

Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas

Rogelio Aguilar-Aguilar, Raúl Contreras-Medina, Andrés Martínez-Aquino,
Guillermo Salgado-Maldonado y Alberto González-Zamora

La investigación actual sobre los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en las distintas cuencas hidrológicas de México ha permitido incrementar, en gran medida, el conocimiento que se tiene de estos organismos. El estado actual de estas investigaciones recientemente ha sido sintetizado en distintos inventarios regionales (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, en prensa; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004), que han permitido iniciar diversos tratamientos integrales, entre los que se incluyen análisis biogeográficos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b). Los inventarios de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de varias cuencas hidrológicas del país indican que las comunidades de helmintos incluyen especies con distribuciones amplias, así como otras con distribuciones restringidas. Debido a sus características, los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de cuencas mexicanas ofrecen una gran oportunidad para estudiar sus patrones de distribución, así como compararlos con los de otros grupos biológicos estudiados previamente.

Los estudios biogeográficos basados en los datos de distribución de helmintos parásitos en México aún son escasos. El primero es el estudio de Vidal-Martínez y Kennedy (2000), donde los autores, con base en los datos de distribución de los helmintos parásitos de peces de la familia Cichlidae, establecieron una similitud entre la fauna helmintológica de América Central y del sureste de México, sugiriendo una provincia Mesoamericana del Neotrópico. Una relación similar fue establecida aplicando un análisis de parsimonia de endemismos a los datos de distribución de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de distintos sistemas hidrológicos de México y Nicaragua (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b), el cual arrojó un cladograma

en el que el grupo menos inclusivo contiene sistemas hidrológicos del sureste mexicano y América Central.

Los estudios biogeográficos referidos a helmintos parásitos de peces dulceacuícolas de México (Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b) se basan en la gran cantidad de registros existentes, sobre todo para el centro y sureste del país (ver Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b y referencias citadas ahí), por lo que sus conclusiones son válidas para condiciones tropicales. En diversas oportunidades se ha sugerido que los factores que determinan la presencia y abundancia de los helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en regiones templadas actúan de manera diferente en regiones tropicales (Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997). Por lo tanto, la adición de registros helmintológicos, obtenidos de regiones norteñas del país, permitirá poner en contexto las conclusiones biogeográficas previamente establecidas para los sistemas hidrológicos de México. Por lo anterior, el presente estudio se propone complementar las relaciones entre los sistemas hidrológicos del país previamente establecidas, utilizando datos helmintológicos adicionales provenientes de cuerpos de agua del norte y del sureste de México, aplicando un análisis de parsimonia de endemismos (PAE). Las relaciones resultantes pueden utilizarse para comprobar la concordancia de éstas con propuestas biogeográficas de trabajos previos.

Si bien para algunos autores el método aquí utilizado no es considerado bajo el enfoque de la biogeografía histórica (Humphries y Parenti, 1999; Brooks y van Veller, 2003), otros lo incluyen bajo esta subdivisión de la biogeografía y consideran que puede emplearse para generar una hipótesis preliminar de las relaciones entre las áreas bajo estudio. Actualmente,

este método se ha utilizado para analizar plantas vasculares, insectos y vertebrados, principalmente en América Latina (Luna *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1999; Cavieres *et al.*, 2002; Escalante y Morrone, 2003).

Material y métodos

A partir de diversos inventarios faunísticos y registros helmintológicos recientes (Salgado-Maldonado *et al.*, 2001a,b, 2004a,b, en prensa; Vidal-Martínez

et al., 2001a; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003a, 2004; Martínez-Aquino *et al.*, 2004; ver además Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b y referencias citadas ahí) se elaboró una matriz de datos de áreas por taxones, donde los taxones se codificaron con (0) cuando estaban ausentes y con (1) cuando presentes en cada área. La matriz de datos contiene 221 taxones de helmintos parásitos (incluyendo acantocéfalos, céstodos, digeneos, monogeneos y nemátodos) de peces dulceacuícolas de diferentes sistemas hidrológicos de México (Cuadro I). Los cuerpos de agua muestreados en

Cuadro I. Matriz de datos de los taxones de helmintos utilizados en el análisis. El número consecutivo se refiere al apéndice.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Papaloapan	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ayuquila	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Balsas	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Pánuco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Santiago	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Tabasco	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Yucatán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Nicaragua	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Durango	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Papaloapan	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lerma	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0
Pánuco	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Tabasco	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
Yucatán	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Chiapas	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
Durango	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Papaloapan	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Lerma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Balsas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0

Cuadro I. Continuación.

	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221
Papaloapan	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Lerma	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Ayuquila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Balsas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pánuco	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Santiago	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabasco	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Yucatán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicaragua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Durango	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

Tabasco y Chiapas no forman una cuenca, pero corresponden a extensiones menores de algunos ríos importantes, principalmente del Grijalva y el Usumacinta. Así también, los cenotes de la península de Yucatán y los manantiales de la región de Durango fueron tratados como unidades, aunque no forman cuencas verdaderas. Todos los registros helmintológicos utilizados para la elaboración de la matriz fueron validados taxonómicamente con la finalidad de detectar sinonimias.

Se utilizaron como unidades de análisis diez cuencas o sistemas hidrológicos de México (Fig. 1). Además, con fines de comparación, fueron incluidos en el análisis los registros helmintológicos publicados para la costa Atlántica de Nicaragua (Watson, 1976; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Aguirre-Macedo *et al.*, 2001a,b; Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). Las unidades de estudio fueron delimitadas a partir del mapa producido por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Alba y Reyes, 1998) y de las coordenadas geográficas de las localidades donde se realizaron estudios helmintológicos locales, que no lograron abarcar una cuenca hidrológica completa.

El análisis de parsimonia se realizó con una búsqueda heurística usando el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1997), a través de WinClada 1.00.24-IMG BETA (Nixon, 2002), buscando un número máximo de 100 árboles, con 50 réplicas, usando una estrategia de búsqueda múltiple TBR. El cladograma fue enraizado con un área hipotética codificada con ceros.

Resultados

El PAE produjo un solo cladograma más parsimonioso con 306 pasos, un índice de consistencia de 0.71 y un índice de retención de 0.62 (Fig. 2). Las especies que diagnostican los nodos en el cladograma se detallan en el cuadro II. En el cladograma se reconocen nueve grupos monofiléticos. Las áreas más basales muestran afinidades neárticas, siendo ocupadas por las áreas Santiago, Lerma y Durango. Las áreas restantes muestran afinidades neotropicales, incluyendo áreas del centro y sureste de México. Las áreas de Papaloapan, Tabasco, Yucatán, Chiapas y Nicaragua forman un grupo monofilético que apoya la propuesta de una provincia Mesoamericana dentro del Neotrópico.

Discusión

El cladograma más parsimonioso obtenido al aplicar el análisis representa una hipótesis de relación entre los diferentes sistemas hidrológicos de México. Los clados resultantes agrupan áreas que involucran diferentes provincias biogeográficas y regiones. Las relaciones en el cladograma de áreas están basadas en una base de datos que incluye todos los registros publicados actualmente disponibles, así como datos recientes obtenidos de nuestros propios muestreos. Hasta el momento el grupo de peces mejor muestreado es el de los cíclidos, particularmente en el sureste de México (Salgado-Maldonado *et al.*, 1997; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000; Vidal-Martínez *et al.*,

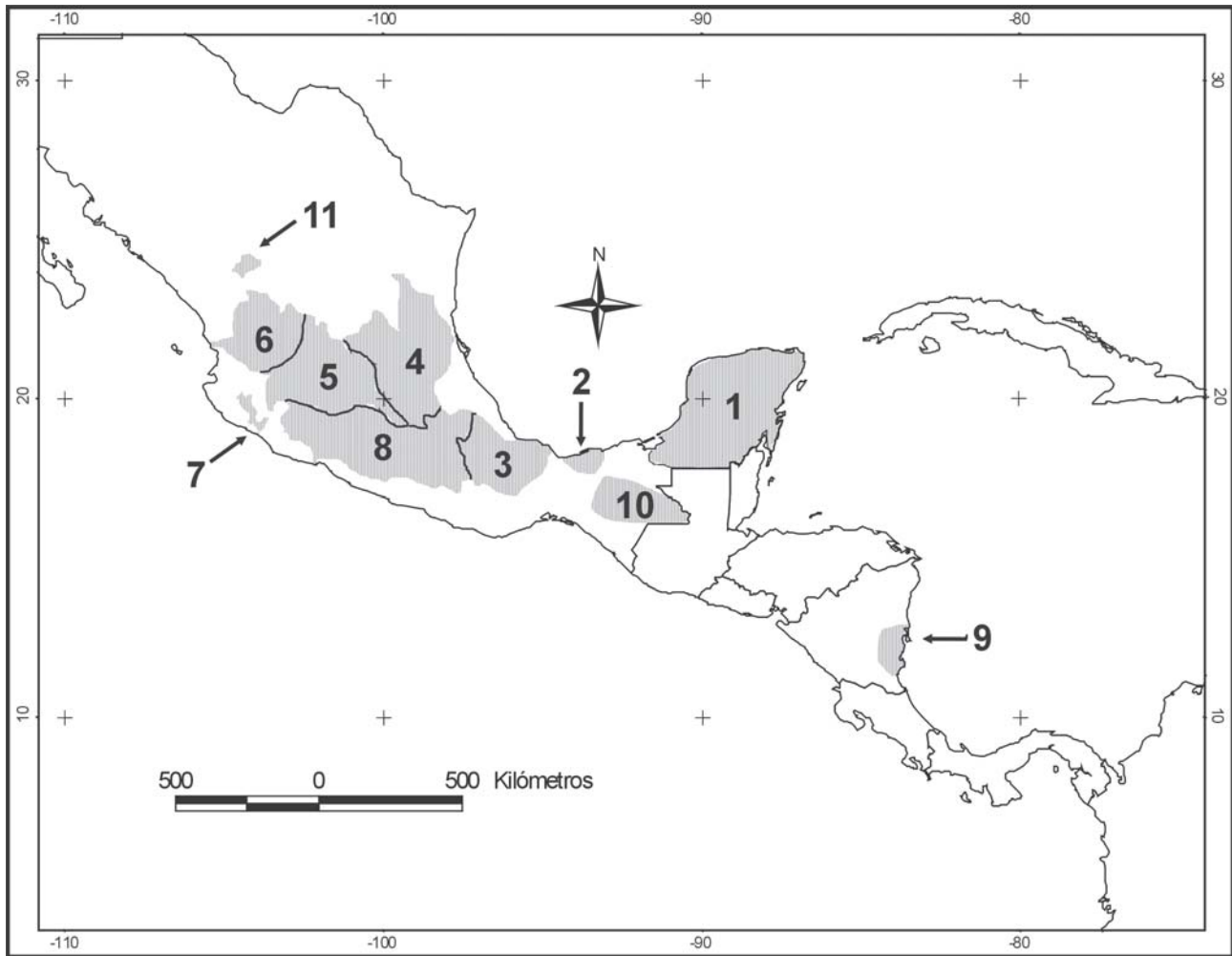


Fig. 1. Mapa de México que muestra los sistemas hidrológicos analizados. 1, Península de Yucatán; 2, Tabasco; 3, Papaloapan; 4, Pánuco; 5, Lerma; 6, Santiago; 7, Ayuquila; 8, Balsas; 9, Nicaragua; 10, Chiapas; 11, Durango.

2001); sin embargo, la información sobre la helmintofauna de otros grupos de peces dulceacuícolas es incompleta, debido a que algunos sistemas hidrológicos solo han sido explorados parcialmente, en tanto que otros no han sido muestreados aún. A pesar de estas limitaciones, a la fecha, la base de datos utilizada en este estudio es la más completa para los registros helmintológicos en cada uno de los sistemas hidrológicos incluidos en el análisis.

La fauna helmintológica de los peces dulceacuícolas de México se compone de especies de distribución amplia y otras de distribución restringida. Entre las primeras la metacercaria del tremátodo *Posthodiplostomum minimum* y la larva del nemátodo *Contracaecum* sp. son las de distribución más amplia, re-

sultando un taxón compartido para todos los sistemas hidrológicos analizados. De manera similar, especies como *Clinostomum complanatum* o *Spiroxys* sp. fueron taxones ausentes en algún área, sin embargo, es muy probable que en algún momento se registren debido a que se presentan en los peces como fases larvianas, utilizándolos como huéspedes intermediarios y adoptando una estrategia generalista. De hecho una buena parte de las especies de distribución amplia en este estudio presenta estas características. Por el contrario, la mayor parte de las especies de helmintos con distribuciones restringidas son especies que parasitan a los peces en estado adulto con una estrategia especialista; generalmente estas especies se encuentran restringidas a pocas áreas, en estrecha relación con la dis-

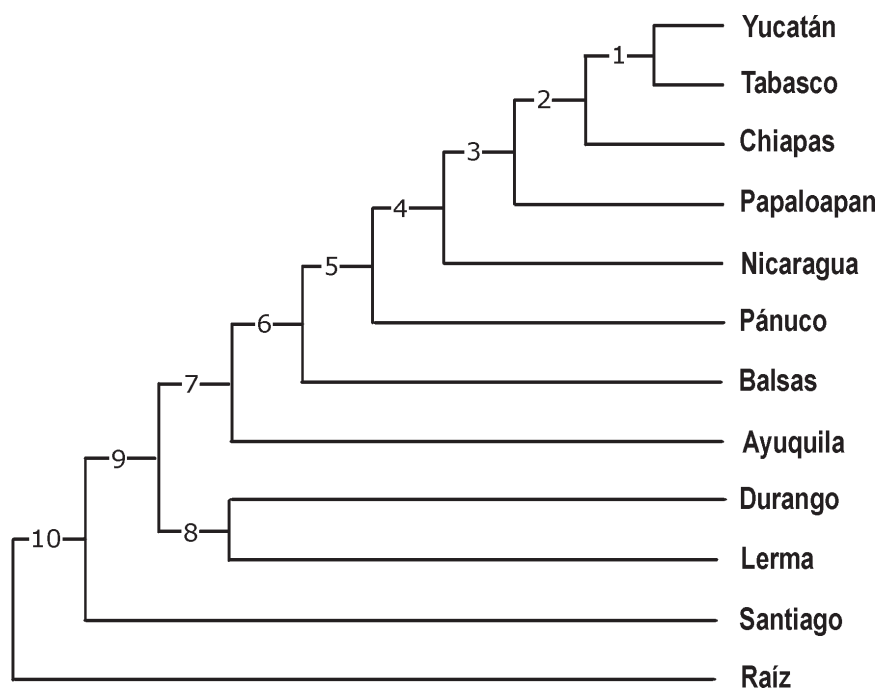


Fig. 2. Cladograma resultante del PAE, que muestra las relaciones de los sistemas hidrológicos analizados.

Cuadro II. Taxones que definen los nodos en el cladograma. Los asteriscos indican las especies que sustentan parcialmente a los grupos.

Nodos	Taxones
1	<i>Riberoia ondratae</i> , <i>Ascocotyle leighi</i> , <i>A. chandleri</i> , <i>A. macrostoma</i> , <i>Cichlidogyrus dossoui</i> , <i>C. sclerosus</i> , <i>Dendrouterina papillifera</i> , <i>Glossocercus caribaensis</i> .
2	<i>Cichlasotrema ujati</i> , <i>Tabascotrema verai</i> , <i>Homalometrom pallidum</i> , <i>Pelaezia loosi</i> , <i>Sciadicleithrum splendidae</i> , <i>Goezia</i> sp.
3	<i>Urocleidoides</i> sp., <i>Genarchella isabellae</i> , <i>Drepanocephalus</i> sp.*, <i>Aphanoblastella travassosi</i> , <i>Octospiniferoides chandleri</i> , <i>Mexiconema cichlasomae</i> .
4	<i>Oligogonotylus manteri</i> , <i>Stunkardiella minima</i> , <i>Ascocotyle diminuta</i> *, <i>A. nana</i> , <i>Cladocystis trifolium</i> , <i>Procamallanus rebecca</i> .
5	<i>Apharyngostrigea</i> sp., <i>Crassicutis cichlasomae</i> , <i>Procamallanus neocaballeri</i> *, <i>Sciadicleithrum bravohollisae</i> .
6	<i>Glossocercus auritus</i> *.
7	<i>Saccocoelioides sogandaresi</i> , <i>Magnivitellinum simplex</i> *, <i>Uvulifer amblopities</i> , <i>Rhabdochona kidderi</i> .
8	<i>Caryophyllidea</i> gen. sp., <i>Cyclustera ralli</i> , <i>Salsuginus</i> sp.
9	<i>Clinostomum complanatus</i> , <i>Spiroxys</i> sp.
10	<i>Posthodiplostomum minimum</i> , <i>Contraecum</i> sp.

tribución geográfica de sus huéspedes. En este análisis, la mayor parte de estos taxones resultaron autapomorfías, mientras que algunos otros definen nodos, sobre todo los menos inclusivos.

La introducción antropogénica de distintas especies de peces dulceacuícolas a diferentes cuerpos de agua en México ha derivado en la dispersión involuntaria de distintos helmintos exóticos como *Actinocleidus fergusonii*, *Bothriocephalus acheilognathi*, *Centrocestus formosanus*, y *Pseudocapillaria tomentosa*, entre otros (ver Scholz y Salgado-Maldonado, 2000; Moravec *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado y Pineda-López, 2003; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2004). Sin embargo, ninguno de los clados fue apoyado por este tipo de especies, por lo cual podemos concluir que no tuvieron influencia sobre las relaciones en el cladograma.

El sistema hidrológico Lerma-Santiago, localizado en el centro de México, tradicionalmente ha sido considerado como una sola unidad biogeográfica para diferentes taxones (ver Miller, 1986; Alba y Reyes, 1998; Salgado-Maldonado *et al.*, 2001). Sin embargo, esta propuesta no fue sustentada en el estudio de Aguilar-Aguilar *et al.* (2003b), quienes utilizaron un análisis de parsimonia de endemismos aplicado a helmintos parásitos y encontraron que ambas regiones no conforman una unidad. Esta última propuesta nuevamente se ve apoyada en este estudio, donde la cuenca del Santiago ocupa la posición más basal en el cladograma de áreas, en tanto que la cuenca del Lerma se relaciona de manera directa con los cuerpos de agua de Durango, sugiriendo que sus taxones comparten una historia biogeográfica común. Autores diversos han sugerido una afinidad neártica para las cuencas del Santiago y del Lerma, basándose en taxones dulceacuícolas (Álvarez y de Lachica, 1974; Miller y Smith, 1986; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b). Esta afinidad se confirma en la presente contribución al establecerse una relación estrecha entre la cuenca del Lerma y los cuerpos de agua de Durango, situados en la región Neártica (Morrone, 2001; Morrone *et al.*, 2002). En el estudio de Aguilar-Aguilar *et al.* (2003), la cuenca del Lerma ocupa una posición basal en el cladograma de áreas, sin separarse completamente del clado neotropical. Sin embargo, al utilizar un área del norte de México, la afinidad neártica de esta cuenca resulta evidente. La exten-

sión mayor de la cuenca del Lerma se sitúa en el Eje Neovolcánico. Sus cuerpos de agua, localizados principalmente en los estados de México, Guanajuato, Michoacán y Jalisco, contienen peces con afinidades neárticas marcadas. Cerca del 90% de los helmintos parásitos de estos peces también ha sido registrado en peces dulceacuícolas de los Estados Unidos y Canadá (ver Hoffman, 1999), por lo que consideramos que la relación del Lerma con cuerpos de agua norteños separándose del clado neotropical es coherente, aunque gran parte de esta misma región, denominada provincia del Eje Neovolcánico (Morrone *et al.*, 1999) o del Eje Volcánico Transmexicano (Morrone, 2001), ha sido ubicada como una provincia biogeográfica del Neotrópico con base en taxones terrestres.

El análisis muestra la existencia de un clado con afinidades neotropicales que incluye siete de los 10 sistemas hidrológicos mexicanos examinados, entre los cuales se inserta el área de Nicaragua. Las posiciones más basales de este clado son ocupadas por los sistemas hidrológicos del Ayuquila, del Balsas y del Pánuco, geográficamente ubicados en el centro de México. Las áreas restantes, que junto con Nicaragua conforman la parte menos inclusiva del cladograma, son áreas localizadas hacia el sureste de México. De acuerdo con el cladograma, los sistemas hidrológicos de Tabasco y de Yucatán son los más relacionados entre sí, en tanto que Chiapas aparece como el área más relacionada con ellos. La relación estrecha entre las áreas de Tabasco y Yucatán previamente fue registrada utilizando helmintos de peces de estos sistemas hidrológicos (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003b), y se conserva en el presente análisis aun con la inclusión de Chiapas, que es un área por la que corre el sistema hidrológico Grijalva-Usumacinta, compartido con Tabasco, y que, junto con Tabasco, la cuenca del Papaloapan y parte de la del Pánuco, ha sido considerada como una unidad biogeográfica: la provincia del Golfo de México de la región Neotropical, independiente de la Península de Yucatán, que por sí sola conforma otra unidad (Morrone *et al.*, 1999, 2002; Morrone, 2001). Consideramos que la posible razón por la que Chiapas no aparece estrechamente relacionada con Tabasco es el bajo número de especies de huéspedes examinados en busca de helmintos. Es probable que al incrementar el número de registros helmintológicos para las especies

de peces compartidas entre ambas regiones, éstas se asemejen más y puedan ser consideradas como una sola unidad.

El clado neotropical que resulta del presente estudio es consistente con el esquema para las provincias biogeográficas de la región Neotropical propuesto por Morrone *et al.* (1999, 2002). Al analizar este clado, se corrobora la relación entre los sistemas hidrológicos del sureste de México y los de la costa Atlántica de Nicaragua, apoyando la propuesta de Vidal-Martínez y Kennedy (2000) sobre la existencia de una provincia Mesoamericana dentro del Neotrópico basada en las afinidades entre América Central y el sur de México.

El presente estudio demuestra la utilidad de los helmintos parásitos para proponer hipótesis generales sobre las relaciones entre algunos de los sistemas hidrológicos mexicanos. El análisis sugiere que entre los sistemas hidrológicos estudiados hay una relación hipotética que se hace más estrecha entre áreas neotropicales, separándose de las regiones norteñas con afinidades neárticas. Estos resultados se basan en registros helmintológicos que, si bien son numerosos, distan de ser completos, pues aún existen muchas especies de peces de los sistemas analizados para las que no existen tratamientos helmintológicos, en tanto que en el resto de los sistemas hidrológicos mexicanos el trabajo es incipiente. La hipótesis de relación entre los sistemas hidrológicos, propuesta en esta contribución, puede contrastarse con un análisis formal de biogeografía cladística; el análisis podría involucrar la comparación de cladogramas de área derivados de los cladogramas taxonómicos de los distintos grupos de helmintos parásitos, así como de aquellos propuestos para sus huéspedes.

Agradecimientos

Agradecemos a Isolda Luna, Rosa Griselda Moreno, Sandra Córdoba, Jocelyn Durán, Lucila Colín, Elizabeth Olivos, Othón Alcántara, Tomás Scholz, Carlos Mendoza, Mirza Ortega, Guillermina Cabañas, Norman Mercado, Hamlet Santa Anna, John Lyons y Henry Bart por la asistencia en el laboratorio y el campo. Este trabajo fue apoyado parcialmente por el proyecto 27668N del Consejo Nacional de Ciencia y Tecno-

logía (CONACyT). El primer autor contó con la beca para doctorado número 138534 del CONACyT.

Referencias

- Aguilar-Aguilar, R.R. Báez-Valé, C. Mendoza-Palmero, G. Salgado-Maldonado y G. Barrios-Quiroz.** 2003a. Nuevos registros de *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae) para México. *Univ. Cienc.*, 19: 62-65.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado.** 2003b. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.*, 30: 1861-1872.
- Aguilar-Aguilar, R., G. Salgado-Maldonado, R.G. Moreno-Navarrete y G. Cabañas-Carranza.** 2004. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas, pp. 261-270. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Aguirre-Macedo, M.L., T. Scholz, D. González-Solís, V. M. Vidal-Martínez, P. Posel, G. Arjona-Torres, S. Dumailo y E. Siu-Estrada.** 2001a. Some adult endohelminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic drainages of Nicaragua. *Comp. Parasitol.*, 68: 190-195.
- Aguirre-Macedo, M.L., T. Scholz, D. González-Solís, V. M. Vidal-Martínez, P. Posel, G. Arjona-Torres, E. Siu-Estrada y S. Dumailo.** 2001b. Larval helminths parasitizing freshwater fishes from the Atlantic Coast of Nicaragua. *Comp. Parasitol.*, 68: 42-51.
- Alba, E. de y M.E. Reyes.** 1998. El contexto físico, pp. 4-22. En: CONABIO (ed.), *La diversidad biológica de México: Estudio de país*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Álvarez, T. y F. de Lachica.** 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 221-295. En: Flores-Díaz, A., T. González-Quintero y F. de Lachica (eds.), *El escenario geográfico*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Brooks, D.R. y M.G.P. van Veller.** 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 30: 819-825.
- Cavieres, L.A., M.T.K. Arroyo, P. Posadas, C. Marticorena, O. Matthei, R. Rodríguez, F.A. Squeo**

- y G. Arancio.** 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone: Application of parsimony analysis of endemism in vascular flora of the Antofagasta region, Northern Chile. *Biodivers. Conserv.*, 11: 1301-1311.
- Escalante, T. y J.J. Morrone.** 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos?, pp. 167-172. En: Morrone, J.J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Goloboff, P.** 1999. *NONA (no name), version 2.* Publicado por el autor. Tucumán.
- Hoffman, G.L.** 1999. *Parasites of North American freshwater fishes.* Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- Humphries, C.J. y L.R. Parenti.** *Cladistic biogeography.* Oxford University Press, Nueva York.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J.J. Morrone.** 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, 26: 1299-1305.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza y M.P. Ortega-Oivares.** 2004. Helminth parasites of *Chaplichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, México. *J. Parasitol.*, 90: 889-890.
- Miller, R.R.** 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., México*, 30: 121-153.
- Miller, R.R. y M.L. Smith.** 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico, pp. 487-517. En: Hocutt, C.H., y E.O. Wiley (eds.), *Zoogeography of North American freshwater fishes*, John Wiley and Sons, Inc., Nueva York.
- Moravec, F., R. Aguilar-Aguilar y G. Salgado-Maldonado.** 2001. Systematic status of *Capillaria patzcuarensis* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León y Salgado-Maldonado, 1986 (Nematoda: Capillariidae) from freshwater fishes in Mexico. *Acta Parasitol.*, 46: 8-11.
- Morrone, J.J.** 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe.* SEA y M & T Tesis, Zaragoza.
- Morrone, J.J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.*, 44: 507-514.
- Morrone, J.J., D. Espinosa y J. Llorente.** 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 85: 83-108.
- Nixon, K.C.** 2002. *WinClada, version 1.00.08.* Publicado por el autor. Cornell University, Ithaca, Nueva York.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, J.M. Caspeta-Mandujano, E. Soto-Galera, E. Mayén-Peña, D. Brailovski y R. Báez-Valé.** 2001a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Balsas river drainage basin of Southwestern Mexico. *Comp. Parasitol.*, 68: 196-203.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, J.M. Caspeta-Mandujano, R.G. Moreno-Navarrete, P. Sánchez-Nava y R. Aguilar-Aguilar.** 2001b. A checklist of helminth parasites of freshwater fishes from the Lerma-Santiago river basin, Mexico. *Comp. Parasitol.*, 68: 201-218.
- Salgado-Maldonado, G., G. Cabañas-Carranza, E. Soto-Galera, R.F. Pineda-López, J.M. Caspeta-Mandujano, E. Aguilar-Castellanos y N. Mercado-Silva.** 2004a. Helminth parasites of freshwater fishes of the Pánuco river basin, East Central Mexico. *Comp. Parasitol.*, 71: 190-202.
- Salgado-Maldonado, G. y C.R. Kennedy.** 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology*, 114: 581-590.
- Salgado-Maldonado, G., N. Mercado-Silva, G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, R. Aguilar-Aguilar y L. I. Iñiguez-Dávalos.** 2004b. Helminth parasites of freshwater fishes of the Ayuquila river, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comp. Parasitol.*, 71: 67-72.
- Salgado-Maldonado, G. y R.F. Pineda-López.** 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: A potential threat to native freshwater fish species in México. *Biol. Inv.*, 5: 261-268.
- Salgado-Maldonado, G., R.F. Pineda-López, L. García-Magaña, S. López-Jiménez, V.M. Vidal-Martínez y M.L. Aguirre-Macedo.** En prensa. Helminthos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Bueno-Soria, J., S. Santiago-Fragoso y F. Álvarez (eds.),

Biodiversidad del Estado de Tabasco, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

Salgado-Maldonado, G., R.F. Pineda-López, V.M. Vidal-Martínez y C.R. Kennedy. 1997. A checklist of the metazoan parasites of native cichlid fishes from Mexico. *J. Helminthol. Soc. Washington*, 64: 195-207.

Scholz, T. y G. Salgado-Maldonado. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: A review. *Am. Midl. Nat.*, 143: 185-200.

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

Vidal-Martínez, V.M. y C.R. Kennedy. 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of Neotropical cichlid fish, pp. 227-290. En: Salgado-Maldonado, G., A.N. García-Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (eds.), *Metazoan parasites in the Neotropics: A systematic and ecological perspective*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

Vidal-Martínez, V.M., T. Scholz, y M.L. Aguirre-Macedo. 2001b. Dactylogyridae of cichlid fishes from Nicaragua, Central America, with descriptions of *Gussevia heterotilapiae* sp. n. and three new species of *Sciadicleithrum* (Monogenea: Ancyrocephaloinae). *Comp. Parasitol.*, 68: 76-86.

Watson, D.E. 1976. Digenea of fishes from Lake Nicaragua, pp. 251-260. En: Thorson, T.B. (ed.), *Investigations of the ichthyofauna of Nicaragua lakes*, University of Nebraska, Lincoln.

Apéndice

Lista de taxones analizados, numerados por helminto.

1. *Cucullanus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar y Moravec, 2000
2. *Gibsonnema ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Aguilar-Aguilar, 2002
3. *Philometra ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Aguilar-Aguilar, 2002
4. *Rhabdochona guerreroensis* Caspeta-Mandujano, Aguilar-Aguilar y Salgado-Maldonado, 2001
5. *Allocreadium mexicanum* Osorio-Sarabia, Pérez-Ponce de León y Salgado-Maldonado, 1986
6. *Crepidostomum cooperi* Hopkins, 1931
7. *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970
8. *Phyllodistomum lacustris* (Loewen, 1929)
9. Cryptogonimidae gen. sp.
10. *Tylodelphys* sp.
11. *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814)
12. *Diplostomum* sp.
13. *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921)
14. *Ochetosoma breviaecum* (Caballero y Caballero, 1941)
15. *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924)
16. *Gyrodactylus elegans* Nordmann, 1832
17. *Octomacrum mexicanum* Lamothe-Argumedo, 1981
18. Caryophyllidea gen. sp.
19. *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934
20. *Proteocephalus pusillus* Ward, 1910
21. *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758)
22. Proteocephalidea gen. sp.
23. *Cyclusteria ralli* (Underwood y Dronen, 1986)
24. *Paradilepis caballeroi* Rysavy y Macko, 1973
25. *Paradilepis urceus* (Wedl, 1855)
26. *Paradilepis* sp.
27. *Valipora campylancristota* (Wedl, 1855)
28. Cyclophyllidea gen. sp.
29. *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843)
30. *Dichelyne mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 1999
31. Philometridae gen. sp.
32. *Rhabdochona lichtenfelsi* Sánchez-Álvarez, García-Prieto y Pérez-Ponce de León, 1998
33. *Spinitectus osorioi* Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2001
34. *Eustrongylides* sp.
35. *Contraecum* sp.
36. *Gnathostoma* sp.
37. *Spiroxys* sp.
38. *Polymorphus brevis* Van Cleave, 1916
39. *Gyrodactylus* sp.
40. *Uroleidoides costaricensis* (Price y Bussing, 1967)
41. *Saccocoeloides sogandaresi* Lumsden, 1961
42. *Saccocoeloides chauhani* Lamothe-Argumedo, 1974
43. *Magnivitellinum simplex* Kloss, 1966
44. *Diplostomum compactum* (Lutz, 1928)
45. *Uvulifer ambloplites* (Hughes, 1927)
46. *Glossocercus auritus* (Rudolphi, 1819)
47. *Parvitaenia cochlearii* Coil, 1955
48. *Parvitaenia macropeos* (Wedl, 1855)
49. *Valipora minuta* (Coil, 1950)
50. *Capillaria cyprinodonticola* Huffman y Bullock, 1973
51. *Rhabdochona canadensis* Moravec y Arai, 1971
52. *Rhabdochona kidderi* Pearse, 1936
53. *Rhabdochona mexicana* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2000
54. *Hysterothylacium* sp.
55. Acuariidae gen. sp.
56. *Neoechynorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978
57. *Sciadicleithrum* sp.
58. *Valipora mutabilis* Linton, 1927
59. *Beaninema nayaritense* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2001

60. *Cichlidogyrus* sp.
61. Microcotylidae gen. sp.
62. *Creptotrema agonostomi* Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza y Caspeta-Mandujano, 1998
63. *Dendrorchis* sp.
64. *Ascocotyle tenuicollis* Price, 1935
65. *Spinitectus agonostomi* Moravec y Barus, 1971
66. *Procamallanus jalisciensis* Moravec, Salgado-Maldonado y Caspeta-Mandujano, 1999
67. *Polymorphus* sp.
68. Dactylogyridae gen. sp.
69. *Urocleidoides* sp.
70. *Paracreptotrematina aguirrepequeno* (Jiménez-Guzmán, 1973)
71. *Apharyngostrigea* sp.
72. *Crassicutis cichlasomae* Manter, 1936
73. Tetrabothridae gen. sp.
74. *Rhabdochona xiphophori* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2001
75. *Procamallanus neocaballeroi* (Caballero-Deloya, 1977)
76. *Pseudoterranova* sp.
77. Pharingonidae gen. sp.
78. *Perezitrema bychowskyi* (Caballero y Caballero y Caballero-Deloya, 1975)
79. *Cichlasotrema ujati* Pineda-López y Andrade-Salas, 1989
80. *Cotylogaster* sp.
81. *Prosthenhystera obesa* (Diesing, 1850)
82. *Neochasmus olmecus* Lamothe-Argumedo, Pineda-López y Andrade-Salas, 1989
83. *Oligogonotylus manteri* Watson, 1976
84. *Olmeca laurae* Lamothe-Argumedo y Pineda-López, 1990
85. *Palaeocryptogonimus* sp.
86. *Pseudocaenicicola batallae* Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1991
87. *Tabascotrema veri* Lamothe-Argumedo y Pineda-López, 1990
88. *Genarchella isabellae* (Lamothe-Argumedo, 1977)
89. *Genarchella tropica* (Manter, 1936)
90. *Homalometron pallidum* Stafford, 1905
91. *Phyllodistomum* sp.
92. *Amphimerus* sp.
93. *Atrophecaecum astorquii* (Watson, 1976)
94. *Pelaezia loossi* (Pérez Viguera, 1957)
95. *Pseudoacanthostomum* sp.
96. *Stunkardiella minima* (Stunkard, 1938)
97. *Bucephalopsis* sp.
98. *Riberoia ondatrae* (Price, 1931)
99. *Drepanocephalus* sp.
100. *Echinochasmus leopoldinae* Scholz, Ditrich y Vargas Vázquez, 1996
101. *Ascocotyle leighi* Burton, 1936
102. *Ascocotyle chandleri* Lumsden, 1963
103. *Ascocotyle mcintoshi* Price, 1936
104. *Ascocotyle nunezae* Scholz, Vargas Vázquez, Vidal-Martínez y Aguirre-Macedo, 1997
105. *Ascocotyle diminuta* Stunkard y Haviland, 1924
106. *Ascocotyle macrostoma* (Robinson, 1956)
107. *Ascocotyle mollieniscicola* Sogandares-Bernal y Bridgman, 1960
108. *Ascocotyle nana* Ransom, 1920
109. *Haplorchis pumilio* (Looss, 1896)
110. *Cladocystis trifolium* (Braun, 1901)
111. *Haplorchoides* sp.
112. *Crocodilicola pseudostoma* (Willemoes-Suhm, 1870)
113. *Ligictalurus mirabilis* (Mueller, 1937)
114. *Palombitrema heteroancistrum* Price y Bussing, 1968
115. *Encotyllabe* sp.
116. *Ameloblastella chavarriai* (Price, 1938)
117. *Aphanoblastella travassosi* (Price, 1938)
118. *Cichlidogyrus dossoui* Paperna, 1960
119. *Cichlidogyrus sclerosus* Paperna y Thurston, 1969
120. *Cichlidogyrus tilapiae* Paperna, 1960
121. *Enterogyrus niloticus* Eid y Negm, 1987
122. *Guavinella tropica* Mendoza-Franco, Scholz y Cabañas-Carranza, 2003
123. *Pseudohaliotrematoides* sp.
124. *Salsuginus seculus* (Mizella y Arcadi, 1945)
125. *Sciadicleithrum bravohollisae* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
126. *Sciadicleithrum meekii* Mendoza-Franco, Scholz y Vidal-Martínez, 1997
127. *Sciadicleithrum mexicanum* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
128. *Sciadicleithrum splendidae* Kritsky, Vidal-Martínez y Rodríguez-Canul, 1994
129. *Scutogyrus longicornis* (Paperna y Thurston, 1969)
130. *Urocleidoides reticulatus* Mizelle y Price, 1964
131. *Urocleidoides strombicirrus* (Price y Bussing, 1967)
132. *Diplectanocotyla* sp.
133. *Neodiplectanum* sp.
134. *Gyrodactylus niloticus* Cone, Arthur y Bondad-Reantaso, 1995
135. *Mazocreaeoides* sp.
136. *Microcotyle* sp.
137. *Proteocephalus singularis* La Rue, 1911
138. *Dendrouterina papillifera* Fuhrmann, 1908
139. *Glossocercus caribaensis* Rysavy y Macko, 1973
140. *Amphoteromorphus* sp.
141. Phyllobothriidae gen. sp.
142. *Caballerorhynchus lamothei* Salgado-Maldonado, 1977
143. *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957
144. *Polymorphus mutabilis* (Rudolphi, 1819)
145. *Procamallanus rebecae* Andrade-Salas, Pineda-López y García-Magaña, 1994
146. *Procamallanus* sp.
147. *Raillietnema kritscheri* Moravec, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1993
148. *Cystoopsis attractostei* Moravec y Salgado-Maldonado, 2002
149. *Paracapillaria teixeirafreitasi* (Caballero-Rodríguez, 1971)
150. *Cucullanus* sp.
151. *Mexiconema cichlasomae* Moravec, Vidal-Martínez y Salgado-Maldonado, 1992
152. *Goezia* sp.
153. *Thynnascaris* sp.

154. *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852)
155. *Cruzia* sp.
156. *Falcaustra* sp.
157. *Echinochasmus* sp.
158. Echinostomatinae gen. sp.
159. *Ascocotyle* sp.
160. Heterophyidae gen. sp.
161. *Genarchella astyanactis* (Watson, 1976)
162. *Bothriocephalus pearsei* Scholz, Vargas-Vázquez y Moravec, 1996
163. *Nomimoscolex* sp.
164. *Dendroterina pilherodiae* Mahon, 1956
165. Echinorhynchidae gen. sp.
166. *Neophilometroides caudatus* (Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995)
167. *Hysterothylacium cenotae* (Pearse, 1936)
168. *Pseudocapillaria yucatanensis* Moravec, Scholz y Vivas-Rodríguez, 1995
169. *Paracapillaria rhamdiae* Moravec, González-Solis y Vargas-Vázquez, 1995
170. *Capillostongyloides* sp.
171. *Monticellia ophisterni* Scholz, de Chambrier y Salgado-Maldonado, 2001
172. *Proteocephalus brooksi* García-Prieto, Rodríguez y Pérez-Ponce de León, 1996
173. *Parvitaenia ibisae* Schmidt y Bus, 1972
174. *Spinitectus mexicanus* Caspeta-Mandujano, Moravec y Salgado-Maldonado, 2000
175. *Cucullanus caballeroi* Petter, 1977
176. *Pseudocapillaria ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado y Jiménez-García, 2000
177. *Ascocotyle longa* Ransom, 1920
178. *Urocleidooides heteroancistrum* (Price y Bus-sing, 1968)
179. *Urocleidooides annops* Kritsky y Thatcher, 1974
180. *Anacanthocotyle anacanthocotyle* Kritsky y Fritts, 1970
181. *Gyrodactylus neotropicalis* Kritsky y Fritts, 1970
182. *Capillaria cichlasomae* Moravec, Scholz y Mendoza-Franco, 1995
183. *Physocephalus sexualatus* (Molin, 1860)
184. *Dollfusentis chandleri* Golvan, 1969
185. *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925)
186. *Porrocaecum* sp.
187. *Rhabdochona salgadoi* Caspeta-Mandujano y Moravec, 2000
188. *Spinitectus humbertoi* Caspeta-Mandujano y Moravec, 2000
189. *Atractis bravoae* (Osorio-Sarabia, 1984)
190. *Goezia nonipapillata* Osorio-Sarabia, 1982
191. *Margotrema guillerminae* Pérez-Ponce de León, 2001
192. *Salsuginus neotropicalis* Mendoza-Franco y Vidal-Martínez, 2001
193. *Ascocotyle megalcephala* Price, 1932
194. *Pygidiopsis pindoramensis* (Travassos, 1929)
195. *Megathylacoides lamothei* (García-Prieto, 1990)
196. *Echeneiobothrium* sp.
197. *Ascocotyle gemina* Font, Overstreet y Heard, 1984
198. *Ascocotyle ampullacea* Miller y Harkema, 1962
199. *Euhaplorchis californiensis* Martin, 1950
200. *Phocitrema ovale* Martin, 1950
201. *Cyclusteria capito* (Rudolphi, 1819)
202. *Clinostomum* sp.
203. *Brevimulticaecum* sp.
204. *Saccocoeiloides* sp.
205. Allocreadiidae gen. sp.
206. *Neochasmus ackerti* Watson, 1976
207. *Acanthostomum gnerii* Szidat, 1954
208. *Gussevía heterotilapiae* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
209. *Sciadicleithrum maculicaudae* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
210. *Sciadicleithrum nicaraguense* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
211. *Sciadicleithrum bicuense* Vidal-Martínez, Scholz y Aguirre-Macedo, 2001
212. *Actinocleidus fergusonii* Mizelle, 1938
213. *Spinitectus tabascoensis* Moravec, García-Magaña y Salgado-Maldonado, 2002
214. *Salsuginus* sp.
215. *Rhipidocotyle* sp.
216. *Atactorhynchus* sp.
217. *Bothriocephalus cuspidatus* Cooper, 1917
218. *Campechetrema herrerae* Lamothe-Argumedo, Salgado-Maldonado y Pineda-López, 1997
219. *Cotylurus* sp.
220. *Tetracotyle* sp.
221. *Spinitectus* sp.