
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

REGISTRO DEL SERVICIO SOCIAL
POR INVESTIGACIÓN

**Efecto de los parásitos helmintos alojados en el corazón del pez
vivíparo *Poeciliopsis infans* sobre rasgos de historia de vida.**

QUE PRESENTA EL ALUMNO (A)

Josselyn Ramírez Cruz

Matrícula: 2183073012

ASESORES

Interno: Ana María Rosales Torres

Externo: Omar Domínguez Castanedo


Omar D.C.

Ciudad de México.

Fecha 09 de junio de 2025

Resumen

Esta investigación reporta por primera vez el efecto de la carga parasitaria y las alteraciones anatómicas e histológicas asociadas a la infección por quistes de metacercaria del trematodo *Clinostomum sp.* alojados en el bulbo arterioso del pez vivíparo *Poeciliopsis infans*. Se estudiaron 30 hembras gestantes, 27 machos maduros y 30 juveniles de *Poeciliopsis infans*, midiendo su longitud, altura y peso para calcular su factor de condición corporal. Se extrajeron y pesaron gónadas, corazón y parásitos, evaluando la inversión reproductiva y la presencia de quistes de metacercaria. Además, se cuantificaron los parásitos en el corazón, se analizó la alimentación mediante el contenido estomacal, y se realizaron estudios histológicos en corazones parasitados y no parasitados. Se aplicaron análisis estadísticos como Kruskal-Wallis, regresiones y t-student para interpretar los datos, en donde se encontró una prevalencia parasitaria del 100% en hembras y juveniles, y del 72% en machos. Las hembras con mayor número de quistes presentaron una condición corporal más precaria, y ovarios más pesados. En contraste, los machos con mayor número de quistes presentaron mejor condición corporal y mayor intensidad alimentaria en comparación con las hembras. Curiosamente, se observó que los peces con testículos más pequeños también presentaron mayor número de quistes en el corazón. Finalmente, el bulbo arterioso de los individuos parasitados presentó hipertrofia general del órgano, registrándose un aumento en el grosor de las capas de tejido que lo conforman. Además, se observó la presencia de células del sistema inmune en los alrededores de los quistes, evidenciando la respuesta inflamatoria del hospedador.

Palabras clave: *Clinostomum sp.*, *Poeciliopsis infans*, quistes de metacercaria y respuesta inflamatoria.

Introducción

La “historia de vida” de los organismos contempla un conjunto de rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales que se expresan a lo largo de su ciclo de vida. Por ejemplo, la duración de cada estadio de desarrollo, la velocidad y tipo de crecimiento, edad de la primera madurez sexual, y la forma en la que se desarrolla la secuencia temporal de procesos como la reproducción y la migración. Las consecuencias se encuentran íntimamente relacionadas con el éxito biológico (contribución genética a las futuras generaciones) y que por tanto tienen implicaciones evolutivas (Stearns, 1992; Soler, 2002).

La “teoría de historia de vida” (Stearns, 1992) establece que los organismos vivos invierten su energía en tres actividades biológicas fundamentales: crecimiento, reproducción, y mantenimiento somático. Bajo condiciones de estrés (*e.g.* infecciones parasitarias; Bush *et al.*, 2001), esta teoría predice que los organismos pueden redireccionar su inversión energética hacia otros procesos con el fin de compensar los costos producidos por el estrés. Sin embargo, los cambios producidos por la reasignación de recursos generan compromisos que tienen correlaciones fenotípicas negativas para el crecimiento, la reproducción o el mantenimiento somático (Badii *et al.*, 2013; Soler, 2002).

Los costos fisiológicos producidos suelen derivarse directamente de la inversión de energía en los procesos reproductores, desviándose de funciones necesarias para el mantenimiento somático del organismo (Soler, 2002). En este contexto, Hagemayer *et al.* (2020) comprobaron las consecuencias que existen en la asignación de recursos maternos, generados por la “enfermedad de la mancha negra” (enfermedad causada por la infección externa del trematodo *Uvulifer sp.*). En este estudio, los autores demostraron que las hembras altamente parasitadas del pez vivíparo, *Poeciliopsis retropinna*, tuvieron costos derivados de la infestación por este trematodo, como menor cantidad de descendientes producidos, crías de menor tamaño al nacer y con una condición corporal menor en contraste con las de las hembras no infectadas. A pesar de estos claros efectos negativos para las hembras, es de esperarse que las infecciones por helmintos alojados en los órganos internos de los organismos (*e.g.* las gónadas) generan compromisos medibles más evidentes en la asignación

de recursos para la reproducción, el crecimiento o el mantenimiento somático (Hagmayer et al., 2020).

En este contexto, Dezfuli *et al.* (2005) documentaron el efecto que tiene la infección por metacercarias del trematodo *Ascocotyle pachycystis* alojadas en el corazón del pez *Cyprinodon variegatus*. Estos autores encontraron que como respuesta compensatoria a la infección, los tejidos cardíacos sufrieron hipertrofia derivada del bloqueo mecánico ocasionado por la presencia de los parásitos alojados en el bulbo arterioso. Los bloqueos mecánicos del sistema circulatorio traen como consecuencia los compromisos del sistema respiratorio al no lograr mantener el suministro de oxígeno a los tejidos corporales, la mortalidad producida por rendimiento cardíaco irregular, alcance metabólico más reducido, o el deterioro en el rendimiento natatorio (incrementando el riesgo de depredación, y limitando actividades como la reproducción, alimentación o la capacidad competitiva). Paralelamente, estos autores también encontraron efectos deletéreos para el funcionamiento de tejido cardíaco en los peces blancos *Coregonus clupeoides* infectados con el trematodo *Ichthyocotylurus erraticus*; tales como una respuesta inflamatoria exacerbada y el encapsulamiento tisular de los parásitos, comprometiendo la condición general del hospedero.

Las especies de peces vivíparas del género *Poeciliopsis* son sujetos de estudio ideales para evaluar los efectos que tiene la infección por parásitos metazoarios, en la condición corporal y/o fertilidad debido a que son peces con alto grado de matrotrofia (donde los nutrientes son transferidos por los tejidos maternos a los embriones mediante estructuras placentarias complejas durante la mayor parte de la gestación; Marsh-Matthews, 2011) y superfetación (gestación de múltiples grupos de embriones en diferente estadio de desarrollo; Zúñiga-Vega *et al.*, 2010). Esto significa que al ser peces con un intenso intercambio y suministro de nutrientes a sus embriones durante la mayor parte de la gestación (significando un alto compromiso para la madre), es posible cuantificar el efecto que tienen las infecciones parasitarias en la condición corporal de las madres gestantes y en los compromisos generados para su descendencia. Con base en lo anterior, esta investigación se centra en determinar los efectos de la infección en el corazón por metacercarias de los trematodos *Clinostomum sp.*

en la condición corporal y algunos rasgos reproductores del pez vivíparo *Poeciliopsis infans*. Además, este trabajo brinda una excelente oportunidad para describir histológicamente, los efectos tisulares en los corazones de estos peces derivados de la infección por estos trematodos.

Planteamiento y justificación

Las especies del género *Poeciliopsis* son peces vivíparos con placentas complejas mediante las cuales suministran la mayor cantidad de nutrientes a los embriones para su desarrollo posterior a la fertilización, con una reducida inversión pre-copulatoria realizada durante el proceso de ovogénesis (Marsh-Matthews *et al.*, 2005). Esto implica que exista un conflicto entre las madres y sus descendientes por los recursos fisiológicos obtenidos por las madres al alimentarse, ya que en las madres la selección natural opera hacia mantener un óptimo somático, mientras que en las crías, la selección opera para obtener mayor cantidad de nutrientes de la que la madre puede auspiciar (Zeh y Zeh, 2000). De este modo se crea un equilibrio dinámico entre los intereses de las madres y el de los descendientes sobre la asignación de recursos (Furness *et al.*, 2019). Sin embargo, la presencia de parásitos crea un conflicto adicional por los recursos de las madres y de los embriones, teniendo que asignar recursos para contener la infección parasitaria con costos y compromisos para el mantenimiento somático, reproducción, crecimiento o incluso, para la sobrevivencia de la madre o de sus descendientes en gestación. Por lo tanto, estudiar la relación parasito-hospedero, usando como sujeto de estudio a *Poeciliopsis infans* permite conocer el modo en el que los recursos energéticos son asignados en la triada parásito-hospedero-descendientes.

Objetivo general

Determinar el efecto de la infección por parásitos helmintos en el corazón del pez vivíparo *Poeciliopsis infans* sobre su condición corporal y algunos parámetros reproductores.

Objetivos particulares

1.- Identificar el grupo taxonómico al que pertenecen los parásitos alojados en el corazón de hembras gestantes y machos maduros de la especie *P. infans*.

2.- Determinar la relación entre la carga parasitaria que será utilizada como variable explicativa; y la (i) condición corporal de ambos sexos, y las (ii) variables reproductoras (peso de la gónada para ambos sexos), como variables de respuesta.

3.- Describir los cambios histológicos generados por la carga parasitaria en el corazón de los hospederos.

Marco teórico

Relación parásito hospedero

En la relación ecológica entre parásitos y hospederos, los parásitos dependen metabólicamente y evolutivamente de los hospederos, ya que entre ellos se establece un estrecho contacto biológico e intercambio macromolecular, que ocasiona acciones patógenas o modificaciones del equilibrio homeostático de los hospederos y de la respuesta adaptativa de su sistema inmunológico (Rodríguez *et al.*, 2014).

Existe una gran diversidad de formas en las que interactúan las especies de parásitos con sus diferentes hospederos; sin embargo, cada una de ellas tiene características particulares, dependiendo del tiempo, el grado de intimidad y los tipos de parásitos y hospederos involucrados. Los hospederos no suelen estar relacionados taxonómicamente con sus parásitos, ya que la mayoría de éstos suelen ser específicos para cada hospedero y solo infectan a una especie o un grupo de especies estrechamente relacionadas. Esto es debido a las complejas adaptaciones, que requiere el parásito para evolucionar con el fin de identificar, invadir y sobrevivir dentro de su hospedero, en un claro ejemplo de coevolución (Dezfuli *et al.*, 2005).

En general, entre parásito y hospedero se establece una carrera coevolutiva basada en la selección recíproca. Es decir, el parásito reduce la esperanza de vida o la fecundidad del hospedador intentando maximizar la explotación del mismo y, a su vez, los hospederos intentan minimizar la pérdida de eficacia biológica causada por el parásito. Esto lleva a lo que postula la “*Hipótesis de la Reina Roja*” (Van Valen, 1973), según la cual las especies implicadas en un proceso coevolutivo antagonista deben “correr” (evolutivamente) tan rápido

como puedan para evitar la extinción (Soler, 2002). Es decir, cada implicado en esta relación debe evolucionar estrategias que le permitan contrarrestar las evolucionadas por su antagonista para evitar su extinción.

Ciclo de vida de los parásitos metazoarios

El ciclo biológico de los parásitos es la forma o desarrollo de la existencia de los mismos, comprende por tanto todas sus etapas o estadios que comienza al producirse la multiplicación, desarrollo embrionario, huevos, ooquistes, estadios larvarios, madurez sexual, reproducción, permanencia en el hospedero, hasta el final de su vida (Pardo y Buitrago, 2005). Es decir, el ciclo biológico comprende el desarrollo completo del parásito desde el momento que es fecundado el óvulo o que éste se multiplica hasta su muerte fisiológica. Para poder vivir, los parásitos necesitan encontrarse en medios ecológicos adecuados (Pardo y Buitrago, 2005). Para ello, los ciclos de vida pueden desarrollarse de forma directa o indirecta, y son determinados por la necesidad o no, de la interpolación en dicho ciclo de los llamados hospederos intermediarios (HI) (Pardo y Buitrago, 2005).

- Ciclos de vida directa o monoxénicos, cuando el parásito requiere de un solo hospedero para completar todo su desarrollo siendo este el hospedero final o definitivo (HD) (Figura 1).

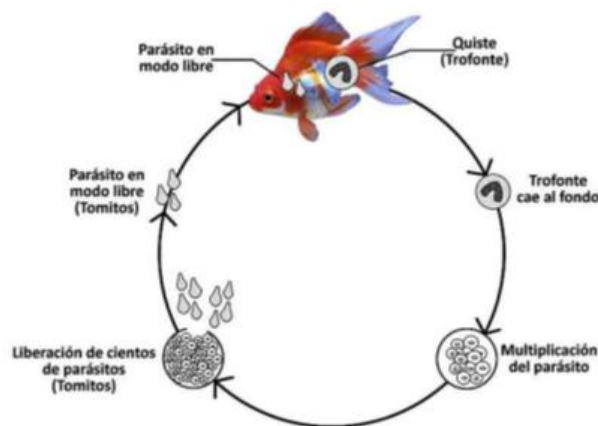


Figura 1. Representación del ciclo directo: La fase infestante se alcanza sin necesidad de un HI. Ciclo de vida del protozoo unicelular conocido como *Ichthyophthirius multifiliis* que causa el Ich o punto blanco (Mundo Goldfish, 2019).

- Ciclos de vida Indirectos o heteroxénicos, cuando el parásito necesita de dos o más hospederos para completar su ciclo de vida (Figura 2).

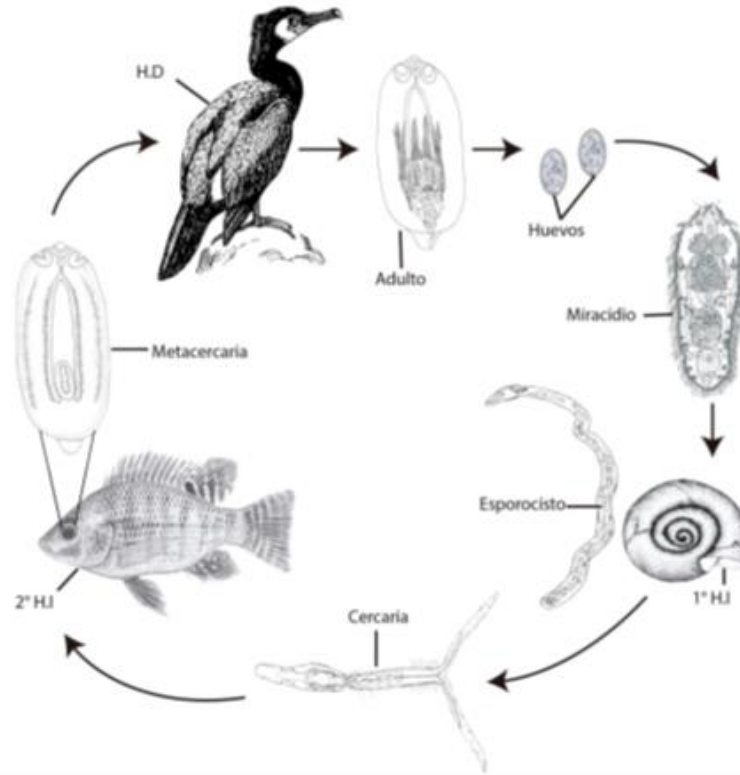


Figura 2. Representación del ciclo indirecto: La forma de dispersión no puede infestar directamente a un nuevo H.D. tiene que hacerse infestante en su HI. Ciclo de vida del trematodo *Austrodiplostomium impactum*.

HD. = Hospedero definitivo (cormorán o “pato buzo”); 1 HD = primer hospedero intermedio (caracol planorbido); 2 HI = segundo hospedero intermedio (cíclido). Esquema elaborado por: Alejandra López Jiménez (Pérez-Ponce de León, 2020).

Parásitos helmintos

Los helmintos integran a cuatro *phyla* que comprenden: Platyhelminthes (gusanos planos), Acanthocephala (cabeza espinosa), Nematoda (gusanos redondos) y Annelida (gusanos segmentados) (Guillén, 2010). Los parásitos helmintos son organismos metazoarios invertebrados multicelulares, con simetría bilateral-envoltura músculo cutánea (Universidad de Buenos Aires, 2019).

Los helmintos poseen sistema muscular, nervioso, excretor y reproductor rudimentario, pero en la mayoría de los casos soportan la digestión mientras el organismo se encuentra con vida,

aunque carecen de sistemas respiratorio, circulatorio, y de apéndices articulados. Es frecuente que los helmintos estén provistos de espinas, ganchos, placas cortantes o erosionar los tejidos del hospedero, las cuales suelen ser más compleja en la región de la boca (Pardo, 2005; Universidad de Buenos Aires, 2019). Se conoce que tienen metabolismo anaeróbico facultativo, por esta razón es que se considera común que tengan gran almacenamiento de lípidos y glucógeno (Pardo, 2005).

Los parásitos helmintos pueden poseer multiplicación de tipo sexual, aunque existen algunas excepciones que se reproducen por hermafroditismo o partenogénesis. Atendiendo al resultado de esta multiplicación se pueden encontrar helmintos con reproducción ovípara, ovovivípara y vivípara (Pardo y Buitrago, 2005; Pardo, 2005).

Tremátodos

En el grupo de los tremátodos, los cuales pertenecen a la Sub Clase Digenea son los más importante en Medicina Veterinaria, biológicamente se caracterizan por tener una fase asexual del ciclo biológico en moluscos, corrientemente en gasterópodos, y la sexual en vertebrados como peces, mamíferos y aves (Pardo, 2005).

Familia de peces vivíparos *Poeciliidae*

La familia *Poeciliidae* comprende 22 géneros y 180 especies válidas. Son conocidos comúnmente como guayacones, topotes, espadas, guppys y mollys (Ponce de León, 2022). Estos peces son uno de los grupos más diversos y abundantes en sistemas dulceacuícolas de América Central y Norte América. Este género está representado por 18 especies válidas para México, de éstas, el guatopote del Lerma (*Poeciliopsis infans*) es la única especie nativa de los cuerpos de agua del altiplano del centro de México (Ponce de León, 2022).

Las especies de *Poeciliidae* presentan dimorfismo sexual marcado, visible por la presencia del gonopodio (aleta anal modificada) en los machos (Ponce de León, 2022). Por otro lado las hembras son altamente fértiles, capaces de producir camadas sucesivas, debido a su capacidad para retener espermatozoides, sumado a esto algunas especies presentan

superfetación (dos o más camadas en diferentes estadios de desarrollo coexisten en una sola hembra simultáneamente) (Silva, 2016).

***Poeciliopsis infans* (Woolman)**

También conocido como Guatopote del Lerma, se encuentran en la vertiente del Pacífico, cuenca del río Lerma-Grande de Santiago, y altos tributarios de los ríos Ameca, Armería, Coahuayana y Balsas (aunque no es simpátrida con *Poeciliopsis balsas*); lagos interiores entre las cuencas de los ríos Lerma y Armería, Aguascalientes, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Zacatecas, vertiente del Atlántico, y cuenca del río Pánuco, en Querétaro (Miller, 2009).

Los machos poseen un gonopodio a manera de órgano intromitente, su madurez está dada por el desarrollo de la mancha gravídica (Ponce de León, 2022). Basados en los registros del trabajo de Miller (2009) y Ponce de León (2022) los juveniles tienen una longitud estándar de 7-13 mm, pero las hembras alcanzan un mayor peso total y longitud total que los machos. Las hembras tienen en promedio un periodo de gestación de 35 a 40 días, los ovocitos maduros miden 1.65 mm y se desarrollan de forma asincrónica. Bajo condiciones estables de fotoperiodo y temperatura se puede reproducir todo el año, teniendo un periodo reproductivo largo.

Esta especie se considera de amplia tolerancia ecológica, ya que habita lagos ríos, estanques, manantiales cálidos a calientes, zanjas, arroyos y canales, destacando que es el único pecílido que ha logrado acceder a la cuenca del río Lerma, donde existen 38 especies de la familia de peces vivíparos Goodeidae, (Miller, 2009). Aunque por lo regular prefiere corriente nula a ligera; agua clara a turbia o muy lodosa; sustrato de lodo, arcilla, arena, materia orgánica en descomposición, grava, rocas; vegetación a menudo ausente, algas verdes, jacinto de agua, y profundidad de hasta 0.6 m (las crías y juveniles forman cardúmenes a lo largo de la orilla); sin embargo, ciclo de vida está poco estudiado (Miller, 2009).

En cuanto a sus hábitos alimenticios, principalmente constituidos por detritus (44%), diatomeas perifíticas (37%) y de forma secundaria insectos terrestres (6%) y zooplancton

(10%). Se han establecido investigaciones respecto a las contribuciones dietéticas de *P. infans*, indicando que son similares en las poblaciones en el Lago de Cuitzeo, en el Embalse Guaracha y en el lago de Pátzcuaro (Ponce de León, 2022).

Corazón de los peces

Características anatómicas

El corazón de los peces está situado debajo de la faringe, detrás de las branquias. Cuenta con un sistema circulatorio lineal, llamado también de circuito simple, ya que pasa solo una vez por el corazón, y cerrada, porque no sale de los vasos, con una secuencia de cuatro cámaras, cuyas paredes contienen tejido miocárdico (Fonseca, 2016; Mancini, 2002).

Sherwood y Parsons (1981) describen el corazón de los peces típicos como un tubo sencillo formado por cuatro cámaras sucesivas. El corazón de un ave o un mamífero también tiene cuatro cámaras, pero éstas no corresponden a las que se encuentran en el vertebrado primitivo; más bien, se trata de una doble bomba, que en cada parte tiene dos cámaras. Los grandes cambios que se representaron en la historia del corazón tienen relación con el abandono de la respiración branquial a favor de la pulmonar.

El corazón de un pez “teórico” se encuentra constituido por las siguientes estructuras anatómicas (Figura 3): 1) seno venoso, que es una bolsa de pared delgada donde llega la sangre de las venas cardinales y hepáticas; 2) atrio (o aurícula), con paredes delgada y distensible; 3) ventrículo, que es la porción del corazón de pared más gruesas, que se encarga de la contracción, y 4) cono (o bulbo) arterioso, que es un tubo estrecho pero resistente que va hacia la aorta ventral, y a menudo posee varias válvulas (Sherwood y Parsons, 1981).

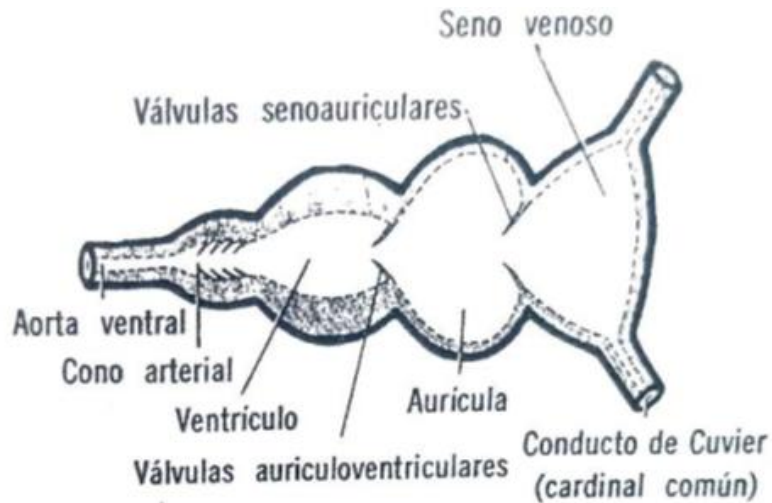


Figura 3. Representación esquemática de las cámaras cardíacas en un vertebrado primitivo teórico (Sherwood y Parsons, 1981).

Características histológicas

El corazón de los peces consta de tres capas de tejido: el epicardio, el miocardio y el endocardio. El epicardio externo consta de una sola capa de células epiteliales aplanadas, el mesotelio, sobre una fina capa de tejido conectivo, que se fusiona con el revestimiento de la cavidad pericárdica. El miocardio varía en espesor en diferentes partes del corazón. A diferencia del corazón de los mamíferos, el miocardio del teleosteo es capaz de regenerarse. El endocardio, homólogo a la túnica interna de los vasos sanguíneos, consiste en una capa unicelular gruesa (endotelio) que puede ser muy fagocítica en algunas especies. Todas las cámaras cardíacas del corazón de los peces están encerradas en un pericardio de tejido fibroso que se adhiere de forma variable a los tejidos circundantes, formando un espacio rígido alrededor del corazón. El espacio pericárdico está lleno de un líquido, un ultrafiltrado del plasma (Mokhtar, 2017).

Metodología

Para esta investigación fueron estudiadas 30 hembras gestantes, 27 machos maduros y 30 juveniles no diferenciados sexualmente de la especie *Poeciliopsis infans*, recolectados y conservados por el personal del Laboratorio de Ecología Evolutiva y Demografía Animal, de la Facultad de Ciencias de la UNAM, donde se realizaron algunas etapas de esta investigación.

Primero, los peces fueron medidos (longitud estándar y altura máxima del cuerpo) con un calibrador Vernier (± 0.01 cm) y pesados con una balanza analítica (± 0.0001 g) para obtener sus morfometrías. La condición corporal de los peces fue evaluada a partir del modelo matemático “Factor de condición” del siguiente modo (Ricker, 1975; Medina, 1979): $KM = (W / L^b \times H^c) \times 100$, donde: KM = Factor de condición múltiple, W = Peso (g), L = Longitud (cm), H = Altura máxima (cm), b = Coeficiente de regresión de longitud contra peso, c = Coeficiente de regresión de talla contra peso. Posteriormente, se extrajeron las gónadas, corazón y los parásitos a los peces, para obtener su peso seco (gónadas y masa somática de los peces). Para esto, los peces y sus gónadas fueron secados a 56°C por 24 horas.

Por otro lado, fue evaluada la inversión en reproducción a partir de la relación entre la masa de las gónadas y la masa total de las hembras a partir de la siguiente relación: *peso total de la hembra/peso de los ovarios**100. En los machos, fue evaluada la masa de sus testículos, tomando en cuenta el peso (*peso total del pez/peso de los testículos**100). Antes del secado de los peces, fueron obtenidos y cuantificados los parásitos alojados en el corazón. Los parásitos fueron identificados con base en Lambert (1969). La intensidad alimenticia se calculó basados en la relación entre el peso del contenido estomacal (tomando el peso del tracto digestivo lleno), y el peso total del individuo, de acuerdo con Zacharia (2017): *Intensidad alimenticia = (peso del contenido estomacal / peso del pez**10,000).

La prevalencia de quistes de metacercaria en el bulbo arterioso se determinó registrando el número de individuos infectados en cada grupo y se calculó el porcentaje de individuos infectados en relación con el total de individuos examinados. Además, se contabilizó el número de quistes presentes en el bulbo arterioso de cada individuo.

Finalmente, para conocer el efecto a nivel histológico de los parásitos en sus hospederos fueron procesados histológicamente los corazones de cuatro peces parasitados (2 hembras y 2 machos) y dos sin parásitos (una hembra y un macho). Los corazones fueron deshidratados en concentraciones crecientes de alcohol (80, 96 y 100%). Posteriormente, los tejidos fueron incluidos en parafina Paraplast plus®, con punto de fusión de 56°C, cortados a 6µm de grosor y teñidos con Hematoxilina-Eosina, basados en Aguilar-Morales, *et al.* (1996). La descripción y medición de estructuras histológicas fue hecha bajo los criterios de Mokhtar (2017).

Análisis estadísticos

Primero, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis para conocer si las diferencias en prevalencia parasitaria entre hembras, machos y juveniles fueron significativas. Después, se realizaron análisis de regresión lineal o regresión de Sperman, según fue apropiado, de acuerdo con los supuestos de normalidad para conocer la relación entre la carga parasitaria y (i) la condición corporal de hembras, machos y juveniles, (ii) intensidad alimenticia, (iii) masa de la gónada para ambos sexos. Además, se realizaron análisis de comparación de medias t-student para saber si existieron diferencias significativas entre la condición corporal, intensidad alimenticia, masa de las gónadas y morfometrías de los análisis histológicos entre los peces infectados y libres de parásitos. El nivel de significancia en todas las pruebas fue de $p < 0.05$.

Resultados

- **Prevalencia parasitaria en el bulbo arterioso de *P. infans***

La prevalencia de quistes de metacercaria en el bulbo arterioso de hembras y juveniles de *P. infans* fue del 100 %. En los machos, el 72.2% de individuos estuvo infectado. En las hembras, se contabilizaron 82.88 ± 67.5 quistes, con 15 como mínimo y 310 como máximo en los individuos analizados. En los machos se cuantificaron 70.5 ± 47.5 quistes, con 16 como mínimo y 247 como máximo. En los peces juveniles se contaron 53.9 ± 19.5 quistes en el bulbo arterioso, con 25 quistes como mínimo, y 96 como máximo. Las diferencias en la prevalencia parasitaria entre hembras, machos y juveniles no fueron significativas (Kruskal-Wallis, $H = 2.77$, $p = 0.250$).

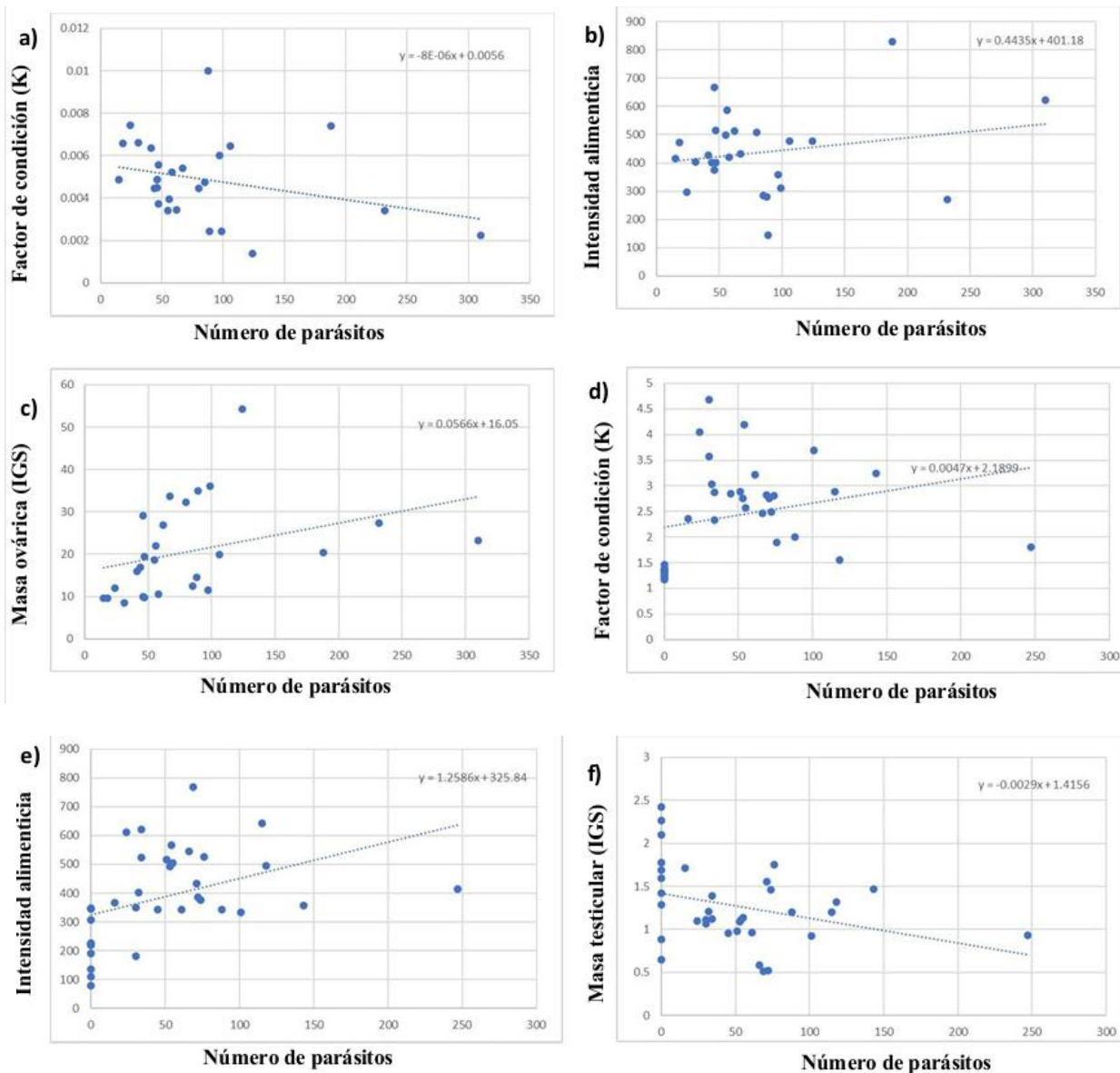
- **Efecto de la carga parasitaria en *P. infans***

Hembras. – Se encontró una correlación negativa ($r_s = -0.37$) entre la condición corporal y la abundancia de quistes de metacercarias en el bulbo arterioso con una significancia marginal ($p = 0.06$), sugiriendo que a mayor cantidad de parásitos, es menor la condición corporal de los peces (**Figura 4a**). Asimismo, se documentó una correlación positiva entre la intensidad alimenticia y la abundancia de quistes ($r_s = 0.01$). Sin embargo, esta correlación no fue significativa ($p = 0.933$) (**Figura 4b**). Por otro lado, se demostró una correlación positiva altamente significativa ($r_s = 0.62$, $p < 0.001$) entre la masa del ovario y el número de quistes de metacercarias en el bulbo arterioso (**Figura 4c**), por lo que las hembras con mayor número de quistes en el corazón, tuvieron los ovarios más pesados.

Machos. – Se demostró una correlación positiva significativa entre la condición corporal ($r_s = 0.48$, $p < 0.05$; **Figura 4d**) e intensidad alimenticia ($r_s = 0.55$, $p < 0.001$; **Figura 4e**) con la abundancia de quistes de metacercaria. Por lo tanto, los peces con mayor carga parasitaria tuvieron mejor condición corporal y se alimentaron más que los que albergaron menor carga parasitaria. Por otro lado, se encontró una correlación negativa entre la masa de los testículos y la cantidad de parásitos, con significancia marginal ($r_s = -0.31$, $p = 0.06$; **Figura 4f**). Por otro lado, los machos libres de parásitos presentaron un valor promedio significativamente

(*t*-test, $t=6.51$, $p<0.001$) más bajo de condición corporal (1.31 ± 0.08) en comparación con los peces infectados (2.87 ± 0.74). Asimismo, los peces sin parásitos, registraron significativamente menor (*t*-test, $t=5.30$, $p<0.001$) intensidad alimenticia (218.32 ± 94.15) que los peces parasitados (457.40 ± 128.85). Interesantemente, los peces parasitados registraron testículos con significativamente (*t*-test, $t = 3.11$, $p < 0.05$) menor masa (1.13 ± 0.31) en comparación con los peces no parasitados (1.60 ± 0.57).

Peces juveniles. – Se encontró una correlación negativa entre el factor de condición ($r = -0.16$; **Figura 4g**), la intensidad alimenticia ($r = -0.23$; **Figura 4h**) y la abundancia de quistes en el bulbo arterioso, sin embargo, éstas no fueron significativa ($p = 0.409$, $p = 0.245$).



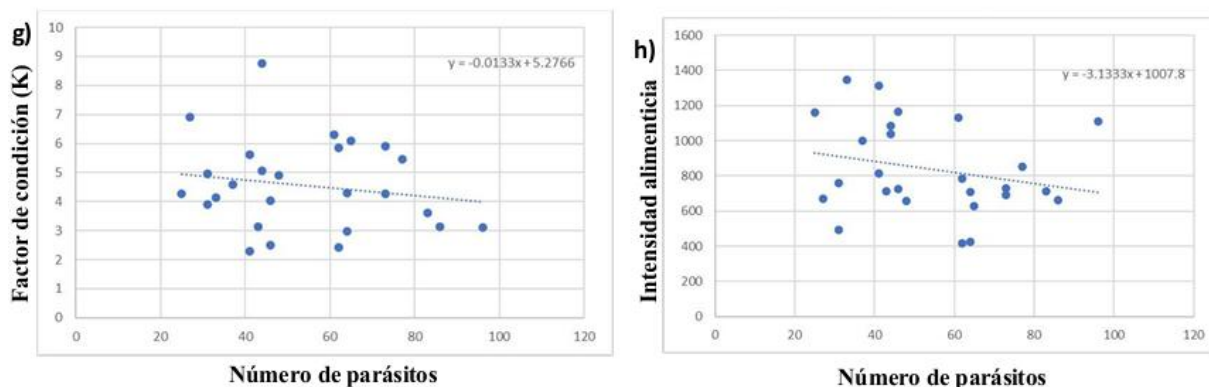


Figura 4. Características de la historia de vida de *Poeciliopsis infans* en relación con la carga parasitaria de quistes de metacercaria en el bulbo arterioso. **a)** Relación entre la carga parasitaria (número de quistes de metacercaria en el bulbo arterioso) y la condición corporal (Factor de condición) en hembras. Se observa una relación negativa ($r_s = -0.37$) con una significancia marginal ($p = 0.06$), donde a medida que aumenta la carga parasitaria, disminuye el factor de condición corporal. **b)** Relación entre el número de quistes y la intensidad alimenticia en hembras, presentando una correlación positiva ($r_s = 0.01$), no significativa ($p = 0.933$). **c)** Relación entre el número de quistes y la masa del ovario, se observa una correlación positiva significativa ($r_s = 0.62$, $p < 0.001$). **d)** Relación entre el número de quistes y factor de condición en machos. **e)** Relación entre el número de quistes y la intensidad alimenticia en machos. **f)** Relación el número de quistes y la masa de los testículos (IGS). Se observa una correlación negativa con significancia marginal ($r_s = -0.31$, $p = 0.06$). **g)** Relación entre el número de quistes y factor de condición en juveniles. **h)** Relación entre la carga parasitaria e intensidad alimenticia.

- **Características anatómicas e histológicas del bulbo arterioso de *P. infans***

Características de bulbos arteriosos normales. -El bulbo arterioso de *Poeciliopsis infans* es una estructura tubular que se proyecta desde el ventrículo hasta la aorta ventral que, a su vez, conecta con las branquias. El bulbo arterioso se constituye por tres capas de tejido (externa, media e interna; **Figura 5**) y registró un diámetro de $644.6 \pm 8.84 \mu\text{m}$. La capa externa se compone por una capa de células epiteliales con morfología escamosa, y una subcapa epitelial vascularizada constituida por tejido conjuntivo laxo. La capa media está compuesta por varias capas de tejido muscular liso dispuesto en una orientación transversal. La capa interna se compone por músculo liso orientado longitudinalmente y una capa delgada de células endoteliales simples, en contacto con el lumen central. Las tres capas de tejido juntas registraron un grosor de $4.93 \pm 0.83 \mu\text{m}$.

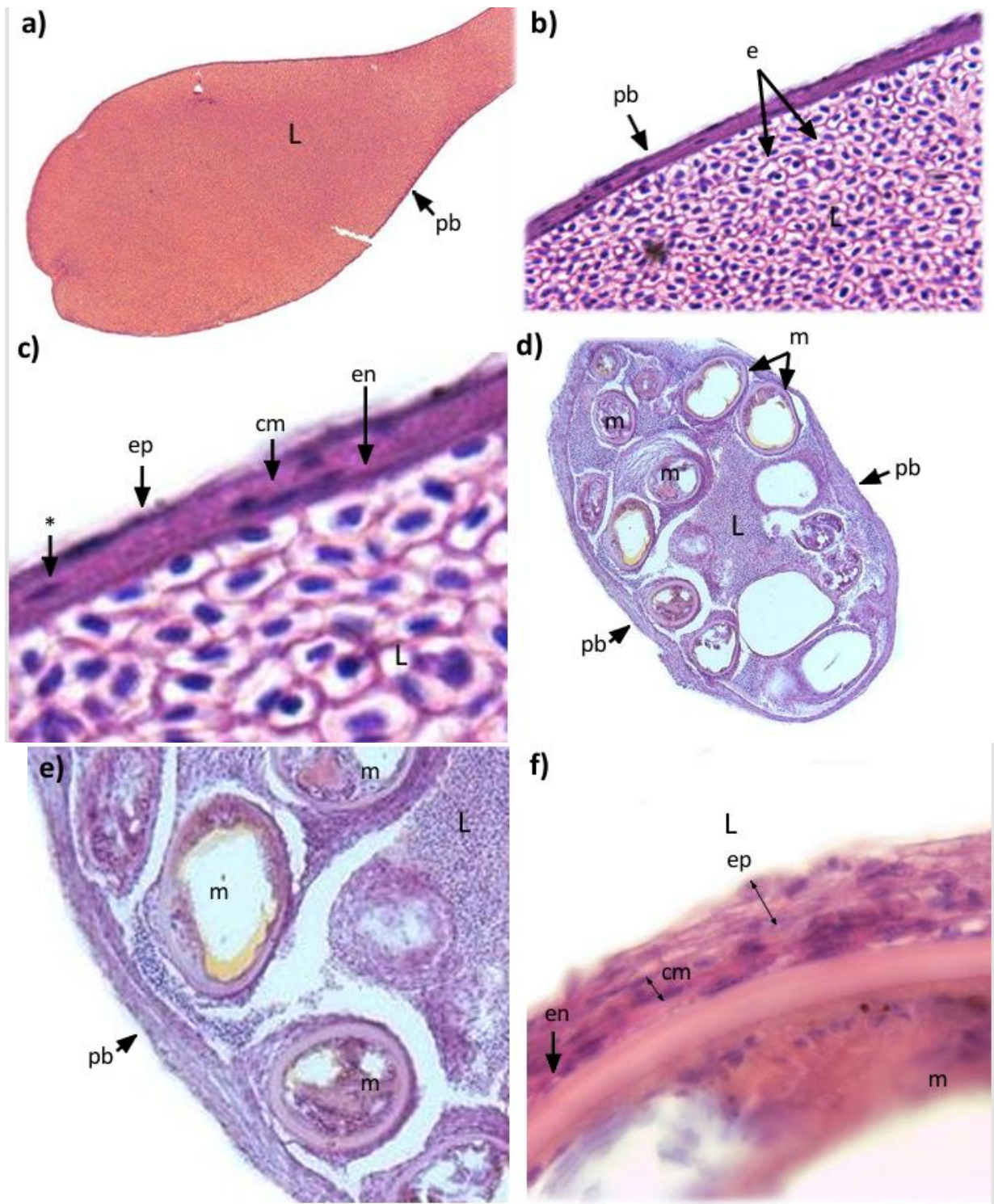
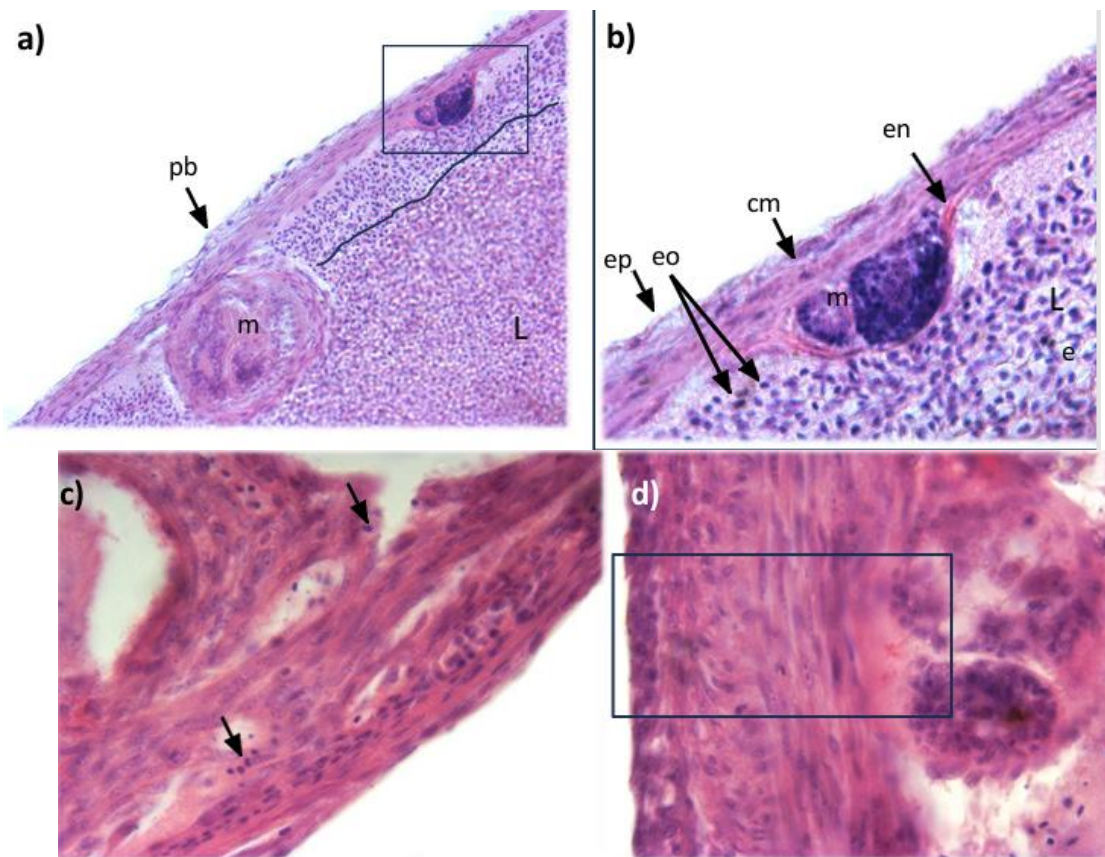


Figura 5. Bulbo arterioso de *P. infans*. **a)** Corte transversal que muestra la pared bulbar (pb) de un espécimen sano, y en el centro la luz del bulbo (L). **b)** Amplificación de la figura a. La sección muestra eritrocitos (e) que se encuentran hasta la luz del órgano (L), que están rodeados por la pared bulbar (pb). **c)** Acercamiento de la figura b. En la parte externa de la pared bulbar podemos observar el epicardio (ep), en la parte interna está el endotelio (en) que es la capa que está más cerca de la luz (L) del órgano. Entre el epicardio y el endotelio se pueden divisar células mesoteliales (cm) y lo que podría ser células de la respuesta inmune (*). **d)** Corte transversal que muestra la pared bulbar (pb) de un espécimen infectado, en donde se observan metacercarias

(m) enquistadas hacia la luz del bulbo arterioso (L). Se puede apreciar la distensión del tejido por la obstrucción en comparación con el bulbo arterioso sano de la figura a. e) Acercamiento de la figura d. en donde se observa engrosamiento de la pared bulbar (pb) por la distensión del tejido en las capas a causa de las metacercarias (m) enquistadas. f) Acercamiento de la figura e. que muestra células mesoteliales (cm) entre el epicardio (ep) y el endotelio (en) dichas cm están rodeando la metacercaria enquistada (m).

Características de bulbos arteriosos infectados. - En el caso del individuo infectado se observó la hipertrofia general del órgano, debido a la presencia de los quistes de metacercaria en el corazón, incrementando su tamaño a $765.7 \pm 3.32 \mu\text{m}$ de diámetro. Estas diferencias entre los bulbos arteriosos sanos e infectados fue significativa (*t-test*, $t = 22.20$, $p < 0.001$). Importantemente, se observó la hipertrofia de las capas que forman el bulbo arterioso ante la infección, registrando un grosor de $33.55 \pm 5.23 \mu\text{m}$. Estas diferencias observadas en el grosor de las capas que constituyen al bulbo arterioso fueron significativas (*t-test*, $t = 15.22$, $p < 0.001$) con respecto del órgano sano. Además, se observó que los quistes estaban rodeados por una capa gruesa de tejido conjuntivo laxo. Interesantemente, se observaron aglutinaciones de células del sistema inmune en las proximidades de los quistes, que se asocia con la respuesta del individuo a la infección de dichos parásitos (**Figura 5 y 6**).



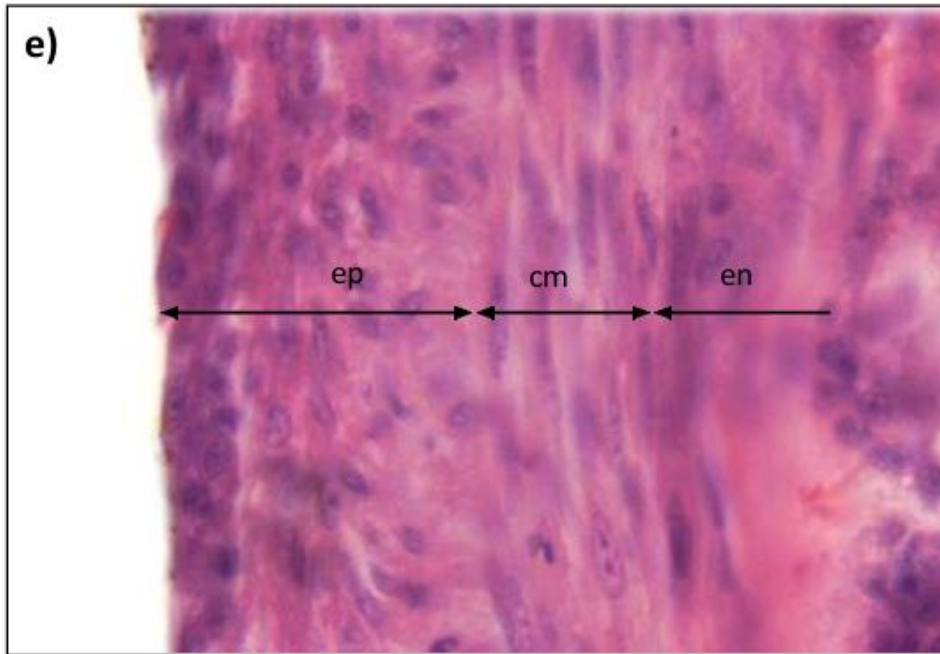


Figura 6. Ampliación de un corte transversal del bulbo arterioso de un individuo infectado por metacercarias de la especie *P. infans*. **a)** Acercamiento a la pared bulbar (pb) en donde se observa una metacercaria (m) enquistada de la pb hacia la luz (L) del bulbo. Además, se observa una metacercaria enmarcada en la parte superior derecha que presenta mayor tinción. **b)** Ampliación de la figura a. que muestra el epitelio (ep) distendido, una metacercaria rodeada de endotelio (en), presencia de células mesoteliales (cm) y eosinófilos (eo) que apunta a una respuesta inmune ante la infección por metacercarias. **c)** Tejido de un individuo infectado en donde se señalan células con una mayor proporción y aglutinación que son células mesoteliales de la respuesta inmune. **d)** Aproximación de la pared bulbar en donde se enmarca la evidente separación de las capas tisulares a causa de la distensión de las células. **e)** Ampliación de la figura d. en donde se observa la delimitación de las capas tisulares entre el epicardio (ep) y el endotelio (en) y la ampliación o distensión de la pared bulbar por la presencia de las células mesoteliales (cm) presentes a causa de la respuesta inmune para combatir la infección por metacercarias.

Discusión

En esta investigación se describió, por primera vez, el efecto de la carga parasitaria y las alteraciones anatómicas e histológicas asociadas a la infección por quistes de metacercaria del trematodo *Clinostomum sp.* alojados en el bulbo arterioso del pez vivíparo *Poeciliopsis infans*. Se documentó una prevalencia parasitaria del 100% en hembras y juveniles, y 72% en los machos. Se encontró que las hembras con mayor número de quistes tuvieron condición corporal más precaria, pero ovarios más pesados. En contraste, los machos con más quistes tuvieron una mejor condición corporal, e intensidad alimenticia superior. Interesantemente, también se observó la tendencia de que los peces con testículos más pequeños también tuvieron mayor cantidad de quistes en su corazón. Finalmente, los bulbos arteriosos de

individuos parasitados presentaron la hipertrofia general del órgano, registrando el incremento de grosor en las capas tisulares que lo forman. Además, se observó la presencia de células del sistema inmune en las proximidades de los quistes, evidenciando la respuesta inflamatoria del hospedero.

La teoría de la historia de vida predice que, cuando una mayor inversión energética en un componente de aptitud individual causa una menor inversión en otro, pueden ocurrir compensaciones que generen un desbalance en el uso de energía de los individuos. En este trabajo se documentó que las hembras con mayor carga parasitaria, tuvieron menor condición corporal. Esto puede sugerir que las hembras, al tener gastos energéticos adicionales producidos por los parásitos alojados, priorizan su inversión energética en la reproducción, en detrimento de su mantenimiento somático, probablemente comprometiendo la inversión en el sistema inmune, permitiendo mayor carga parasitaria (Martínez-Porchas *et al.*, 2009; Albery *et al.*, 2020). Un caso similar fue documentado en *P. retropinna*, donde las hembras con mayor cantidad de trematodos del género *Uvulifer sp.* también tuvieron una condición somática más precaria (Hagmayer *et al.*, 2020). Sin embargo, estos autores también documentaron que las hembras con peor condición corporal tuvieron ovocitos y embriones de mayor tamaño, revelando que estas hembras altamente parasitadas direccionaron su inversión energética a la reproducción (y gestación) y, por lo tanto, su éxito biológico. *Poeciliopsis* es un género de peces vivíparos altamente matrotroáficos, con incubación embrionaria intrafolicular, en la cual las células foliculares funcionan como placenta durante la mayor parte del desarrollo embrionario, ya que su provisión de vitelo es mínima, generando altos costos energéticos para las madres, permitiéndonos detectar estos compromisos con mayor claridad que en especies lecitotroficas (Rodríguez Cázares, 2008; Sancho Martínez, 2018).

Por otro lado, los machos analizados con mayor cantidad de parásitos tuvieron mejor condición corporal, pero testículos más pequeños. El tamaño de los testículos se encuentra asociado con el éxito reproductivo de los individuos, ya que gónadas más grandes permiten la producción y almacenamiento de mayor cantidad de espermatozoides (Carrillo Estévez, 2009). En este contexto, Domínguez-Castanedo *et al.* (2024) encontraron un patrón inverso en el mismo sujeto de estudio (machos con mayor carga parasitaria tuvieron peor condición

somática, pero gónadas más grandes), en un evidente ejemplo de inversión dirigida a la reproducción, a costa de la condición somática, como se documentó aquí en las hembras. La relación entre el tamaño de las gónadas, y el éxito reproductivo es compleja. Por ejemplo, ha sido documentado que los peces de poblaciones en las que existe mayor competencia intra-sexual destinan más recursos a la reproducción, en detrimento de su condición somática, comprometiendo sus defensas contra la infección (Norris y Evans, 2000; Montgomerie y Fitzpatrick, 2009; Martínez-Porchas *et al.*, 2009; Neggazi *et al.*, 2016; Rödel *et al.*, 2016; Krams *et al.*, 2017), permitiendo alojar una mayor carga parasitaria (Festa-Bianchet, 1989; Cizauskas *et al.*, 2015). Entonces, ¿por qué en este trabajo se encontró un patrón inverso en la misma especie? Una posible hipótesis puede estar relacionada con una menor competencia intra-sexual en las poblaciones de los peces colectados para esta investigación. De este modo, la inversión hacia la reproducción podría ser menor, permitiendo la dirección energética hacia su mantenimiento somático, y con ello, una infección con menores efectos deletéreos cuantificables (Montgomerie y Fitzpatrick, 2009; Neggazi *et al.*, 2016; Rödel *et al.*, 2016).

Además, es importante considerar que en esta investigación solo se consideró el efecto de la infección por metacercarias de trematodos *Clinostomum sp.* enquistadas en el corazón de los peces, para los resultados estadísticos, sin considerar la presencia de otros posibles parásitos, o su estadio de desarrollo (*e.g.* metacercarias activas; Domínguez-Castanedo *et al.*, 2024), lo cual podría explicar estas diferencias en los resultados encontrados. Adicionalmente, en este trabajo reportamos que los peces con mejor condición somática (y más parasitados) también tuvieron una mayor intensidad alimenticia. Esto es interesante, ya que existen trabajos que han demostrado que los peces con mayor carga parasitaria destinan más tiempo a su alimentación como un modo de compensar el gasto producido por la infección (Villar-Torres *et al.*, 2023). Asimismo, los peces de poblaciones con menor competencia intra-sexual también pueden dedicar más tiempo a su alimentación (sin embargo, también se ha documentado que algunos individuos en vez de incrementar su intensidad alimenticia, se vuelven selectivos hacia alimentos más nutritivos, lo que podría explicar las diferencias en intensidad alimenticia entre machos y hembras; Aguirre, 2012). Estos son solo algunos factores que podrían estar asociados con el patrón encontrado en los machos de esta investigación; sin embargo, se requiere más estudios para comprobarlo.

El caso de los peces juveniles es particularmente interesante, ya que se encontró un patrón de prevalencia parasitaria similar al de las hembras (todos los ejemplares juveniles y hembras adultas estuvieron infectados con metacercarias de *Clinostomum sp.* en el corazón; pero no todos los machos). Ha sido bien documentado que la prevalencia de parásitos en los peces aumenta con la edad y el tamaño (Iyaji *et al.*, 2009; Wunderlich *et al.*, 2021). Sin embargo, existen otros factores involucrados, ya que también ha sido reportado que peces adultos pueden desplegar mejores defensas inmunitarias (Wunderlich *et al.*, 2021) y expresar diferentes comportamientos que pueden exponerlos diferencialmente a la infección en función de su edad y sexo (Villar-Torres *et al.*, 2023). En el caso de los peces juveniles, es posible asumir que su energía sea destinada al crecimiento y mantenimiento somático, ya que no han madurado sexualmente (Stearns, 1994). Entonces, ¿por qué la tendencia en el uso de energía de los peces juveniles fue similar al de las hembras maduras y contraria a la registrada en los machos? Es posible sugerir que los peces adultos invierten más energía en el mantenimiento somático, permitiendo una mejor respuesta inmune ante la infección (Wunderlich *et al.*, 2021), que puede disminuir en el caso de las hembras debido a su inversión en la reproducción (Hagmayer *et al.*, 2020; este trabajo). De este modo, los juveniles permitirían alojar una mayor carga parasitaria debido a que su respuesta inmune es menor o presentan hábitos alimenticios y conductuales que los exponen de manera diferente a la de los adultos.

Finalmente, en este trabajo también se describieron los cambios tisulares del bulbo arterioso de *P. infans* (e.g. hipertrofia) producidos por la presencia de los quistes de metacercaria. Coleman (1993) describió que los quistes de trematodo (en su caso del parásito *Ascocotyle pachycystis*) llegan a obstruir el flujo sanguíneo normal del bulbo arterioso, ocasionando su distensión como respuesta a la obstrucción durante las contracciones ventriculares, explicando la hipertrofia tisular. Sin embargo, aunque un bulbo arterioso hipertrofiado puede compensar, hasta cierto punto, el bloqueo mediante el incremento en la mayor fuerza contráctil, una mayor resistencia al flujo sanguíneo, combinado con una menor actividad muscular, implica una menor eficiencia del transporte de oxígeno a los tejidos, como se ha documentado bajo condiciones demandantes (e.g. estrés térmico; Coleman, 1993) que limita la sobrevivencia o se incrementa el riesgo de ser depredados (Smírnov, 2007; Sogandares-Bernal *et al.*, 1964). En los bulbos arteriosos también se observó la aglutinación de células

del sistema inmune en las proximidades a los quistes de metacercaria. Se sabe que la principal respuesta inmune ante los parásitos metazoarios son los eosinófilos (Grencis, 1997; Chauvin, Moreau y Boulard 2001; Klion y Nutman 2017), y ha sido reportado que esta respuesta inmunológica es de las más costosas energéticamente (Porter *et al.*, 2018), lo cual podría estar relacionada con la limitación para mantener la condición corporal o la reproducción, según sea el caso.

Conclusiones

Esta investigación demostró que la carga de quistes de metacercaria del trematodo *Clinostomum sp.* tuvo un impacto medible en la condición corporal y los parámetros reproductivos de *Poeciliopsis infans*. Las hembras maduras y los peces juveniles tuvieron un 100% de prevalencia probablemente asociada con *i*) con mayor inversión dirigida a la reproducción/gestación de las hembras maduras, con el consecuente compromiso para el sistema inmune; y *ii*) menor capacidad de protección del sistema inmune en los organismos jóvenes y probables diferencias conductuales que incrementan el riesgo de infección en comparación con los peces adultos. Por otro lado, los machos adultos infectados con más quistes de metacercaria tuvieron testículos más pequeños, pero mejor condición corporal, probablemente debido a una menor competencia intra-sexual en las poblaciones de los peces más infectados. De este modo, la inversión hacia la reproducción podría ser menor, permitiendo la dirección energética hacia su mantenimiento somático.

Las alteraciones anatómicas e histológicas en el bulbo arterioso, indican una respuesta funcional a la obstrucción del flujo sanguíneo causada por los quistes. Esta respuesta incluye la hipertrofia tisular, aunque puede ayudar a compensar el bloqueo, también aumenta la demanda del sistema respiratorio, lo que podría limitar la supervivencia de los peces bajo condiciones estresantes. La presencia de células del sistema inmune cerca de los quistes sugiere una respuesta inflamatoria activa, lo que implica que la carga parasitaria no solo afecta la condición física y reproductiva, sino que también implica un costo energético significativo para el sistema inmunológico, como sugieren los resultados de las hembras maduras y peces juveniles antes mencionados. Es necesario resaltar que esta investigación

representa el punto de partida para profundizar en los efectos de los parásitos helmintos en los peces que son usados como hospederos intermediarios.

Bibliografía

- Aguilar-Morales, M., Coutiño, B. B., & Rosales, S. P. (1996). Manual general de técnicas histológicas y citoquímicas. Facultad de Ciencias, México: UNAM.
- Albery, G. F., Watt, A. K., Keith, R., et al. (2020). Reproduction has different costs for immunity and parasitism in a wild mammal. *Functional Ecology*, 34, 229–239. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13475>
- Badii, M., Rodríguez, H., Ochoa, Y., Cerna, E., Landeros, J., & Valenzuela, J. (2013). Estrategias de historia de vida. *Daena: International Journal of Good Conscience*. [http://www.spentamexico.org/v8-n1/A9.8\(1\)94-102.pdf](http://www.spentamexico.org/v8-n1/A9.8(1)94-102.pdf)
- Bush, B., et al. (2001). Parasitismo: La diversidad y ecología de los parásitos animales. Universidad Albert O.
- Carrillo Estévez, M. A. (2009). La reproducción de los peces: aspectos básicos y sus aplicaciones en acuicultura. *Fundación Observatorio Español de Acuicultura*. https://www.observatorio-acuicultura.es/sites/default/files/imagenes/adjuntos/libros/reproduccion_en_peces_obr_a_completa_web.pdf
- Chauvin, A., Moreau, E., & Boulard, C. (2001). Responses of *Fasciola hepatica* infected sheep to various infection levels. *Veterinary Research*, 32(1), 87–92. <https://doi.org/10.1051/vetres:2001113>
- Cizauskas, C. A., Turner, W. C., Pitts, N., & Getz, W. M. (2015). Seasonal patterns of hormones, macroparasites, and microparasites in wild African ungulates: The interplay among stress, reproduction, and disease. *PLoS One*, 10, e0120800. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120800>
- Coleman, F. C. (1993). Morphological and physiological consequences of parasites encysted in the bulbus arteriosus of an estuarine fish, the sheepshead

minnow, *Cyprinodon variegatus*. Department of Biological Sciences, Florida State University.

- Dezfuli, B., Giari, L., Simoni, E., Shinn, A., Manera, M., & Bosi, G. (2005). Histopathology, ultrastructure, and immunohistochemistry of *Coregonus lavaretus* hearts naturally infected with *Ichthyocotylurus erraticus* (trematoda). Department of Biology, University of Ferrara.
- Domínguez-Castanedo, O., Gaspar-Navarro, J., & Zúñiga-Vega, J. J. (2024). Does the infestation by trematode parasites influence trade-offs between somatic condition and male reproductive traits in a viviparous fish? *Journal of Fish Diseases*. <https://www.researchgate.net/publication/385907485>
- Festa-Bianchet, M. (1989). Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Animal Ecology*, 58, 785–795. <https://doi.org/10.2307/5124>
- Fonseca, J. (2016). Sistema circulatorio de los peces. Revista digital sobre animales, mascotas, naturaleza, ciencia y biología. <https://animalesbiologia.com/peces/anatomia-fisiologia/sistema-circulatorio-de-los-peces#sistema-circulatorio-de-los-peces-corazon-y-arterias>
- Furness, A. I., Pollux, B., Meredith, W. R., Springe, S. M., & Reznik, N. D. (2019). How conflict shapes evolution in poeciliid fishes. *Nature*, 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11307-5>
- Grencis, R. K. (1997). Th2-mediated host protective immunity to intestinal nematode infections. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352(1359), 1377–1384. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0123>
- Guillén, S. (2010). Biodiversidad de helmintos en Yucatán. En Dúran, R., & Méndez, M. (Eds.), *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán* (pp. 209–212).
- Hagmayer, A., Fumess, A., & Pollux, B. (2020). La infestación de parásitos influye en la historia de vida, pero no en el comportamiento de audacia en los peces vivos placentarios. *Revista de Ecología y Parasitología*, 14 pp.
- Illán Aguirre, G. (2012). Descripción y caracterización epidemiológica de la parasitofauna de peces ciprínidos de la cuenca alta y media del río Duero [Tesis doctoral]. Universidad de

Zaragoza. <https://www.atlas.itacyl.es/documents/20143/235841/TESIS+GONZALO+ILLAN+AGUIRRE.pdf/e3978fc2-a08d-dfac-ec49-55a754c2cbcc?t=1674640064646>

- Iyaji, F. O., Etim, L., & Eyo, J. E. (2009). Parasite assemblages in fish hosts. En *Department of Zoology*, University of Nigeria, Nsukka (pp. 561–570).
- Klion, A. D., & Nutman, T. B. (2017). The role of eosinophils in host defense against helminth parasites. *Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 13(30–37). <https://doi.org/10.1016/j.jaci.2003.10.050>
- Krams, I., Rumvolt, K., Saks, L., et al. (2017). Reproduction compromises adaptive immunity in a cyprinid fish. *Ecological Research*, 32(559–566). <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1467-y>
- Lambert, R.A. (1969). Parasitology: identification of helminths [Informe]. Universidad de Illinois en Urbana-Champaign.
- Mancini, M. (2002). Cursos introducción a la producción animal y producción animal I [Documento]. FAV UNRC. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_peces/piscicultura/07-introduccion_biologia_peces.pdf
- Marsh-Matthews, E. (2011). Matrotrophy. En J. P. Evans, A. Pilastro, & I. Schlupp (Eds.), *Ecology and evolution of poeciliid fishes* (pp. 18–27). Chicago: The University of Chicago Press.
- Martínez-Porchas, M., Martínez-Córdova, L. R., & Ramos-Enríquez, R. (2009). Dinámica del crecimiento de peces y crustáceos. *Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C.* Carretera a la Victoria, Km 0.6, Hermosillo, Sonora. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_peces/piscicultura/121-crecimiento.pdf
- Miller, R. R. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. Universidad de Chicago. <http://ciclidos-mexico.com/Biblioteca/PecesDulceacuicolasDeMexico/PecesDulceacuicolasDeMexico.pdf>
- Mokhtar, D. (2017). *Fish histology: from cells to organs* (pp. 83–86).

- Montgomerie, R., & Fitzpatrick, J. L. (2009). Testes, sperm and sperm competition. En B. G. M. Jamieson (Ed.), *Reproductive biology and physiology of fishes B (Agnosthans and bony fishes)* (pp. 1–53). New York: Science Publishers.
- Mundo Goldfish. (2019). Ich o punto blanco. <https://goldfishmx.wixsite.com/goldfishmexico/post/ich-o-punto-blanco>
- Neggazi, S. A., Noreikiene, K., Öst, M., & Jaatinen, K. (2016). Reproductive investment is connected to innate immunity in a long-lived animal. *Oecologia*, 182, 347–356. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3657-7>
- Norris, K., & Evans, M. R. (2000). Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology*, 11(1), 19–26. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.19>
- Pardo, E., & Buitrago, M. (2005). *Parasitología veterinaria I*. Universidad Nacional Agraria, Facultad de Ciencia Animal.
- Pardo, E. (2005). *Parasitología veterinaria II* (59 pp.). Universidad Nacional Agraria, Facultad de Ciencia Animal.
- Pérez-Ponce de León, G. (2020). Los parásitos en el estudio de la biodiversidad: ¿héroes o villanos? Escuela Nacional de Estudios Superiores Mérida (ENES-Mérida), UNAM. <https://scme.mx/los-parasitos-en-el-estudio-de-la-biodiversidad-heroes-o-villanos/>
- Ponce de León, C. (2022). *Biología reproductiva del Guapote del Lerma Poeciliopsis infans (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) en el Lago de Zacapu, Michoacán, México*. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. https://ruffordorg.s3.amazonaws.com/media/project_reports/29446-1_Bachelor_Thesis_Spanish.pdf
- Porter, L., Toepfner, N., Bashant, K. R., et al. (2018). Metabolic profiling of human eosinophils. *Frontiers in Immunology*, 9, 1404. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2018.01404>
- Rödel, H. G., Zapka, M., Stefanski, V., & von Holst, D. (2016). Reproductive effort alters immune parameters measured postpartum in European rabbits under semi-natural conditions. *Functional Ecology*, 30(12), 1800–1809. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12663>

- Rodríguez Cázares, D. G. (2008). *Hábitos alimentarios de Poeciliopsis fasciata (Meek, 1904) y Poeciliopsis gracilis (Heckel, 1948) en la porción oaxaqueña de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán* (Tesis para obtener el grado de maestro en ciencias). Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Regional Unidad Oaxaca.
- Rodríguez J., Pedroso M., Olivares J., Sánchez Y., & Arece J. (2014). La interacción hospedero-parásito: una visión evolutiva. *Revista Salud Animal*. [http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0253-570X2014000100001#:~:text=Cuando%20hablamos%20de%20la%20relaci%C3%B3n,del%20par%C3%A1sito%20involucrado%20\(3\)](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0253-570X2014000100001#:~:text=Cuando%20hablamos%20de%20la%20relaci%C3%B3n,del%20par%C3%A1sito%20involucrado%20(3))
- Sancho Martínez, C. (2018). *Desarrollo embrionario en peces dulceacuícolas de la familia Poeciliidae: estrategias de conservación*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Sherwood, A., & Parsons, T. (1981). *Anatomía comparada*. Interamericana, pp. 299–300.
- Silva, J. (2016). *Biología reproductiva de Goodea atripinnis (Jordan, 1880) y Poeciliopsis infans (Woolman, 1894) en condiciones de cautiverio* (Tesis doctoral). Universidad Autónoma de Aguascalientes. 223 pp.
- Smírnov, R. (2007). Digenea (trematodes) in the cardiovascular system of tilapia (*Oreochromis* sp.). Central Fish Health Laboratory, Nir David, Israel.
- Sogandares-Bernal, F., & Lumsden R., Dick. (1964). El trematodo heterófito *Ascocotyle* spp.: leighi Burton, 1956 desde los corazones de determinados peces poecílidos y ciprindondos. Departamento de Zoología, Universidad de Tulane, Nueva Orleans; y Departamento de Biología, Universidad Rice, Houston.
- Soler, M. (2002). *Evolución: la base de la biología*. <https://evolucionuader.yolasite.com/resources/Lecturas>
- Stearns, S. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Universidad de Buenos Aires. (2019). Generalidades de helmintos y helmintos intestinales. Departamento de microbiología, parasitología e inmunología. <https://www.fmed.uba.ar/sites/default/files/2019-03/Seminario%206%20-%202019.pdf>

- Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1–30.
- Villar-Torres, M., Montero Francisco, E., Raga, J. A., & Repullés-Albelda, A. (2023). Effects of temperature and age on the swimming behaviour of a fish parasite, *Sparicotyle chrysophrii*. *Animal Behaviour*, 200, 159–166. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.03.017>
- Wunderlich, A., Simioni, W., Zica, E., & Siqueira, T. (2021). Experimental evidence that host choice by parasites is age-dependent in a fish-monogenean system. *Parasitology Research*, 121(1), 115–126. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00436-021-07356-9#:~:text=In%20contrast%2C%20old%20adults%20can,and%20Ben-Ami%202015>
- Zacharia, P. U. (2017). Trophic levels and methods for stomach content analysis of fishes. En: *Course Manual Summer School on Advanced Methods for Fish Stock Assessment and Fisheries Management*. Lecture Note Series, 2, pp. 278–288. Kochi: CMFRI.
- Zeh, D.W., & Zeh, J.A. (2000). Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis. *BioEssays*, 22(9), 938–946.
- Zúñiga-Vega, J.J., Macías-García, C., & Johnson, J.B. (2010). Hypotheses to explain the evolution of superfetation in viviparous fishes. En: *Viviparous Fishes II* (eds M.C. Uribe & H.J. Grier), pp. 241–254. Homestead: New Life Publications.