzer V, Kalkman V. Freshwater biodiversity: A hidden resource under threat. In: Vié JC, Hilton-Taylor C, Stuart SN, editor(s). *Wildlife in a Changing World-An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland: IUCN; 2009. p. 43-53.

De la Torre-Zavala AM, Arce E, Luna-Figueroa J, Córdoba-Aguilar A. Native fish, *Cichlasoma istlanum*, hide for longer, move and eats less in the presence of a non-native fish, *Amatitlania nigrofasciata*. *Environ Biol Fish.* 2018;101:1077-1082. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0761-z>

Dextrase AJ, Mandrak NE. Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biol Invasions*. 2006; 8:13-24. Doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-006-1833-0>

Dillon R. *The Ecology of Freshwater Molluscs*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. p. 61-66.

Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MQ, Kawabata ZI, Knowler DJ, L veque C, *et al.* Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Cam Philos Soc*. 2006;81:163-182. Doi: [10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)

Duffy R, Snow M, Bird C. The convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae): first record of this non-native species in Western Australian waterbodies. *Rec West Aust Mus*. 2013;28:7-12. Doi: [10.18195/issn.0312-3162.28\(1\).2013.007-012](https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.28(1).2013.007-012)

Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Dorge DD, Plath M, Miesen FW, *et al.* Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites. *Parasitol Res*. 2016;115:85-98. Doi: [10.1007/s00436-015-4724-4](https://doi.org/10.1007/s00436-015-4724-4)

Espinosa-P rez H, Ram rez M. Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List*. 2015;11(3):1627. Doi: <http://dx.doi.org/10.15560/11.3.1627>

Hammer Q, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica*. 2001;4(1):1-9.

Heger T, Jeschke JM. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. *Oikos*. 2014;123(6):741-750. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x>

Heger T, Jeschke JM. Enemy release hypothesis. In: Jeschke JM, Heger T, editor(s). *Invasion Biology Hypotheses and Evidence*. Boston: CABI; 2018. p. 92-102.

Herrera-R GA, Murcia-Castillo MA, Prada-Pedrerros S. First record of *Amatitlania nigrofasciata* (Gunther, 1867) (Cichliformes: Cichlidae) as introduced species in natural freshwaters of Colombia. *Check List*. 2016;12(4):1932. Doi: <http://dx.doi.org/10.15560/12.4.1932>

Hoffman GL, Putz RE. The black-spot (*Uvulifer ambloplitis*: Trematoda: Strigeoidea) of Centrarchid Fishes. *Trans Am Fish Soc*. 1965;94(2):143-151. Doi: [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1965\)94\[143:TBUASO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1965)94[143:TBUASO]2.0.CO;2)

Hutchenson K. A test for comparing diversities based on the Shannon Formula. *J Theor Biol*. 1970;29(1):151-154. Doi: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(70\)90124-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90124-4)

Jiménez-Valverde A, Hortal J. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev Iber Aracnol*. 2003;8:151-161.

Kohn A, Cohen SC, Salgado-Maldonado G. Checklist of monogenea parasites of freshwater and marine fishes, amphibians and reptiles from Mexico, Central America and Caribbean. Auckland: Zootaxa Magnolia Press; 2006. 114 p.

Lacerda ACF, Takemoto RM, Poulin R, Pavanelli GC. Parasites of the fish *Cichla piquiti* (Cichlidae) in native and invaded Brazilian basins: release not from the enemy, but from its effects. *Parasitol Res*. 2013;112:279-288. Doi: [10.1007/s00436-012-3135-z](https://doi.org/10.1007/s00436-012-3135-z)

Le Cren, ED. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J Anim Ecol. 1951;20:201-219. Doi: 10.2307/1540

Lemly AD, Esch GW. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: Ecological implications. J Parasitol. 1984;70(4):475-492. Doi: 10.2307/3281395

López-Jiménez A, Pérez-Ponce de León G, García-Varela M. Molecular data reveal high diversity of *Uvulifer* (Trematoda: Diplostomidae) in Middle America, with the description of a new species. J Helminthol. 2018;92(6):725-739. Doi: 10.1017/S0022149X17000888

Magurran AE. Measuring Biological Diversity. Reino Unido: Editorial Blackwell-Publishing; 2004. p. 100-117.

Martínez-Castro A, Ramírez-Herrera M. Catálogo de peces ornamentales producidos en Morelos con capacidad de ser Especies Exóticas Invasoras (EEI). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; 2016. p. 134-136.

Matey VE, Ervin EL, Hovey TE. Asian fish tapeworm (*Bothriocephalus acheilognathi*) infecting a wild population of convict cichlid (*Archocentrus nigrofasciatus*) in southwestern California. Bull South Calif Acad Sci. 2015;114(2): 89-97. Doi: <https://doi.org/10.3160/0038-3872-114.2.89>

Mendoza R, Luna S, Aguilera C. Risk assessment of the ornamental fish trade in Mexico: analysis of freshwater species and effectiveness of the FISK (Fish Invasiveness Screening Kit). Biol Invasions. 2015;17:3491-3502. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0973-5>

Miller R. Peces dulceacuícolas de México. México: CONABIO, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los peces del desierto México-Estados Unidos; 2009. p. 388-395.

Moravec F. Some aspects of the taxonomy and biology of adult spirurine nematodes parasitic in fishes: a review. *Folia Parasitol.* 2007;54:239-257. Doi: 10.14411/fp.2007.033

Moreno CE. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis SEA, vol.1; 2001. p. 23-46.

Piazzini S, Lori E, Favilli L, Cianfanelli S, Vanni S, Manganelli G. A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. *Biol Invasions.* 2010;12:2959-2965. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9695-x>

Poulin R, Mouillot D. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *J Parasitol.* 2005;91(3):511-514. Doi: <https://doi.org/10.1645/GE-398R>

Reiczigel J, Marozzi M, Fabian I, Rósz L. Biostatistics for Parasitologists – A primer to Quantitative Parasitology. *Trends Parasitol.* 2019;35(4):277-281. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>

Roche DG, Leung B, Mendoza-Franco EF, Torchin ME. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *Int J Parasitol.* 2010;40:1525-1530. Doi: 10.1016/j.ijpara.2010.05.007

Rózsa L, Reiczigel J, Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts. *J Parasitol.* 2000;86:228-232. Doi: 10.1645/0022-3395(2000)086[0228:QPISOH]2.0.CO;2

SAGARPA. Norma Oficial Mexicana 033-SAG-/Z00, Métodos para dar muerte a los animales domésticos y silvestres. México: Diario Oficial de la Federación; 2015.

Salgado-Maldonado G. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. Auckland: Zootaxa Magnolia Press; 2006. 357 p.

Salgado-Maldonado G. Helminth parasites of freshwater fish from Central America. *Zootaxa.* 2008;1915:29-53.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Caspeta-Mandujano JM, Soto-Galera E, Mayén-Peña E, Báez-Valé R. Helminth parasites of freshwater fishes of the balsas river drainage basin of southwestern Mexico. *Comp Parasitol.* 2001;68:196-203.

Salgado-Maldonado G, Cabañas-Carranza G, Soto-Galera E, Pineda-López RF, Caspeta-Mandujano JM, Aguilar-Castellanos E, *et al.* Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, east central Mexico. *Comp Parasitol.* 2004;71(2):190-202. Doi: <https://doi.org/10.1654/4088>

Sandlund OT, Daverdin R, Choudhury A, Brooks DR, Diserud OH. A survey of freshwater fishes and their macroparasites in the Guanacaste Conservation Area (ACG), Costa Rica. Costa Rica: NINA Report 635; 2010. 45 p.

Schmitter-Soto JJ. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. Auckland: Zootaxa Magnolia Press; 2007. 78 p.

Trujillo-Jiménez P. Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma* (Parapetenia) *istlanum* and *Cichlasoma* (*Archocentrus*) *nigrofasciatum* in the Amacuzac river, Morelos, Mexico. J Freshw Ecol. 1998;13(4):465-473. Doi: <https://doi.org/10.1080/02705060.1998.9663643>

Vidal-Martínez VM, Aguirre-Macedo ML, Scholz T, González-Solís D, Mendoza-Franco EF. Atlas de los helmintos parásitos de cíclidos de México. México: Instituto Politécnico Nacional; 2002. 183p.

TABLAS

Tabla 1. Sitios de muestreo de los peces *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* en la cuenca del Río Ixtapan, México.

Sitio	Altitud m. s. n. m	Coordenadas geográficas
San Miguel	930	18°47' N, 100°9' W
El Sitio	700	18°45' N, 100°18' W
San Lucas	723	18°47' N, 100°18' W
Bejucos	520	18°46' N, 100°25' W
Betarron	460	18°45' N, 100°28' W
Pochote	431	18°44' N, 100°30' W
Balderrama	411	18°43' N, 100°32' W

Tabla 2. Helmintos especialistas de *Amatitlania nigrofasciata* en el Río Ixtapan y en su rango nativo (Centroamérica)

Helmintos	Río Ixtapan (Presente estudio)	Centroamérica (Kohn <i>et al.</i> , 2006; López- Jiménez <i>et al.</i> , 2018; Sandlund <i>et al.</i> , 2010)
<i>Crassicutis cichlasomae</i>	-	Si
<i>Uvulifer</i> sp.	Si	Si
<i>Sciadicleithrum bicuense</i>	-	Si
<i>Sciadicleithrum meeki</i>	-	Si
<i>Rhabdochona kidderi</i>	Si	Si
<i>Procamallanus rebecca</i>	-	Si

Tabla 3. Parámetros de infección (prevalencia (P), intensidad promedio (IP) y abundancia promedio (AP)) de helmintos de *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* de la cuenca del Río Ixtapan. IC= intervalo de confianza al 95%. *Especialista, §Generalista

Helminto	Hospedero					
	<i>Cichlasoma istlanum</i>			<i>Amatitlania nigrofasciata</i>		
	P (IC)	IP (IC)	AP (IC)	P (IC)	IP (IC)	AP (IC)
Trematoda						
§ <i>Centrocestus formosanus</i> Nishigori, 1924	16,2 (9,3-26,3)	2 (1,42-2,5)	0,32 (0,15-0,54)	5,68 (2,3-12,9)	2,4 (1,2-3,8)	0,13 (0,03-0,36)
§ <i>Clinostomum</i> sp.	6,7 (2,7-15,3)	1,2 (1-1,4)	0,08 (0,01-0,16)	-	-	-
§ <i>Diplostomum compactum</i> Lutz, 1928	1,3 (0,1-7,2)	3 (nc)	0,04 (0-0,12)	-	-	-
§ <i>Petasiger</i> sp.	1,3 (0,1-7,2)	1 (nc)	0,01 (0-0,04)	-	-	-
§ <i>Posthodiplostomum minimum</i> MacCallum, 1921	39,1 (28,2-50,7)	2,5 (1,93-3,41)	1,01 (0,6-1,49)	-	-	-
* <i>Uvulifer</i> sp.	32,4 (22,5-43,9)	5,0 (3,3-7,7)	1,6 (1-2,8)	62,5 (51,7-72,3)	10,7 (7,67-15,6)	6,7 (4,77-9,93)
Monogenea						
* <i>Dactylogyridae</i> gen. sp.	9,4 (4,5-18,7)	4,7 (2,5-8,2)	0,44 (0,16-1,13)	-	-	-
Nematoda						

* <i>Rhabdochona kidderi</i> Pearse, 1936	82,4 (71,8-89,9)	7,6 (5,85-10,5)	6,2 (4,74-8,81)	56,8 (46-67,1)	4,6 (3,48-6,09)	2,6 (1,85-3,61)
§ <i>Contracaecum</i> sp.	1,3 (0,1-7,2)	1 (nc)	0,01 (0-0,04)	-	-	-
§ <i>Spiroxys</i> sp.	2,7 (0,5-9,3)	3,5 (1-3,5)	0,09 (0-0,41)	-	-	-

Tabla 4. Descriptores de la comunidad componente e infracomunidad de helmintos de *Amatitlania nigrofasciata* y *Cichlasoma istlanum* de la cuenca del Río Ixtapan.

Descriptores de la comunidad	Hospedero	
	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	<i>Cichlasoma istlanum</i>
Comunidad componente		
Riqueza de helmintos	3	10
Helmintos especialistas	2	3
Helmintos generalistas	1	7
Diversidad de Shannon	0,66	1,19
Número efectivo de especies	1,9	3,28
Equidad de Pielou	0,60	0,51
Dominancia de Berger-Parker	0,70	0,63
Infracomunidad		
Riqueza promedio de helmintos	1,25 +/- 0,71	1,91 +/- 1,11
Diversidad de Brillouin promedio	0,43 +/- 0,11	0,53 +/- 0,23

Tabla 5. Coeficiente de correlación de Spearman (rs) entre la abundancia de parásitos y el factor de condición de *Cichlasoma istlanum* y *Amatitlania nigrofasciata* de la cuenca del Río Ixtapan.

Hospedero	Helminto	Factor de condición de Le Cren	
		Rs	p
<i>Cichlasoma istlanum</i>	<i>Rhabdochona kidderi</i>	0,2	0,07
	<i>Posthodiplostomum minimum</i>	0,03	0,70
	<i>Uvulifer</i> sp.	-0,05	0,65
	<i>Centrocestus formosanus</i>	0,13	0,24
	Dactylogyridae gen. sp.	0,12	0,30
<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	<i>Rhabdochona kidderi</i>	0,08	0,45
	<i>Uvulifer</i> sp.	0,04	0,64
	<i>Centrocestus formosanus</i>	0,0003	0,99

DISCUSIÓN GENERAL

La primera predicción de la hipótesis del escape de los helmintos que se probó en este trabajo fue que los peces cíclidos introducidos en la cuenca del Río Ixtapan no estarán parasitados por sus helmintos especialistas. Los resultados que encontramos en este estudio no apoyan totalmente esta predicción. En ese sentido, los peces introducidos *A. nigrofasciata* y *O. niloticus* no se liberaron completamente de sus helmintos especialistas. Por un lado, el cíclido convicto *A. nigrofasciata* albergó a dos helmintos especialistas (*R. kidderi* y *Uvulifer* sp.), mismos que probablemente obtuvo del “pool” de helmintos especialistas que tiene la mojarra mexicana *C. istlanum*. Es bien sabido que en la región neotropical cada familia de peces posee un grupo de helmintos especialistas, los cuales se pueden compartir entre individuos de la misma familia (Salgado-Maldonado et al., 2016). Por otro lado, la tilapia del Nilo *O. niloticus* estuvo parasitada por cuatro monogéneos del género *Cichlidogyrus* y *Scutogyrus*. Estos parásitos son comunes en granjas acuícolas de tilapia del Nilo en la cuenca del Balsas, sobretodo en el estado de Morelos (Mendoza-Franco et al., 2018). Si la principal ruta de invasión de la tilapia del Nilo se da a través de la liberación accidental o deliberada de individuos en las granjas, es de esperar que algunos lleguen a los ríos con monogéneos. A su vez, el ciclo de vida directo que presentan estos ectoparásitos, los hace menos susceptibles a perderse durante el proceso de invasión.

La segunda predicción de la HEH fue que los peces introducidos presentarán menor riqueza y diversidad de helmintos en contraste con los hospederos nativos. Los resultados de esta investigación soportan dicha predicción. El cíclido convicto presentó menor riqueza y diversidad de helmintos en comparación con la mojarra mexicana *C. istlanum*. Roche y colaboradores (2010), encontraron resultados similares cuando compararon la riqueza de

helminchos entre la tilapia del Nilo y el cíclido nativo *Vieja maculicada* en Costa Rica. Sin embargo, en un estudio de Salgado-Maldonado et al. (2001) en una cuenca vecina al Río Ixtapan, reportaron la misma riqueza (10 especies) de helminchos en el cíclido convicto y en *C. istlanum*.

En cambio, cuando realizamos la comparación de la prevalencia y abundancia de cada una de las tres especies de helminchos compartidos por el cíclido convicto y la mojarra mexicana, nuestros resultados no apoyaron totalmente la segunda predicción de la HEH. En la primera comparación, el nematodo *Rhabdochona kidderi* tuvo mayor prevalencia y abundancia en la mojarra mexicana, lo cual apoya la HEH. No obstante, en la segunda comparación, el trematodo *Uvulifer* sp. fue más prevalente y abundante en el cíclido convicto, por lo que en este caso no hay soporte de la HEH. Finalmente, en la tercera comparación, no hubo diferencia significativa en la prevalencia y abundancia del trematodo *Centrocestus formosanus* entre ambos hospederos, por lo cual no existe soporte de la HEH.

La tercera predicción de la HEH que abordamos en este estudio menciona que el factor de condición de los peces introducidos no será afectado por la abundancia de los helminchos. Encontramos soporte para dicha hipótesis, ya que el factor de condición del cíclido convicto no se correlacionó negativamente con ninguna de las tres especies de helminchos que albergó. Resultados similares fueron reportados en otros cíclidos introducidos en Costa Rica y Brazil (Lacerda et al., 2013; Roche et al., 2010).

Mientras no exista evidencia sobre la ventaja que podrían tener los hospederos introducidos del Río Ixtapan de escapar de los efectos de los helminchos que dejan en su rango nativo o que no adquieren en su rango introducido, la HEE debe ser tomada con cautela para explicar el éxito de las especies invasoras. Por lo tanto, futuros estudios que intenten probar la HEE deben enfocarse no solo en comparar riqueza, diversidad o carga

parasitaria, sino también en diseñar experimentos de campo y/o laboratorio para determinar las ventajas que pueden tener los peces introducidos cuando están libres de parásitos o presentan poca riqueza y diversidad de helmintos.

CONCLUSIÓN GENERAL

- Los monogeeos del pez nativo *A. aeneus* y de la tilapia del Nilo *O. niloticus* representan los primeros registros para el Estado de México y Guerrero.
- Los monogeeos *Cichlidogyrus thurstonae* y *Scutogyrus longicornis* se registraron por primera vez en México en una población silvestre de la tilapia del Nilo.
- Los hospederos introducidos *A. nigrofasciata* y *O. niloticus* no se liberan totalmente de sus helmintos especialistas, aunque presentan menor riqueza y diversidad de helmintos que los peces nativos.
- La comparación de la prevalencia y abundancia de los helmintos compartidos entre *C. istlanum* y *A. nigrofasciata* por un parte apoyó la HEH al encontrar menor carga parasitaria del nematodo *Rhabdochona kidderi* en el pez introducido, y por otra parte no soportó la HEH al encontrar mayor carga del trematodo *Uvulifer* sp. en el pez convicto.
- No existió correlación negativa entre el factor de condición del cíclido convicto y la abundancia de sus helmintos, lo cual soporta la HEE.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CABI. (2012). *Oreochromis niloticus*. En: Invasive Species Compendium. Wallingford, Reino Unido. CAB International. Consultado en Enero de 2019 en:
<http://www.cabi.org/isc/datasheet/72086>

Catford, J. A., Jansson, R. y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15: 22-40.

Contreras-MacBeath, T., Mejía, M.H. y Carrillo, W. R. (1998). Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation*, 2: 67-78.

Firmat, C., Alibert, P., Mutin, G., Losseau, M., Pariselle, A. y Sasal, P. (2016). A case of complete loss of gill parasites in the invasive cichlid *Oreochromis mossambicus*. *Parasitology Research*, 115, 3657-3661

Gendron, A. D., Marcogliese, D. J. y Thomas, M. (2012). Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biological Invasions*, 14: 367-384.

Genovesi, P y Shine, C. (2004). European strategy on invasive alien species. Council of Europe Publishing, Nature and Environment. 137, Estrasburgo.

Heger, T. Pahl, A. T., Botta-Dukát, Z., Gherardi, F., Hoppe, C., Hoste, H., Jax, K., Lindstrom, L., Boets, P., Haider, S., Kollmann, J., Wittmann M. J. y Jeschke, J. M. (2013). Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *AMBIO*, 42: 527-540.

Kvach, Y. y Stepien, C. A. (2008). Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: Support for the "Enemy Release Hypothesis". *Journal of Great Lakes Research*, 34: 23-35.

Kvach, Y., Boldyrev, V., Lohner, R. y Stepien, C. A. (2015). The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region. *Biologia*, 70, 948-957.

Kvach, Y., Kornychuk, Y., Mierzejewska, K., Rubtsova, N., Yurakhno, V., Grabowska, J. y Ovcharenko, M. (2014). Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitology Research*, 113, 1605-1624.

Lamothe-Argumedo, R. (1997). Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT, México, D. F. 43 p.

Patoka, J., Barroso, A. L., Kouba, A., Faulkes, Z., Jerikho, R. y Simoes, J. R. (2018). Invasive aquatic pets: failed policies increase risks of harmful invasions. *Biodiversity and Conservation*, 27: 3037-3046.

Pettersen, R. A., Ostbye, K., Holmen, J., Vollestad, L. A. y Mo, T. A. (2016). *Gyrodactylus* spp. diversity in native and introduced minnow (*Phoxinus phoxinus*) populations: no support for "the enemy release" hypothesis. *Parasites & Vectors*, 9.

Ricciardi, A y MacIssac, H. J. (2011). Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. En: D. M. Richardson, editor. *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, West Sussex, Reino Unido. p. 211-224.

Salgado-Maldonado, G., Novelo-Turcotte, M. T., Caspeta-Mandujano, J. M., Vazquez-Hurtado, G., Quiroz-Martínez, B., Mercado-Silva, N y Favila, M. (2016). Host specificity and the structure of helminth parasite communities of fishes in a Neotropical river in Mexico. *Parasite*, 23, 61.

Sheath, D. J., Williams, C. F., Reading, A. J. y Britton, J. R. (2015). Parasites of non-native freshwater fishes introduced into England and Wales suggest enemy release and parasite acquisition. *Biological Invasions*, 17, 2235-2246.

Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J. y Kuris, A. M. (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421: 628 – 630.

Vignon, M., Sasal, P. y Galzin, R. (2009). Host introduction and parasites: a case study on the parasite community of the peacock grouper *Cephalopholis argus* (Serranidae) in the Hawaiian Islands. *Parasitology Research*, 104: 775-782

Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Meneses, N y Peterson, A. T. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 63:1903-1910.

ANEXOS

Anexo 1.- Fotografías de los sitios de muestreo de peces en la Cuenca del Río Ixtapan.



A) San Miguel Ixtapan



B) El Sitio



C) San Lucas



D) Bejucos



E) Betarrón



F) Pochote



G) Balderrama

Anexo 2.- Fotografías de los peces recolectados en la cuenca del Río Ixtapan.



Amatitlania nigrofasciata, cíclido convicto



Cichlasoma istlanum, mojarra mexicana

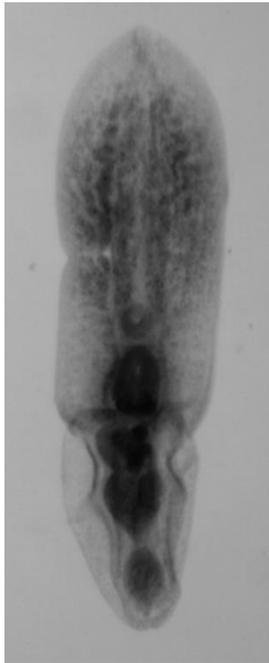


Astyanax aeneus, sardinita de Pénjamo



Oreochromis niloticus, tilapia del Nilo

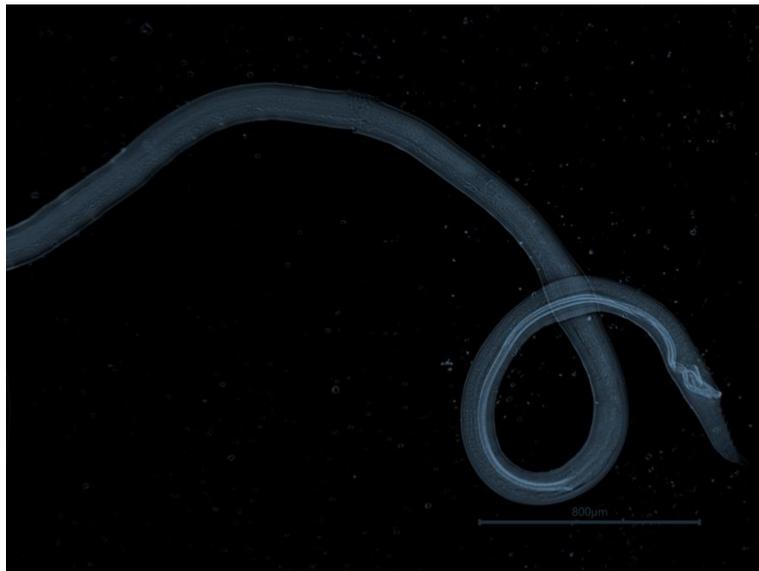
Anexo 3.- Microfotografías de algunos helmintos de peces de la cuenca del Río Ixtapan.



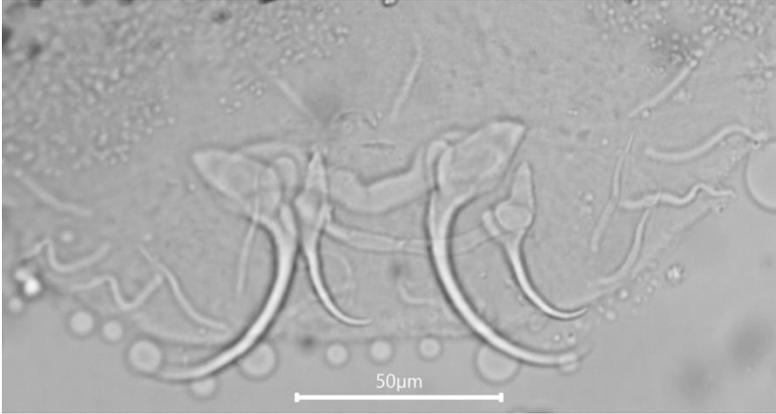
Posthodiplostomum minimum



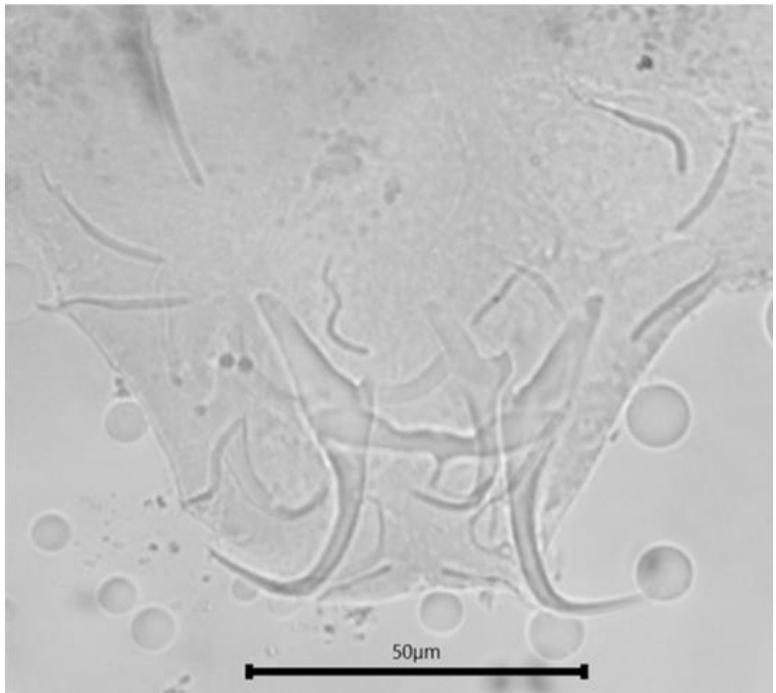
Diplostomum compactum



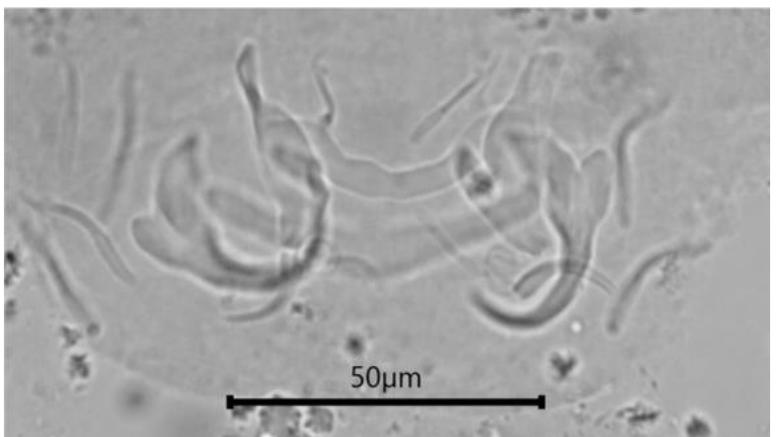
Rhabdochona kidderi



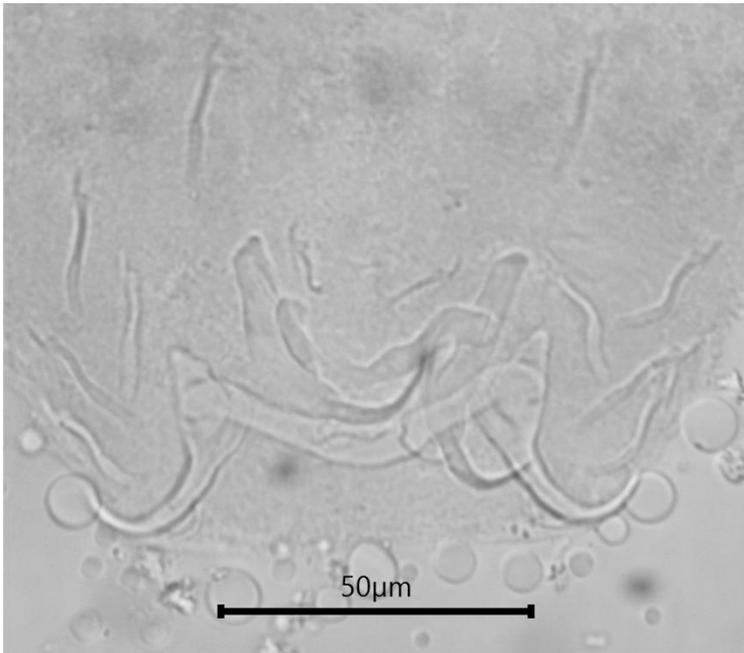
Urocleidoides strombicirrus



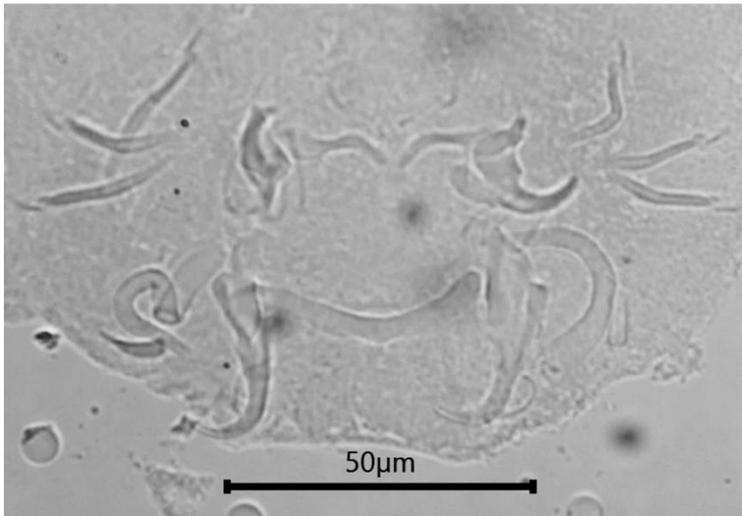
Characithecium costaricensis



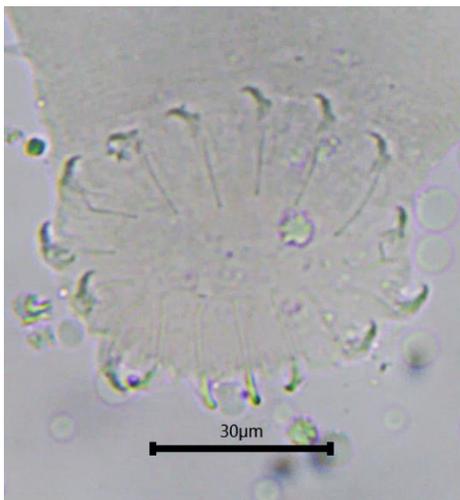
Diaphorocleidus kabatai



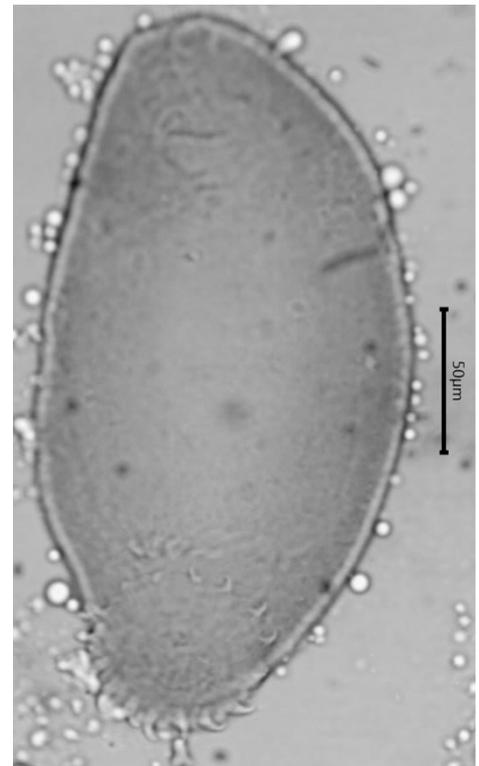
Diaphorocleidus kabatai



Palombitrema heteroancistrum

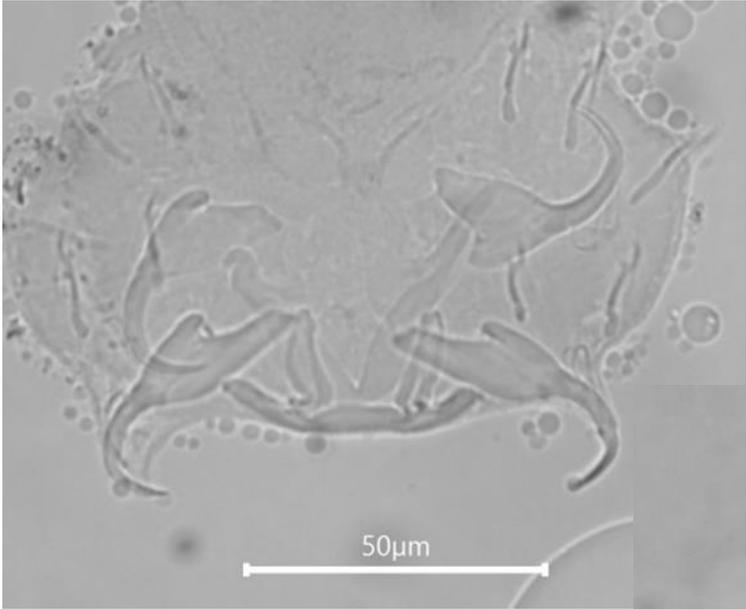
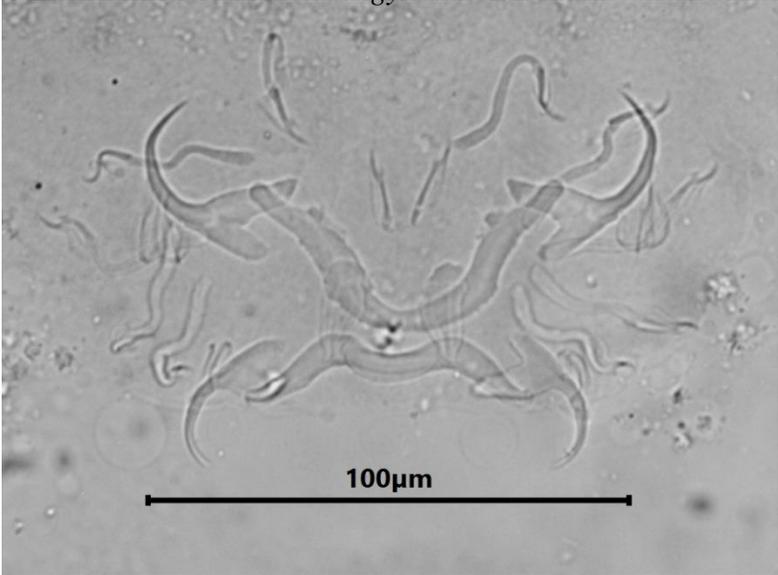


*Anacanthocotyle
anacanthocotyle*

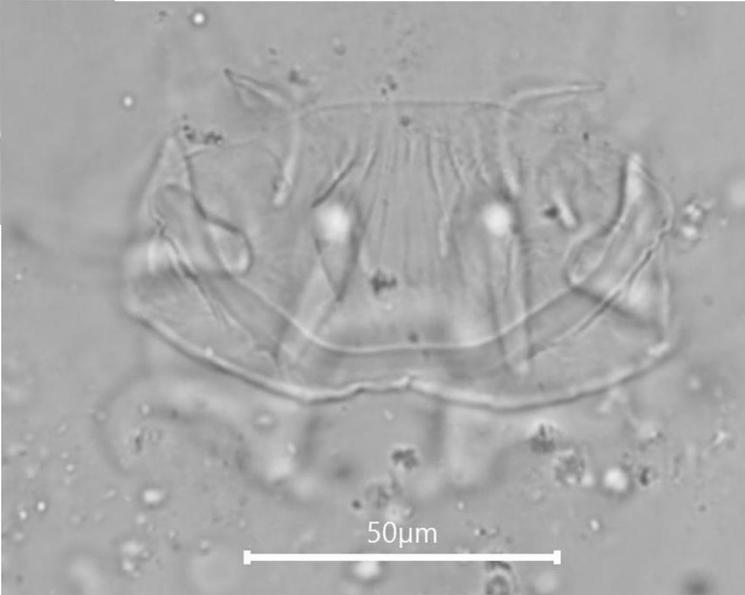




Cichlidogyrus thurstonae



Cichlidogyrus tilapiae



Scutogyrus longicornis