

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

PARA OBTENER EL GRADO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

**Nuevas localidades de *Echinocephalus* Molin, 1858 (Nematoda: Spirurida:
Gnathostomatidae) en México (Golfo de México y Océano Pacífico)**

PRESENTA

LARA BAUTISTA CYNTHIA

210237017

ASESOR

Dr. Roberto Javier Almeyda Artigas

La cosa más hermosa que podemos experimentar es el misterio.
Es la fuente de toda arte y toda ciencia.
Albert Einstein

La vida es una unión simbiótica y cooperativa que permite triunfar a
los que se asocian.
Lynn Margulís

Para Almeyda
Te estoy tejiendo un par de alas
se que te irás cuando las termine
pero no soporto verte sin volar.
Andrés Castuera-Mícher

DEDICATORIAS

A mis padres por su infinito amor

A mis hermanos por ser mis mejores cómplices

Al Dr. Roberto Javier Almeyda Artigas

A Manuel Parra Nava

A Jorge Gaspar Navarro

A mis amigos

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por todo su apoyo, confianza, esfuerzo, dedicación y sobre todo amor.

A mis hermanos por nunca déjame sola y apoyarme siempre, los amo.

Al Dr. Roberto Javier Almeyda por compartirme su pasión por la ciencia.

A Jorge Gaspar Navarro por sus consejos y cariño.

A Citlalli Chamorro García, Santiago Felipe Puch, Gabriel Naal Hernández, Nahúm Elías Orcio, Susana Herrera Rosas, Alejandro Pérez Nava y al profesor Luis Amado Ayala Pérez, por su amistad, apoyo y conocimiento para esta investigación.

A todas las personas que formaron parte en todo momento de este trabajo

RESUMEN

El género *Echinocephalus* Molin, 1858 (Nematoda: Spirurida: Gnathostomatidae) reportado en moluscos y peces de algunas localidades del Océano Pacífico y del Golfo de México representa un grupo de parásitos de interés científico debido a su importancia biológica, ecológica, biogeográfica, relación parasito-hospedero, filogenia y potenciales enfermedades parasitarias en humanos. El conocimiento de estos nemátodos aún es escaso, ya que existen problemas para estudiar a detalle la morfología de muchas especies debido a algunas peculiaridades biológicas que presentan. El objetivo de esta investigación es contribuir al conocimiento de su ciclo de vida, aportando nuevos registros de hospederos para el género, así como la caracterización morfológica de los nemátodos recuperados con el fin de proporcionar un criterio fiable para la identificación de especies. Para tal fin, se examinaron bivalvos, peces elasmobranquios y peces teleósteos de varias localidades en los estados de Campeche, Tabasco y Guerrero. Se extrajeron larvas de cuarto estadio de los mesenterios de los peces *Micropogonias undulatus* (nuevo registro), *Caranx latus* y *Acanthostracion quadricornis* (nuevo registro), del estómago del tiburón *Sphyrna lewini* (nuevo registro) y larvas y adultos de la válvula espiral de la raya *Himantura schmardae*, todos del estado de Campeche. El análisis morfológico respecto a los ganchos rudimentarios indica que el número de ganchos de la primera hilera separa a las especies que evolucionaron en el Viejo Mundo (dos) de las que lo hicieron en el Nuevo Mundo (tres); los dos ganchos de la segunda hilera se consideran un carácter ancestral del género, por lo que resulta inadecuada como criterio para su identificación. Lo anterior hace considerar al patrón de ganchos rudimentarios de la tercera hilera (generalmente con tres), especialmente los laterales, como un carácter fiable para la identificación de especies, ya que éstos varían de acuerdo a la especie. En el caso particular de todas las larvas obtenidas en este trabajo, presentaron una combinación de ganchos en la tercera hilera de 2-3-2 y 3-3-3, lo cual corresponde a *Echinocephalus* sp.1.

Palabras clave: *Echinocephalus* spp., larva de cuarto estadio, ciclo de vida, Campeche.

ÍNDICE

Agradecimientos	i
Dedicatorias	ii
Resumen	iii
Índice	iv
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS GENERAL	3
3. OBJETIVOS PARTICULARES	3
4. REVISIÓN DE LA LITERATURA	4
a. Clasificación taxonómica	4
b. Reporte de larvas y adultos de <i>Echinocephalus</i> spp.	5
i. En el mundo	5
ii. En el Continente Americano	8
c. Ciclo de vida	11
d. Caracteres morfológicos	13
5. METODOLOGÍA	16
a. Área de estudio	16
i. Golfo de México	16
1. Laguna de Términos, Campeche	16
2. Complejo lagunar El Carmen-Machona, Tabasco	17
ii. Océano Pacífico	18
1. Costa de Guerrero	18
b. Actividades de campo	19

i. Obtención de adultos	19
ii. Obtención de larvas	19
1. Observación directa	19
2. Digestión artificial	19
iii. Tratamiento de gusanos	20
iv. Parámetros ecológicos	20
c. Actividades de laboratorio	21
i. Caracterización	21
6. RESULTADOS	23
a. Golfo de México	23
1. Laguna de Términos, Campeche	23
1.1 Febrero	23
i. Larvas	23
1.2 Mayo	25
i. Adultos	25
ii. Larvas	26
2. Complejo Lagunar Carmen-Machona, Tabasco	29
b. Océano Pacífico	30
1. Costa de Guerrero	30
7. DISCUSIÓN	31
7.1 Isla Aguada, Laguna de Términos, Campeche	31
a. Campo	31
i. Ciclo de vida	31

b. Laboratorio	37
i. Morfología de los adultos	37
ii. Morfología de las larvas	38
7.2 Tabasco y Costa de Guerrero	39
8. CONCLUSIONES	42
9. LITERATURA CONSULTADA	43

1. INTRODUCCIÓN

Los helmintos son un grupo de invertebrados de interés científico, debido a su alto impacto en la salud pública y a las diversas historias evolutivas que algunos de sus miembros han seguido con el fin de adaptarse a la forma de vida parasitaria (Cárdenas-Callirgos & Iannaccone, 2008). De acuerdo con Anderson (1996) sólo alrededor del 12% de las especies de nemátodos conocidos de vertebrados se presentan en peces, por lo que el número relativo de géneros de estos hospederos aparentemente también refleja el número relativo de especies parasitadas.

Los nemátodos son uno de los grupos de helmintos parásitos que puede afectar a las poblaciones naturales de peces, son importantes agentes causales de enfermedades tanto en estado larval como adulto, ya que son capaces de infectar cualquier órgano de sus hospederos; así como causar varias enfermedades parasitarias en humanos (zoonosis) (González-Solís *et al.* 2009). Los géneros más importantes de nemátodos presentes en peces y también aquellos que son importantes para la salud pública son: *Anisakis*, *Pseudoterranova*; *Gnathostoma*; *Eustrongylides*; *Contracaecum*; *Phocascaris* e *Hysterothylacium* (Al-Zubaidy, 2011). Las especies del género *Echinocephalus* Molin, 1858 perteneciente al suborden Gnathostomatina, involucran en su ciclo de vida a peces teleósteos y moluscos, como ostras y abulones, que actúan como hospederos intermediarios.

Se ha demostrado que las larvas de este género son invasivas, ya que realizan migraciones viscerales en diferentes hospederos mamíferos como ratas, gatos y monos, por lo que la infección en humanos es potencial como ocurre con otros géneros pertenecientes a la familia Gnathostomatidae, como *Gnathostoma* Owen, 1836 cuyas

larvas causan lesiones gástricas y granulomatosas en los humanos por la ingesta accidental (Cheng, 1978; Hoberg *et al.* 1998; Ko *et al.* 1975).

Por otra parte, existen problemas para estudiar a detalle la morfología de este género por microscopia de luz, ya que a menudo las descripciones de muchas especies son inadecuadas o erróneas debido a algunas peculiaridades biológicas que presenta, tales como el desarrollo prematuro en el hospedero intermediario o el alto grado de variabilidad morfológica intraespecífica; además, la mayoría de espiurinos de peces sigue siendo poco conocida y la clasificación de este grupo de parásitos suele ser difícil y poco satisfactoria (Moravec, 2007).

En México se ha reportado el género *Echinocephalus* en peces y moluscos en algunas localidades del Pacífico y Golfo, sin embargo, el conocimiento de la biología de este nematodo aun es escaso; por tal motivo es impórtate generar información que aporte datos al ciclo de vida, a los hospederos, los cuales realizan un papel fundamental en el ciclo del para el parasito, así como características morfológicas la cual permita la identificación de especies.

2. OBJETIVO GENERAL

- Determinar en qué nuevas localidades se encuentran larvas y adultos de *Echinocephalus* Molin, 1858 en México.

3. OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar las especies a las que pertenecen los nemátodos en las nuevas localidades estudiadas así como en los lugares donde ya existen registros previos de *Echinocephalus* spp.
- Contribuir al conocimiento del ciclo de vida de *Echinocephalus* Molin, 1858.

4. REVISIÓN DE LA LITERATURA

La superfamilia Gnathostomatoidea está formada por la familia Gnathostomatidae, con cuatro géneros en dos subfamilias; *Spiroxys* (subfamilia Spiroxynae) y *Tanqua*, *Echinocephalus* y *Gnathostoma* (subfamilia Gnathostomatinae) (Anderson 2000).

La familia Gnathostomatidae consiste de un interesante grupo de nemátodos que poseen un bulbo cefálico prominente, puede estar compuesto por hileras de espinas o estriaciones cuticulares transversales. De esta familia sólo los géneros *Spiroxys*, *Echinocephalus* y *Gnathostoma* parasitan peces (Hoberg *et al.* 1998).

a. Clasificación taxonómica

Reino: Animalia
 Phylum: Nematoda
 Clase: Secernentena
 Orden: Spirurida
 Suborden: Gnathostomatina
 Superfamilia: Gnathostomatoidea
 Familia: Gnathostomatidae
 Subfamilia: Gnathostomatinae
 Género: *Echinocephalus* Molin, 1858

El género *Echinocephalus* fue nombrado por Molin en 1858, tiene como especie-tipo a *E. uncinatus*, la cual fue encontrada en el intestino de la raya *Dasyatis centroura* (Arya, 1986). Este género actualmente incluye diez especies válidas (Tabla 1). Los adultos del género *Echinocephalus* Molin, 1858 se encuentran en el estómago y la válvula espiral de rayas y tiburones (hospederos definitivos) en varias regiones del mundo. Los estados larvarios se alojan comúnmente en gónadas o músculos aductores de moluscos y equinodermos, al igual que en los mesenterios de algunos peces teleósteos, los cuales

pueden actuar como hospederos intermediarios y paraténicos (Beveridge, 1987; González- Solís *et al.* 2002).

Tabla 1. Especies válidas del género *Echinocephalus* (tomada de Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013).

Especie	Fuente original	Hospedero-tipo	Localidad-tipo
<i>E. uncinatus</i>	Molin, 1858	<i>Dasyatis centroura</i> (= <i>Trygon brucco</i>)	Mar Adriático
<i>E. spinosissimus</i>	(von Linstow, 1905) en Shipley & Hornell 1905	<i>Myliobatis Aquila</i>	Golfo de Manaar, India
<i>E. multidentatus</i>	Baylis & Lane, 1920	<i>Urogymnus asperrimus</i>	Sri Lanka, Océano Índico
<i>E. southwelli</i>	Baylis & Lane, 1920	<i>Urogymnus asperrimus</i>	Sri Lanka, Océano Índico
<i>E. pseudouncinatus</i>	Millemann, 1951	<i>Myliobatis californica</i>	California, EE UU
<i>E. diazi</i>	Troncy, 1969	<i>Himantura schmardae</i>	Lago Maracaibo, Venezuela
<i>E. sinensis</i>	Ko, 1975	<i>Aetobatus narinari</i> (= <i>A.</i> <i>flagellum</i>)	Deep Bay, Hong Kong, Sureste de China
<i>E. daileyi</i>	Deardorff <i>et al.</i> 1981	<i>Potamotrygon</i> <i>constellata</i> (= <i>P.</i> <i>circularis</i>)	Brasil, cerca de Leticia, Colombia
<i>E. overstreeti</i>	Deardorff & Ko, 1983	<i>Taeniura meyeri</i> (= <i>T.</i> <i>melanospilos</i>)	Islas Marquesas, Huka. Motu Takatai.
<i>E. janzeni</i>	Hoberg <i>et al.</i> 1998	<i>Himantura pacifica</i>	Playa Panamá, Guanacaste, Costa Rica.

b. Reportes de larvas y adultos de *Echinocephalus* spp.

i. En el mundo

El género *Echinocephalus* fue constituido inicialmente por las especies *E. uncinatus* encontrada en el intestino de *Dasyatis centroura* (= *Tyrygon brucco*), y *E. cygni* por Mollin (1858). Sin embargo, *E. cygni* fue considerada como *species inquirenda* y posteriormente excluida del género (Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013).

Entre los reportes para *E. uncinatus* se encuentran Shipley & Hornell (1905) quienes describieron a *Cheiracanthus spinosissimus* de la raya *Myliobatis aquila* en el Golfo de Manaar, posteriormente Shipley & Hornell (1906) encontraron una larva en la ostra *Margaritifera vulgaris* la cual indican como nueva especie nombrándola *E. gracilis*, pero Baylis & Lane (1920) mencionaron que los ejemplares descritos en los reportes anteriores son idénticos a *E. uncinatus*. Johnston & Mawson (1941) registraron una larva en un delfín (*Delphinus delphis*) en el Golfo de San Vinnent, Australia. Johnston & Mawson (1945) encontraron larvas enquistadas en *Platycephalus fuscus*, *Pagrosomus auratus* y *Sillaginodes punctatus* y *Pseudolabrus psittaculus* en Puerto Noarlungra, Australia. Anantaraman (1964) reportó larvas en el gasterópodo marino *Hemifusus pugilinus* de la costa Madras. Beveridge (1985) presenta una redescrición de adultos en mantarrayas europeas *Dasyatis pastinaca*, Mar Negro de Rumania.

von Linston (en Shipley & Hornell, 1905), describió por primera vez a *E. spinosissimus*, a partir de un adulto obtenido de la raya *Myliobatis aquila* capturada en el Golfo de Manaar, India.

E. multidentatus y *E. southwelli* fueron descritas por Baylis & Lane (1920), encontradas en la raya *Urogymnus asperrimus*, en Sri Lanka en el Océano Índico.

El primer reporte de *E. sinensis* fue por Ko (1975), quien describió a dicha especie con base en larvas alojadas en el conducto genital y el tejido de Leydig en la ostra *Crassostrea gigas*, así como adultos encontrados en la pared intestinal de la raya *Aetobatus flagellum*, en Hong Kong, al sur de China. Ko *et al.* (1975) reportaron la prevalencia y lesiones causadas por larvas de *E. siensis* en ostras (*C. gigas*) y adultos

en rayas (*A. flagellum*), así como las infecciones experimentales en gatos, monos (*Macaca mulatta*) y ratas (*Rattus rattus*) en Hong Kong. Obiekezie *et al.* (1992) encontraron larvas de *E. sinensis* en filetes de dos peces planos *Cynoglossus browni* y *Synaptura cadenati* localizados en la musculatura cerca de la parte anterior de la cavidad abdominal; así como en la cavidad del cuerpo y los órganos viscerales de cuatro especies *Psettias sebae*, *Pomadasys peroteti*, *Pseudolithus moori* y *Pseudolithus elongatus*. También destacan que es el primer reporte en hallar larvas de este género en carne de pescado ya que los reportes anteriores se encontraban principalmente en los mesenterios de los hospederos.

Deardorff & Ko (1983) describen por vez primera a *E. overstreeti* con base en adultos encontrados en forma libre en la válvula espiral de la raya *Taeniura melanospilos* captura en Ua Huka, una de las Islas Marquesas. Al-Zubaidy (2011) reportó 27 larvas en *Abalistes stellatus*, Hodeidah, Yemen; Morsy *et al.* (2015) una larva en el pez *Saurida undosquamis* en Hurghada, a lo largo del Mar Rojo, Egipto. Brooks & Deardorff (1988) reportaron adultos en la raya *Urogymmus asperrimus*, en Enewetak, Islas Marshall, Océano Pacífico. Moravec & Justine (2006) encontraron adultos de *E. sinensis* y *E. overstreeti* en la válvula espiral de la raya *Aetobatus narinari* y en el estómago de la raya *Taeniura meyeri*, en el Sur del Océano Pacífico, Nouméa, Nueva Celedonia.

Asimismo, se han reportado larvas sin identificación taxonómica, siendo presentadas como *Echinocephalus* sp. Lester *et al.* (1980) reportaron dos larvas en la ostra *Amusium balloti* y seis más en la tortuga *Caretta caretta*, Bahía Tiburón, Australia. Hopper *et al.* (1983) encontraron tres larvas, dos en *Platycephalus bassensis* y una en

P. arenarius, en Coffs Harbour, Australia. Azmat *et al.* (2008), reportaron un gran número de larvas en *Lisa vaigiensis*, en Karachi, Pakistán. Ali & Al-Salim (2013) reportaron larvas en los mesenterios de *Cynoglossus arel* y *Chiloscyllium arabicum*, Iraq. Moazzam & Moazzam (2014) reportaron larvas en *Scapharca natalensis*, en playa de Clifton, Karachi, Pakistán. Ogbeibu *et al.* (2014) registraron cuatro larvas en *Pseudolithus senegalensis*, *Pseudolithus elongatus* y *Psettias sebae*, en Buguma Creek, sureste del Delta del Río Niger, Nigeria.

ii. En el Continente Americano

El primer reporte de *Echinocephalus* en el Continente Americano corresponde a Hopkins (1935), quien reportó una larva de *E. uncinatus* alojada en las gónadas de un erizo de mar *Arbacia punctulata* (Echinoidea: Arbaciidae) en Woods Hole, Massachusetts, EE UU.

Millemann (1951) describió por primera vez a *E. pseudouncinatus* basado en 55 larvas encontradas enquistadas en el pie del abulón rosado (*Haliotis corrugata*) colectados en la Caleta Pirámide, Isla de San Clemente, al Sur de los Ángeles, California, EE UU. Millemann (1963) registró estados juveniles y adultos en el tiburón cornudo *Heterodontus francisci* y en la raya murciélago *Myliobatis californica* del Mar de Cortés, en las localidades de Bahía de San Francisquito, Bahía de San Felipe, Puerto Refugio, e isla Ángel de la Guarda. Pearse & Timm (1971) reportaron larvas en las gónadas del erizo de mar *Centrostephanus coronatus* en la isla Santa Catalina, California, EE UU. Más tarde Gómez del Prado-Rosas (1983) registró la presencia de larvas en los bivalvos *Argopecten circularis* y *Lyropecten subnodosus* enquistadas en el músculo

aductor en ambas especies, colectadas en la Laguna de Ojo de Liebre, Guerrero Negro, BCS. McLean (1983) reportó larvas enquistadas en el músculo aductor del bivalvo *Argopecten aequisulcatus* en la Laguna de San Ignacio, BCS. Gómez del Prado-Rosas (1984) redescubrió el estado adulto de *E. pseudoncinatus*, parásito de la válvula espiral de *H. francisci*. Obtuvo diez nemátodos localizados tanto de forma libre en el contenido estomacal como con el bulbo cefálico embebido en la mucosa de la válvula espiral de cuatro tiburones *H. francisci*, colectados en febrero de 1982 en La Balisa, Punta Abreojos y veinte más en el mes de junio de 1983 procedentes de Laguna Ojo de Liebre, Guerrero Negro, BCS.

El primer reporte de *E. diazi* fue por Troncy (1969), basándose en diez machos y treinta hembras proporcionados por Díaz-Ungría, recolectados del estómago del hospedero *Potamotrygon hystrix*. No obstante, Díaz-Ungría (1973) mencionó que existió una confusión en la transcripción y que dichos gusanos estaban alojados en la válvula espiral de rayas *Himantura schmardae*, las cuales fueron capturadas en el Lago Maracaibo, Venezuela. Díaz-Ungría (1978) volvió a reportar adultos alojados en la válvula espiral de *H. schmardae* en el Lago de Maracaibo, Venezuela. Posteriormente Deardorff *et al.* (1981) también reportaron adultos en *H. schmardae* capturados en la Ciénega Grande de Santa Marta, Colombia, siendo un nuevo registro de localidad para esta especie.

El primer registro de *E. daileyi* fue dado por Deardorff *et al.* (1981), quienes describieron adultos hallados antes de la válvula espiral de *Potamotrygon constellata* (= *P. circularis*) y *P. orbignyi* (= *P. hystrix*) colectados en el Rio Itaquaí, Edo. de Amazonas, Brasil y Curiapo, delta del Río Orinoco, Venezuela. Posteriormente fue reportada por Marques

(2000) en *Paratrygon ajereba*, *P. motoro* y *P. orbigny*, Brasil. Reyda (2008) la registró en *P. castexi* capturadas en el río Madre de Dios, Perú. Lacerda *et al.* (2008) la reportaron en *P. falkneri* (= *P. castexi*) de 47 rayas colectadas en Brasil. Takemoto *et al.* (2009) también la reportaron en *P. falkneri* en el río Paraná, Brasil.

El primer reporte de *E. janzeni* corresponde a Hoberg *et al.* (1998), quienes describieron formas adultas halladas en la válvula espira de *Himantura pacifica*, una raya colectada en Costa Rica en 1992 y otra capturada en aguas adyacentes a Paredón, Chiapas, México en 1997.

Entre los reportes de larvas sin identificación taxonómica de *Echinocephalus* está el de Vicente *et al.* (1989), quienes registraron larvas de cuarto estadio alojadas en los mesenterios del apéndice pilórico y del intestino de 136 *Micropogonias furnieri* capturadas en el Golfo de Venezuela. Segovia-Salinas *et al.* (1993) realizaron microscopía de luz y microscopía electrónica de barrido (MEB) a larvas de cuarto estadio extraídas del bivalvo callo de hacha *Atrina maura*. Por otro lado, González-Solís *et al.* (1998, 2002) reportaron larvas de cuarto estadio encontradas en los mesenterios de dos *Trachinotus carolinus* (Pámpanos de la Florida) de 51 ejemplares colectados en Campeche, México. Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez (2002) encontraron larvas en estómago e intestino delgado de 24 *T. carolinus* de Campeche, México. Tuz-Paredes & González-Solís (2005) reportaron larvas en el pargo mulato *Lutjanus griseus* colectados en la costa sur del estado de Quintana Roo. Del Ángel-Coral & González-Solís (2005) reportaron larvas en la mojarra blanca *Gerres cinereus* en la costa sur del estado de Quintana Roo. Rodríguez-González & Vidal-Martínez (2008) obtuvieron 67 larvas de 531 lenguados (*Symphurus plagiusa*), en las costas de Tabasco y Campeche y de la

Laguna de Términos, Campeche. Gonzáles-Solís *et al.* (2009) encontraron nueve larvas en los mesenterios del pargo mulato *L. griseus*, en la costa sur de Quintana Roo. Violante *et al.* (2010) registraron larvas en los mesenterios de *Centropomus nigrescens* de 115 examinados, capturados en la laguna de Chautengo, Guerrero. Santana-Piñeros *et al.* (2012) reportaron 52 larvas alojadas en el intestino del lenguado *S. plagiusa* en la costa de Campeche. Por su parte, Guerra-García & Vivas-Téllez (2013) examinaron peces teleósteos y mantarrayas en varias localidades de los estados de Campeche, Quintana Roo, Baja California Sur y Chiapas donde en los mesenterios y en la válvula espiral se extrajeron decenas de larvas de cuarto estadio; sin embargo, también se obtuvieron más de 100 gusanos adultos alojados en las válvulas de *Himantura schmardae*.

c. Ciclo de vida

Los nemátodos presentan una amplia variedad de ciclos de vida, algunos sencillos y directos (monoxenos) y algunos complejos e indirectos (heteroxenos), con uno o más hospederos intermediarios (Anderson, 1988), con o sin migración tisular (Morand *et al.* 1996).

De acuerdo con Lee (2002), la vida de todos los nemátodos consiste de un huevo, cuatro estadios larvarios (L_1, L_2, L_3 y L_4) y un quinto estadio, el adulto (L_5), siendo en este último en donde las estructuras reproductivas llegan a un desarrollo total y funcional.

Debido a que la información acerca del género *Echinocephalus* sigue siendo exigua, no existe un ciclo de vida determinado ya que aún se desconocen fases larvarias así como hospederos, por lo que se plantea un ciclo hipotético basado en *Gnathostoma* Owen,

1836 por su cercanía filogenética. En principio, la larva de primer estadio (L_1) se desarrolla dentro del huevo y sufre una primera muda, dando paso a la larva de segundo estadio (L_2), la cual una vez que eclosiona, el extremo posterior queda unido al sustrato (Beveridge, 1987) y es comida por el primer hospedero intermediario (HI), en este caso sería un copépodo (Cyclopoida para el caso de *Gnathostoma*) posiblemente por sus hábitos alimenticios, en el cual la larva pasa por un segundo proceso de muda para convertirse en larva de tercer estadio temprano (EaL_3). Los segundos hospederos intermediarios (2HI) serían bivalvos epifaunales e infaunales con alimentación suspensívora, ya que las larvas generalmente se encuentran enquistadas en el músculo aductor, pie, manto y gónadas de estos hospederos; en estos las EaL_3 se desarrollan para alcanzar la fase de tercer estadio avanzado ($AdvL_3$) (Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013). También algunas especies de peces teleósteos podrían actuar como 2HI al incluir copépodos en su dieta, o también como hospederos paraténicos (HP) al alimentarse de bivalvos y otros peces. Peces elasmobranquios, como rayas y tiburones, juegan un papel como hospederos definitivos (HD), que al alimentarse de bivalvos y otros peces adquieren $AdvL_3$ que sufren un tercer proceso de muda (convirtiéndose en larvas de cuarto estado (L_4) y finalmente, a través del cuarto proceso de muda, convertirse en adultos (L_5). Estos últimos se alojan principalmente en la válvula espiral y en el estómago. Por último, una vez que logran la madurez sexual, las hembras expulsan huevos fértiles junto con el excremento del hospedero (Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013) (Fig. 1).

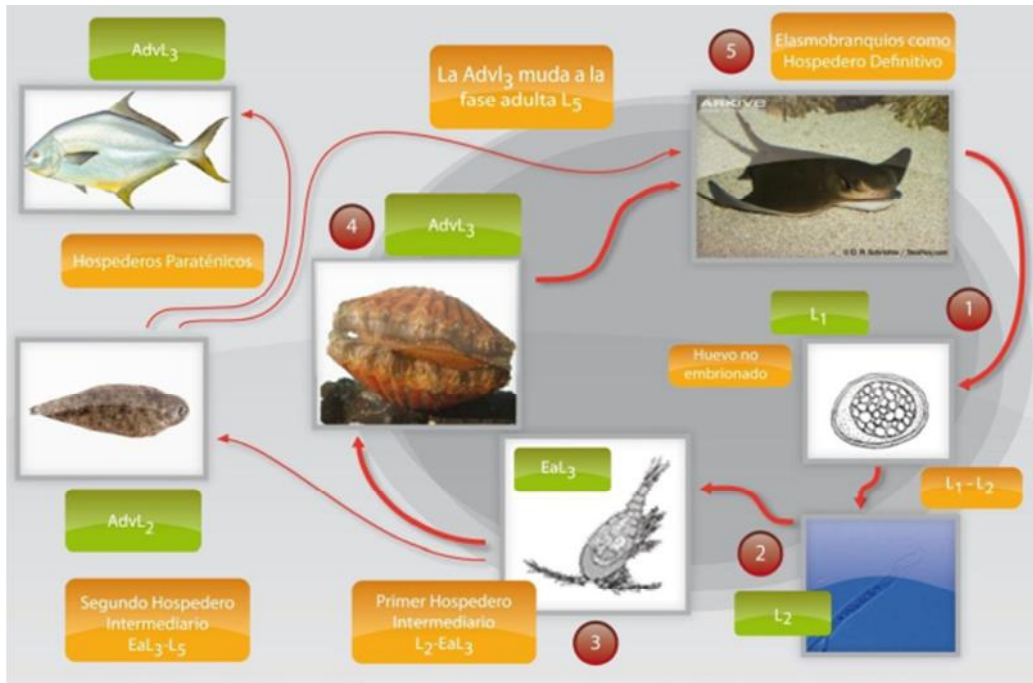


Figura 1. Ciclo de vida teórico de *Echinocephalus* basado en el ciclo de vida de *Gnathostoma* (Tomado de Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013).

d. Caracteres morfológicos

La caracterización morfológica del género *Echinocephalus* se considera incompleta o ambigua ya que los criterios morfológicos conocidos hasta el momento no se creen fiables para su identificación taxonómica, sumado el escaso conocimiento de algunos estadios larvarios. Sin embargo, de acuerdo con Moravec & Justine (2006) hay caracteres con un cierto grado de confiabilidad que permiten identificar a las especies, tales como: el bulbo cefálico, la cantidad de hileras de ganchos en el bulbo cefálico, el tamaño y la cantidad de ganchos de dichas hileras, así como los ganchos rudimentarios; estos últimos se consideran un carácter sistemático para la distinción entre las diferentes especies en cuarto estadio larvario. Las hileras de ganchos rudimentarios presentan un patrón de acomodo, es decir, consiste en dos grupos

(dorsal y ventral) de tres hileras de ganchos diminutos, que se localizan entre los pseudolabios y la primera hilera de ganchos grandes del bulbo cefálico; el número de ganchos en cada hilera de dicho patrón será desigual para las especies de *Echinocephalus* (Fig. 2).



Figura 2. Patrón de las tres hileras de ganchos rudimentarios de la larva de cuarto estadio de *E. overstreeti* (tomada de Moravec & Justine, 2006).

Sin embargo, de acuerdo con lo mencionado por Guerra-García & Vivas-Téllez (2013), se destaca que sólo la cantidad de ganchos laterales de la tercera hilera se considera como un carácter fiable para la identificación de especies del género, ya que el número de ganchos de la primera hilera permite diferenciar larvas del Viejo Mundo (carácter plesiomórfico o ancestral) y del Nuevo Mundo (carácter apomórfico o derivado). El número de ganchos en la segunda hilera es constante para todas las especies, de tal modo que se considera como una sinapomorfía putativa del género *Echinocephalus*; y el número de ganchos centrales de la tercera hilera (tres, supuesto carácter plesiomórfico) es inadecuado como criterio para identificar especies.

Algunos autores han descrito el patrón de ganchos rudimentarios; sin embargo, no lo utilizan como un carácter para la descripción e identificación de larvas de *Echinocephalus* (Tabla 2).

Tabla 2. Registros del patrón de ganchos rudimentarios en larvas de *Echinocephalus* (1*, 2* y 3* hileras).

Especie	Patrón de ganchos						Hospedero	Localidad	Autor
<i>E. sinensis</i>	1*	2			2		<i>Aetobatus flagellum</i>	Hong Kong, China	Ko (1975)
	2*	2			2				
	3*	0	3	0	0	3	0		
<i>E. sinensis</i> (reportada como <i>E. overstreeti</i>)	1*	-			-		<i>Chlamys bifrons</i>	Australia	Beveridge (1987)
	2*	2			2				
	3*	0	3	0	0	3	0		
<i>E. sinensis</i>	1*	2			2		<i>Cynoglossus browni</i>	Nigeria	Obiekezie et al.(1992)
	2*	2			2				
	3*	0	3	0	0	3	0		
<i>E. sinensis</i> (reportada como <i>Echinocephalus</i> sp.)	1*	-			-		<i>Argyrops filamentosus,</i> <i>Cynoglossus macrolepidotus,</i> <i>Pseudorhombus arsius</i>	Asia Occidental	Petter & Sey (1997)
	2*	2			2				
	3*	0	3	0	0	3	0		
<i>E. overstreeti</i>	1*	2			2		<i>Taeniura meyeri</i>	Nueva Celedonia	Moravec & Justine (2006)
	2*	2			2				
	3*	2	5	2	2	5	2		
<i>E. sinensis</i> (reportada como <i>Echinocephalus</i> sp.)	1*	2			2		<i>C. arel</i> y <i>C. arabicum</i>	Iraq	Ali & Al-Salim (2013)
	2*	2			2				
	3*	0	3	0	0	3	0		
América									
<i>E. pseudouncinatus</i>	1*	-			-		<i>Haliotis corrugata</i>	California, EE UU	Millemann (1951)
	2*	2			2				
	3*	2	3	2	2	3	2		
<i>E. pseudouncinatus</i>	1*	-			-		<i>Agropecten aequisulcatus</i>	Baja California, México	McLean (1983)
	2*	2			2				
	3*	2	3	1	2	3	1		

5. METODOLOGÍA

a. Área de estudio

i. Golfo de México

1. Laguna de Términos, Campeche

Se localiza entre los meridianos 91°10' y 92°00' de longitud Oeste y los paralelos 18°20' y 19°00' de latitud Norte en el estado de Campeche, al sur del Golfo de México. Es un sistema estuarino somero. En la región de la Laguna de Términos desemboca una parte de la principal red hidrológica de la zona costera mexicana del Golfo de México, constituida por los ríos Mezcalapa, Grijalva y Usumacinta, los cuales han desarrollado un amplio complejo fluvi-lagunar estuarino que incluye a los ríos Palizada, Chumpám y Candelaria, a las lagunas litorales Pom-Atasta-Puerto Rico, San Carlos y Del Corte y al sistema Palizada del Este, San Francisco, El Vapor, Balchacah, Chacahito y Panlau (Fig. 3) (Ayala-Pérez, 2006).



Figura 3. Ubicación geográfica de Isla Aguada, Laguna de Términos, Campeche.

2. Complejo lagunar El Carmen-Machona, Tabasco

Está situado en el extremo oeste de la llanura costera de Tabasco, a 35 km al E de la desembocadura del Río Tonalá y está entre las coordenadas 18°15' y 18°30' de latitud N y 93°30' y 93°53' de longitud W. El clima del área es cálido húmedo, con lluvias en verano. El aporte de agua dulce hacia esta laguna está condicionado principalmente, a la época de lluvias y al gasto de los Ríos San Felipe o Nuevo y Santa Ana que vierten su caudal, el primero en el extremo noroeste de la Laguna El Carmen y, el segundo, al NE de la Laguna La Machona (Fig. 4) (Gutiérrez-Estrada & Galaviz, 1983).

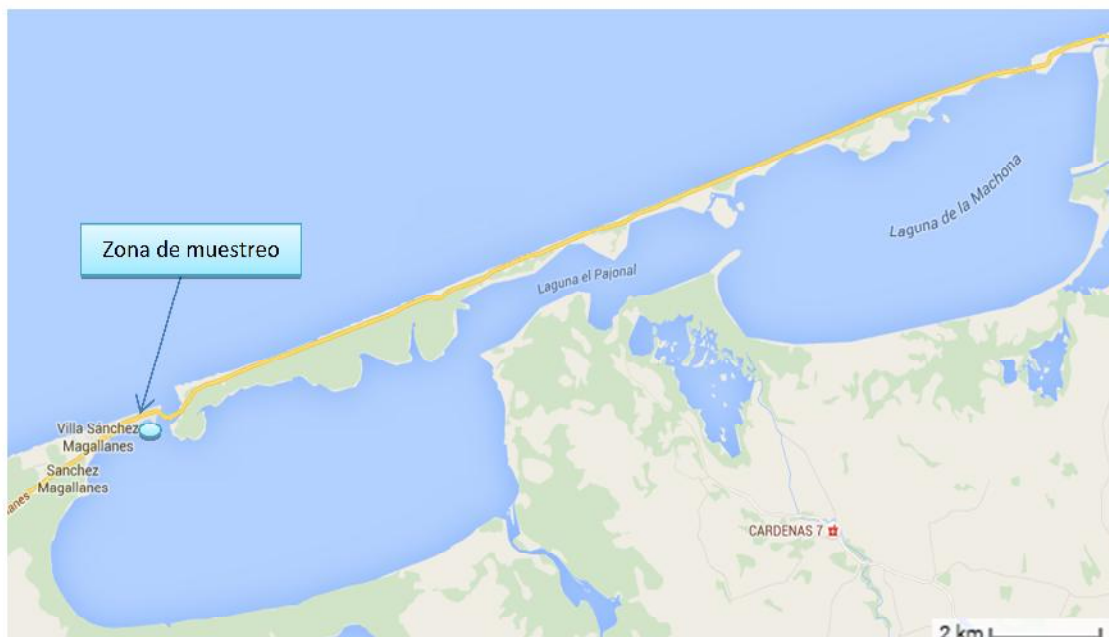


Figura 4. Ubicación geográfica de Villa Coronel Andrés Sánchez Magallanes, Tabasco.

ii. Océano Pacífico

1. Costa de Guerrero

Guerrero pertenece a la región del Pacífico Sur. Se localiza entre los paralelos $18^{\circ}53'$ y $16^{\circ}19'$ N y los meridianos $98^{\circ}09'$ y $102^{\circ}11'$ W. Las características de la costa de Guerrero corresponden a la de tectónica-costera. Las principales lagunas son: Coyuca, Chautengo, Tres Palos, Potosí, Nuxco y Tecomate. Su hidrografía está caracterizada por ríos subterráneos y manantiales. La salinidad superficial del mar es estable: 33.55‰ en octubre y máxima de 35.31‰ en abril; la del fondo está estrechamente relacionada con la de la superficie; se relaciona con la temperatura y la influencia de agua dulce durante la época de lluvias y la aportación de los diversos ríos en las tres regiones. El área costera presenta un clima tropical subhúmedo de tipo Aw. Se caracteriza por una temporada de lluvias de mayo a octubre y un periodo de sequía de noviembre a abril con temperaturas relativamente altas. En la época de lluvias, los vientos predominantes son del SE y durante la época de secas dominan los vientos del NO (Fig. 5) (Zavala & Mancilla, 2012).

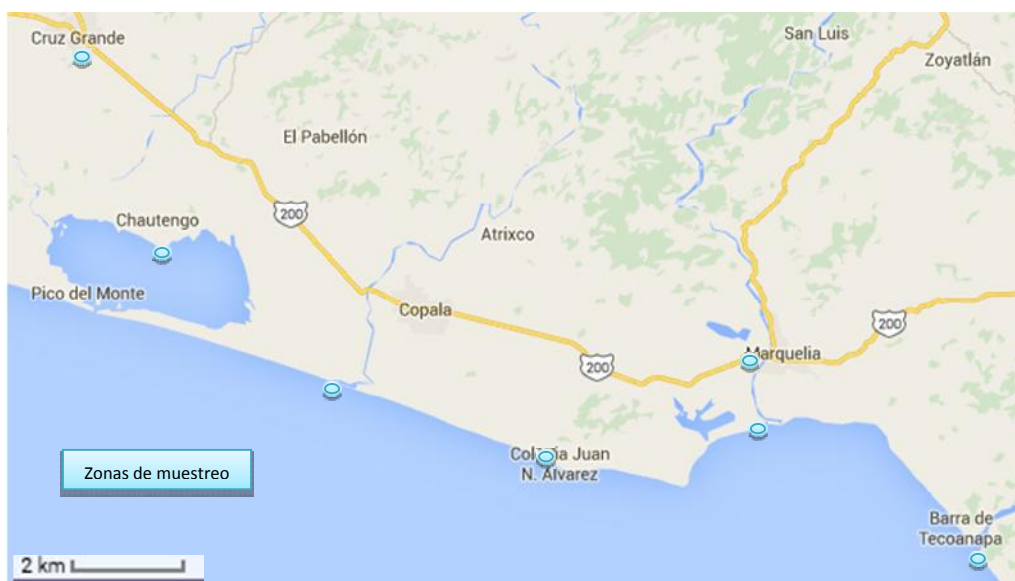


Figura 5. Ubicación geográfica de la Costa de Guerrero.

b. Actividades de campo

i. Obtención de adultos

Para la obtención de adultos, se adquirieron rayas y tiburones proporcionados por pescadores de las regiones, y otros se capturaron directamente en puntos específicos de muestreo. A dichos hospederos se les revisó directamente el estómago y la válvula espiral buscando gusanos embebidos en sus paredes, con el bulbo cefálico enterrado en sus paredes o libres en el lumen.

ii. Obtención de larvas

Para la obtención de larvas, se adquirieron mediante compra y pesca, bivalvos, peces teleósteos así como elasmobranquios. Todos fueron transportados al laboratorio provisional y se examinaron mediante dos técnicas:

1. Observación directa

A los bivalvos se les exploró pie, gónada, músculo aductor y manto; a los peces teleósteos se les examinaron los mesenterios para localizar organismos enquistados y el estómago en busca de larvas libres. A los peces elasmobranquios se les revisó la válvula espiral y el estómago buscando larvas con la cabeza enterrada en sus paredes o bien embebidas entre sus paredes musculares.

2. Digestión artificial

También se realizó la técnica de jugo gástrico artificial (6 g. de pepsina 1:10000 + 7 ml de HCl concentrado y 1000 ml de dH₂O) a 40°C, la cual ayuda a que las larvas se liberen de los tejidos. En el caso particular de los bivalvos, se usó todo el tejido y de los

peces teleósteos sólo se digirieron las vísceras. Tejidos y vísceras se colocaron en vasos de precipitados con la preparación, se agitaron periódicamente y pasados 30 minutos se neutralizó con solución salina al 0.6%. Para la búsqueda de las larvas, las muestras fueron aclaradas con solución salina al 0.6% hasta que permitiera la visualización de las larvas y facilitar su extracción del fondo de dichos vasos.

iii. Tratamiento de gusanos

Todos los gusanos (larvas como adultos) extraídos mediante las dos técnicas, se liberaron con pinzas y agujas finas bajo un microscopio estereoscópico. Posteriormente, se mantuvieron en cajas Petri con solución salina al 0.6% y después se fijaron en alcohol etílico caliente al 70%, y se conservaron en una solución de glicerina al 5% en alcohol etílico al 70%; otros se fijaron en alcohol etílico frío al 100% y se mantuvieron a una temperatura de 4°C.

iv. Parámetros ecológicos

Se determinaron la prevalencia, la intensidad promedio y la abundancia de acuerdo con lo establecido por Bush *et al.* (1997). La prevalencia se calculó dividiendo el número de hospederos infectados entre el número total de hospederos revisados de la misma especie (expresada como porcentaje). La intensidad promedio se obtuvo dividiendo el número de parásitos encontrados entre el número de hospederos parasitados de la misma especie. La abundancia se calculó dividiendo el número de parásitos entre el total de hospederos examinados de la misma especie (infectados y no infectados).

c. Actividades de laboratorio

i. Caracterización

Los adultos y las larvas fijados fueron transparentados temporalmente en Lactofenol de Amman para su caracterización morfométrica (Tablas 2 y 3), la cual se hizo con ayuda de un microscopio compuesto.

Para el caso de los adultos, éstos fueron montados en entre porta y cubreobjetos con un poco de Lactofenol. Las larvas fueron colocadas en un portaobjetos con una tina de cera y Lactofenol para sus mediciones. Para el caso particular del bulbo cefálico, las larvas fueron colocadas de manera vertical a través de un arillo metálico para tener una vista frontal del bulbo y contabilizar la cantidad de ganchos en las hileras rudimentarias y transversales. Fue necesario, en algunos casos, desprender el bulbo de las larvas para montarlo en un portaobjetos de madera con un hoyo central al que le fue fijado un cubreobjetos circular, colocando una pequeña gota de Lactofenol en el centro del cubreobjetos para montar el bulbo con los labios tocando el cubreobjetos; antes del conteo, el portaobjetos fue volteado para tener una vista frontal del bulbo cefálico. Esta posición del bulbo permitió visualizar las hileras rudimentarias y las primeras tres hileras transversales de ganchos; para poder observar las últimas tres hileras de ganchos, el bulbo cefálico tuvo que ser remontado con los labios viendo hacia arriba. Las medidas se presentan en micras (μm), con los rangos mínimo-máximo seguidos del promedio, entre paréntesis. Con base en la literatura consultada, estos son los parámetros más importantes para la identificación de especies de este género:

Tabla 2. Lista de parámetros morfométricos utilizados para caracterizar adultos de *Echinocephalus*

Longitud Total (LT)	
Ancho Máximo (AM)	
Longitud Bulbo Cefálico (LBC)	
Ancho Bulbo Cefálico (ABC)	
Cantidad de hileras de ganchos	Laterales
	Centrales
Cola (sexo)	
Hospedero	

Tabla 3. Lista de parámetros morfométricos utilizados para caracterizar larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp.

Longitud Total (LT)
Ancho Máximo (AM)
Longitud Bulbo Cefálico (LBC)
Ancho Bulbo Cefálico (ABC)
Cantidad de ganchos en hilera rudimentaria 1
Cantidad de ganchos en hilera rudimentaria 2
Cantidad de ganchos en hilera rudimentaria 3
Cantidad de ganchos en la hilera 1
Cantidad de ganchos en la hilera 2
Cantidad de ganchos en la hilera 3
Cantidad de ganchos en la hilera 4
Cantidad de ganchos en la hilera 5
Cantidad de ganchos en la hilera 6
Cola (sexo)
Hospedero

4. RESULTADOS

a. Golfo de México

1. Laguna de Términos, Campeche

1.1 Febrero

i. Larvas

Se realizaron dos visitas a la localidad de Isla Aguada para la adquisición de peces, la primera en el mes de Febrero de 2015 y la segunda en el mes de Mayo de 2015.

Se revisaron 36 gurrubatas *Micropogonias undulatus*, mediante digestión artificial, obteniendo 161 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1, con una abundancia de 4.5. De éstas, se caracterizaron morfológicamente 61 de manera parcial, 26 fueron machos, 14 hembras, 17 no tenían cola y a 4 no se les determinó el sexo. Ancho de bulbo cefálico de 240 a 410 (357). Número de ganchos en el bulbo: primera hilera de 31 a 42 (34), segunda de 32 a 44 (37), tercera de 33 a 45 (40), cuarta de 33 a 45 (41), quinta de 38 a 47 (42) y sexta hilera con 41 ganchos. Con respecto a las hileras incompletas de ganchos rudimentarios, el patrón dominante fue de tres ganchos en la primera hilera, dos en la segunda hilera y de cinco a 12 en la tercera hilera, en donde se pudo diferenciar claramente un patrón dominante con tres ganchos centrales y un número desigual de ganchos laterales (Tabla 4).

Se examinaron 11 jureles *Caranx latus* de los cuales uno resultó positivo con una larva de cuarto estadio enquistada en el mesenterio; fue determinada como macho, presentando 340 de ancho del bulbo, 36 ganchos en la primera hilera, 38 en la segunda, 44 en la tercera, 45 en la cuarta y 47 en la quinta, con tres ganchos rudimentarios en la primera hilera, dos ganchos en la segunda hilera y un patrón 2-3-3 en la tercera hilera.

Tabla 4. Patrones de ganchos rudimentarios de la tercera hilera (lateral izquierdo-central-lateral derecho) del bulbo cefálico de 61 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1 aisladas de *M. undulatus*. Isla Aguada, Febrero.

Patrones	Frecuencia
3-3-3	23
2-3-2	21
2-3-3	17
3-3-2	10
3-3-4	7
4-3-3	7
4-3-4	7
1-3-2	3
2-3-1	3
4-3-5	3
5-3-3	3
1-3-1	2
2-3-4	2
3-3-1	2
3-3-5	2
4-3-2	2
1-3-3	1
2-3-3	1
2-3-5	1
3-0-3	1
3-1-3	1
5-3-2	1
5-3-5	1
6-3-3	1

Se examinaron 10 rayas *H. schmardae* de las cuales 3 resultaron positivas con una larva de cuarto estadio y dos adultos, con el bulbo cefálico enterrado en las paredes de la válvula espiral, con una prevalencia de 30%, una intensidad de 1 y una abundancia

de 0.30. De los ejemplares extraídos sólo se estudió morfológicamente la larva, la cual fue hembra; presentó 230 de ancho de bulbo cefálico, 33 ganchos en la primera hilera, 34 en la segunda y 37 en la tercera; con tres ganchos rudimentarios en la primera hilera, dos en la segunda hilera y un patrón 3-3-2 en la tercera hilera.

En la Tabla 5 se presentan los datos generares de los organismos totales examinados en Isla Aguada.

Tabla 5. Total de organismos examinados.

Nombre común	Nombre científico	Número hospederos examinados (positivos)	Cantidad de larvas recuperadas
Pez globo	<i>Sphoeroides testudineus</i>	1	-
Raya	<i>Dasyatis sabina</i>	2	-
Raya	<i>Himantura schmardae</i>	10 (3)	1 L y 2 A
Pez sapo	<i>Opsanus beta</i>	1	-
Gurrubata	<i>Micropogonias undulatus</i>	36 (36)	161 L
Trucha	<i>Cynoscion nebulosus</i>	9	-
Pámpano	<i>Trachinotus carolinus</i>	1	-
Jurel	<i>Caranx latus</i>	11 (1)	1 L
Chucumite	<i>Centropomus parallelus</i>	4	-
Armado	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	16	-
Pez erizo	<i>Diodon hystrix</i>	2	-
Total de organismos revisados		93	
Total de organismos positivos a <i>Echinocephalus</i>		40	Total de gusanos 165

1.2 Mayo

i. Adultos

Se revisaron 23 *H. schmardae*, siendo nueve las infectadas con 35 adultos, alojados en la válvula espiral, con una prevalencia de 39%, una intensidad de 3.9 y una abundancia

de 1.5. Se caracterizaron 31, de los cuales 11 fueron machos, 16 fueron hembras y 4 no tenían cola: longitud total de 7,625 a 29,575 (17,399), ancho máximo de 250 a 825 (550), ancho del bulbo 300 a 650 (485), largo de bulbo 240 a 550 (383), con 23 hileras de ganchos en el centro del bulbo cefálico como mínimo, 36 como máximo (30), de 27 a 39 (32) en lateral derecho y de 27 a 40 (32) en lateral izquierdo del bulbo cefálico.

ii. Larvas

Se examinaron mediante observación directa 30 *M. undulatus* de las cuales seis estuvieron parasitadas con 28 larvas de cuarto estadio, alojadas principalmente en los mesenterios, con una prevalencia de 20%, una intensidad de 4.7 y una abundancia de 0.9. Se caracterizaron ocho larvas (seis machos, una hembra y uno sin cola), presentando de 27 a 41 (34) ganchos en la primera hilera, de 34 a 41 (36) en la segunda, de 37 a 42 (39) en la tercera, de 37 a 41 (39) en la cuarta, 41 (sólo dos larvas) en la quinta y de 34 a 43 (39) en la sexta. En cuanto al patrón de ganchos rudimentarios, todas las larvas presentaron tres ganchos en la primera hilera, dos en la segunda hilera y tres ganchos centrales en la tercera hilera, con diferente número de los ganchos laterales en cada larva, siendo los más comunes 2-3-3 y 2-3-2 (Tabla 6).

Se analizó un ejemplar de *Acanthostracion quadricornis* (torito), del cual se extrajeron 6 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1 de los mesenterios. Todas fueron caracterizadas morfológicamente, cinco machos y una hembra: longitud total de 6,000 a 15,350 (9,973), ancho máximo de 280 a 400 (337), ancho de bulbo de 240 a 390 (312), largo del bulbo de 160 a 280 (205). En cuanto al número de ganchos en las hileras del bulbo, de 29 a 36 (34) en la primera, de 34 a 39 (36) en la segunda, de 35 a 40 (38) en la tercera; en cuanto a los ganchos de las tres últimas hileras, resultó imposible hacer

los conteos. En cuanto al patrón de ganchos rudimentarios, presentaron tres ganchos en la primera hilera, dos ganchos en la segunda hilera y un patrón de 2-3-3 ganchos como el más común en la tercera hilera (Tabla 7).

Tabla 6. Patrones de ganchos rudimentarios de la tercera hilera (lateral izquierdo-central-lateral derecho) del bulbo cefálico de 8 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1 aisladas de *M. undulatus* Isla Aguada, Mayo.

Patrones	Frecuencia
2-3-3	4
2-3-2	3
4-3-3	1
3-3-5	1
3-3-4	1
3-3-3	1
3-3-2	1
3-3-1	1
2-3-1	1
2-1-2	1
1-3-1	1

Tabla 7. Patrones de ganchos rudimentarios de la tercera hilera (lateral izquierdo-central-lateral derecho) del bulbo cefálico de 6 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1 aisladas de *A. quadricornis*, Isla Aguada, Mayo.

Patrones	Frecuencia
2-3-2	5
3-3-3	2
3-3-2	2
2-3-3	1
1-3-3	1
1-3-2	1

Se revisó un tiburón martillo *Sphyrna lewini*, obteniendo dos larvas de cuarto estadio alojadas libres en el estómago, en proceso de descomposición. Ambas fueron hembras; la primera tuvo una longitud total de 11,300, ancho máximo de 460, ancho de bulbo de 380, largo del bulbo de 180, número de ganchos en la primer hilera del bulbo 32, en la segunda 34 y en la tercera 38; no fue posible observar los ganchos de las tres hileras restantes. La segunda larva tuvo una longitud total de 15,430, ancho máximo de 490, ancho y largo de bulbo de 450 y 210, respectivamente, con 33 ganchos en la primera hilera, 39 en la segunda, 38 en la tercera, 44 en la cuarta, 44 en la quinta y 41 en la sexta. En cuanto al patrón de ganchos rudimentarios, ambas presentaron tres ganchos en la primera hilera, dos en la segunda y un patrón de 2-3-2 en la tercera (Tabla 8).

Tabla 8. Patrones de ganchos rudimentarios de la tercera hilera (lateral izquierdo-central-lateral derecho) del bulbo cefálico de 2 larvas de cuarto estadio de *Echinocephalus* sp. 1 aisladas de *S. lewini*. Isla Aguada, Mayo.

Patrones	Frecuencia
2-3-2	3
3-2-3	1

En la Tabla 9 se presentan los datos generales de los organismos totales examinados en Isla Aguada.

Tabla 9. Total de organismos examinados.

Nombre común	Nombre científico	Número de hospederos examinados (positivos)	Cantidad de gusanos obtenidos
Pez globo	<i>Spherooides testudineus</i>	1	-
Tiburón martillo	<i>Sphyrna lewini</i>	1 (1)	2 L
Raya	<i>Dasyatis sabina</i>	3	-
Pez gato	<i>Ariopsis felis</i>	10	-
Raya	<i>Himantura schmardae</i>	23 (9)	37 A
Pargo	<i>Lutjanus griseus</i>	4	-
Sargo	<i>Archosargus probatocephalus</i>	1	-
Cazón	<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	5	-
Gurrubata	<i>Micropogonias undulatus</i>	30 (6)	29 L
	<i>Menticirrhus americanus</i>	1	-
Chopa	<i>Ictiobus meridionalis</i>	1	-
Torito	<i>Acanthostracion quadricornis</i>	1 (1)	6 L
Chucumite	<i>Centropomus parallelus</i>	2	-
Armado	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	4	-
Tolete o barracuda	<i>Sphyaena guachancho</i>	2	-
Total de organismos revisados		100	
Total de organismos positivos a <i>Echinocephalus</i>		17	Total de gusanos 77

2. Complejo Lagunar Carmen-Machona, Tabasco

Todos los ejemplares que se adquirieron en la localidad de Sánchez Magallanes resultaron negativos a fases larvarias y adultas de *Echinocephalus* sp. (Tabla 10).

Tabla 10. Total de organismos examinados.

Nombre común	Nombre científico	Número de hospederos examinados (positivos)	Cantidad de gusanos obtenidos
Ratón	<i>Menticirrus americanus</i>	15	-
Ronco amarillo	<i>Conodon nobilis</i>	10	-
Gurrubata	<i>Micropogonias undulatus</i>	10	-
Charchí	<i>Lagodon rhomboides</i>	10	-
Sargo	<i>Archosargus probatocephalus</i>	5	-
Cojinuda	<i>Caranx chrysos</i>	10	-
Balá	<i>Dasyatis sabina</i>	1	-
Pargo mulato	<i>Lutjanus griseus</i>	9	-
Tiburón	<i>Carcharhinus acronotus</i>	1	-
Sierra	<i>Scomberomorus sierra</i>	15	-
Total de organismos revisados		86	
Total de organismos positivos a <i>Echinocephalus</i>		0	

b. Océano Pacífico**1. Costa de Guerrero**

Se visitaron las localidades de Marquelia, La Bocana, Laguna de Chautengo, La Barra de Tecoaapa y Playa Ventura. Todos los ejemplares revisados en estas localidades resultaron negativos *Echinocephalus*.

Tabla 11. Total de organismos examinados.

Nombre común	Nombre científico	Número de ejemplares	<i>Echinocephalus</i>	Localidad
Chanclleta	<i>Selene peruviana</i>	8	-	Marquelia
Lenguado	<i>Citharichthys xanthostigma</i>	6	-	Marquelia
Boba	<i>Epinephelus labriformis</i>	3	-	Marquelia/La Bocana
Sierra	<i>Scomberomorus sierra</i>	62	-	Marquelia/Chautengo
Corvina roja	<i>Lutjanus inermis</i>	6	-	Marquelia/La Bocana
Jurel	<i>Hemicaranx leucurus</i>	3	-	La Bocana
Huachinango	<i>Lutjanus peru</i>	28	-	Marquelia/La Bocana/Chautengo
Pargo	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	17	-	Chautengo
Robalo	<i>Centropomus nigrescens</i>	12	-	Chautengo
Flamenco	<i>Lutjanus guttatus</i>	7	-	Marquelia
Lisa	<i>Mugil curema</i>	31	-	Chautengo
Mojarra	<i>Eugerres plumieri</i>	12	-	Chautengo
Barracuda	<i>Sphyræna ensis</i>	4	-	La Barra
Ronco	<i>Anisotremus pacifici</i>	1	-	La Barra
Cuatete	<i>Ariopsis seemanii</i>	20	-	Chautengo
Chabelita	<i>Selene brevoortii</i>	1	-	La Bocana
Agujón	<i>Tylosurus acus pacificus</i>	1	-	La Bocana
Curvina	<i>Cynoscion reticulatus</i>	1	-	Marquelia
Tiburón	<i>Ginglymostoma cirratum</i>	1	-	La Bocana
Total de organismos revisados		224		
Total de organismos positivos a <i>Echinocephalus</i>		0		

7. DISCUSIÓN

7.1 Isla Aguada, Laguna de Términos, Campeche.

a. Campo

i. Ciclo de vida

La presencia de parásitos en diversos hospederos y la determinación de la carga parasitaria están estrechamente relacionadas con factores inherentes al hospedero, como su dieta, edad, tamaño, comportamiento reproductivo, vagilidad y hábitos migratorios, así como con aquellos vinculados al hábitat y a aspectos ambientales (Violante *et al.* (2010). Muchos parásitos se transmiten a través de las interacciones depredador-presa que existen entre los hospederos; mientras que al poseer una variedad de ciclos de vida complejos con diferentes hospederos intermediarios, los parásitos también son buenos indicadores de su dieta (Marcogliese, 2004).

Los resultados obtenidos en esta investigación reportan tres especies de peces en los que no se habían registrado larvas de *Echinocephalus*, a saber: *Micropogonias undulatus*, *Acanthostracion quadricornis* y *Sphyrna lewini*, lo cual es de gran importancia para el conocimiento y contribución al ciclo de vida de este nemátodo. Los peces *M. undulatus* resultaron ser los hospederos más exitosos para presencia de larvas durante los muestreos, presentando las mayores abundancias. Lo anterior puede atribuirse a la biología del pez, principalmente a la dieta durante las etapas de su crecimiento. Este hospedero es considerado como carnívoro basando su dieta en moluscos, anélidos, nemertinos, poliquetos, ostrácodos, copépodos, anfípodos, decápodos y peces (Hansen 1969; Stickney *et al.* 1975; Overstreet & Heard 1978; Díaz, 1982). Durante sus etapas tempranas el componente principal en su dieta son

copépodos, mientras que en tallas adultas presentan periodos distintos de alimentación durante el día (Darnell, 1958).

Overstreet & Heard (1978) reportan al lenguado *Symphurus plagiusa* como una presa de *M. undulatus*, al haber sido encontrado en sus estómagos. Esto podría explicar la vía de infección. Lo anterior se comprueba por lo reportado por Rodríguez-González & Vidal-Martínez (2008), quienes obtuvieron 67 larvas de *Echinocephalus* sp. en 531 lenguados *S. plagiusa* de Tabasco y Laguna de Términos, Campeche; y también por Guerra-García & Vivas-Téllez (2013), quienes reportaron 62 larvas de *Echinocephalus* sp. en 410 *S. plagiusa*, obtenidos al norte de Ciudad del Carmen, en la Sonda de Campeche. Los hábitos alimenticios de este lenguado incluyen invertebrados, como jaibas pequeñas, poliquetos, copépodos, anfípodos, ostrácodos, gasterópodos, crustáceos y bivalvos (Vega-Cendejas *et al.* 1997). Claramente el lenguado adquiere formas larvales debido a sus hábitos sedentarios y bentónicos (Rodríguez-González & Vidal-Martínez, 2008). Por lo tanto, *M. undulatus* actúa en el ciclo de vida de *Echinocephalus* sp. como un hospedero paraténico, mientras que *S. plagiusa* está actuando como un segundo hospedero intermediario.

Por otro lado, la presencia de *Echinocephalus* sp. en *A. quadricornis* puede atribuirse a sus hábitos alimenticios, los cuales se basan principalmente en poliquetos, moluscos, microcrustáceos, decápodos, peces, detritus y materia vegetal (Vega-Cendejas *et al.* 1994), localizándose principalmente en aguas poco profundas y pastos marinos (Matsuura, 2002), donde pudo tener contacto con algún pez infectado, así como ser presa de algún otro hospedero, cumpliendo una función como hospedero paraténico.

Caranx latus se reportó como hospedero con una lava encontrada en los mesenterios, esto se debe a que este carángido es un depredador generalista de pequeños peces y crustáceos, los cuales tienen como presas a peces bentónicos por el tipo de forrajeo que realizan (Silvano, 2001). De acuerdo con Arceo-Carranza & Chiappa-Carrara (2015) se hallaron peces de la familia Sciaenidae en los contenidos estomacales de dicho hospedero —familia a la que pertenece *M. undulatus*—, explicando así la interacción depredador-presa como vía de infección hacia *C. latus*.

La presencia de larvas en el estómago del tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) se explica con base en sus hábitos alimenticios, ya que este hospedero se alimenta principalmente de peces teleósteos, cefalópodos, moluscos, crustáceos, tiburones, rayas, zooplancton, camarones, cangrejos, langostas, plantas marinas y algas (Cortés, 1999). De acuerdo con Torres-Rojas *et al.* (2006), *S. lewini* presenta cambios durante su vida; los tiburones pequeños viven en aguas costeras y se alimentan de peces bentónicos y neríticos mientras que los adultos viven en aguas oceánicas y suelen alimentarse de peces epipelágicos y neríticos y de cefalópodos.

La población de parásitos generalmente está distribuida de manera desigual entre las especies de sus hospederos. Desde una perspectiva ecológica o epidemiológica, el uso desigual de las diferentes especies de hospederos, en el supuesto de que refleja el éxito reproductivo de los parásitos en estos diferentes hospederos, puede tener implicaciones para la dinámica de la población de parásitos; por ejemplo, si una especie de parásito utiliza seis especies de peces dentro de una localidad, es probable que sólo alcanzará altos niveles de infección en 1 ó 2 de estas especies y es menos abundante en las otras especies de hospederos (Poulin, 2004).

De acuerdo con Loot *et al.* (2006) y Lagrue *et al.* (2011) existen tres factores que juegan un papel esencial en ciclo de vida de un parásito de acuerdo al concepto de filtro de Combes (1991): (1) filtro de encuentro, es decir, la probabilidad de encuentro entre hospedero y parásito, excluyendo todas las especies en donde el parásito no puede encontrarse por razones ecológicas o etológicas; (2) filtro de compatibilidad, es decir la compatibilidad fisiológica e inmunológica entre parásito y hospedero, determinando el rango de hospederos usados por el parásito; y (3) la especificidad (parásito-hospedero) es decir, los parásitos deben explotar preferentemente o exclusivamente a hospederos con quien han coevolucionado.

De acuerdo con Ko (1975), quien además de reportar a adultos maduros e inmaduros (machos sin espermatozoides en el conducto deferente y hembras sin huevos en los úteros) en *Aetobatus flagellum*, describió dos estados larvales (larvas de segundo y tercer estadio) en las ostras *C. gigas*. Las diferenció con base en rasgos que se mencionarán a continuación, lo que indica que en este segundo hospedero intermediario se lleva a cabo la tercera muda (AdvL₃-L₄), a causa del fenómeno de la precodidad (véase siguiente párrafo). Las larvas de segundo estadio (consideradas en el presente trabajo como larvas de tercer estadio avanzado) son gusanos pequeños (menores a 8 mm) con cabeza cónica, seis hileras de ganchos cefálicos con 19-22 μm de longitud, con una distancia entre las hileras de 5-7 μm , pseudolabios pequeños, dimorfismo sexual presente (en las hembras el primordio genital es largo y estrecho en la parte anterior, situado a corta distancia del ano; se consideraron machos a aquellos cuya estructura similar no se pudo observar cerca del ano). Las larvas de tercer estadio (consideradas en el presente trabajo como larvas de cuarto estadio) son gusanos largos

y delgados (mayores a 8 mm) con cabeza bulbosa, con siete hileras de ganchos cefálico con 7-26 μm de longitud, distancia entre hileras de 10-17 μm , primera hilera con sólo seis ganchos poco visibles [consideradas en el presente trabajo como la tercera hilera de ganchos rudimentarios, tres ventrales y tres dorsales centrales (cero laterales), ausentes en la fase larvaria anterior], pseudolabios anchos con cuatro papilas, además un par de papilas pequeñas con una base bulbosa que conducen a una región tubular situada dorsal y ventralmente en los pseudolabios (consideradas en el presente trabajo como la segunda hilera de ganchos rudimentarios, ausente en la fase larvaria anterior), dimorfismo sexual presente (hembras con el primordio genital largo y delgado, situado en la parte posterior a corta distancia del ano, el cual presenta forma de corazón; machos sin la estructura mencionada anteriormente).

Por otro lado, existe la posibilidad de que las L_3 se desarrollen a L_4 o incluso a L_5 en el hospedero intermediario o en un hospedero paraténico; a este proceso se le denomina precocidad, lo cual se entendería como un crecimiento y/o desarrollo más allá de lo esperado en este hospedero. Esta estrategia le permite al parasito compensar el comportamiento del hospedero u otros factores que podrían restringir la transmisión o reducir los límites en espacio y tiempo hacia el hospedero definitivo. Este proceso también acelera la producción de gametos para cuando el parasito finalmente llegue al hospedero definitivo (Anderson, 1988; Anderson & Bartlett, 1993). La precocidad se manifiesta de cuatro formas o niveles: 1) tamaño inusual de la L_3 , 2) desarrollo precoz de los primordios genitales en la L_3 , 3) muda a L_4 en el hospedero intermediario o paraténico, y 4) desarrollo de subadultos en el hospedero intermediario o paraténico (Anderson, 1988; Anderson & Bartlett, 1993).

El ciclo de vida de *Echinocephalus* es complejo; sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos y con lo observado por Ko (1975) y mencionado por Anderson (1988) y Anderson & Bartlett (1993) y discutido en párrafos anteriores, se propone un ciclo de vida considerando lo establecido por Lee (2002), en el que la historia de vida de todos los nemátodos consiste de un huevo, cuatro estadios larvarios y un quinto estadio (el adulto), siendo en este último en donde las estructuras reproductivas llegan a un desarrollo total y funcional, mediados por cuatro procesos de muda.

Las formas adultas maduras albergadas en la válvula espiral de las rayas copulan y los huevos salen al exterior junto con la materia fecal, la cual es dispersada en los sedimentos conforme al comportamiento del hospedero definitivo (la raya *H. schmardae*). En estos huevos se desarrolla una larva de primer estadio (L_1), la cual sufre una muda para dar lugar a la larva de segundo estadio (L_2). Posteriormente la L_2 eclosiona quedando adherida al sustrato, la cual es ingerida por copépodos como primeros hospederos intermediarios. Dentro de su hemocele la L_2 muda a larva de tercer estadio temprano (EaL_3). Cuando los copépodos son ingeridos por bivalvos como ostras (*Argopecten aequisulcatus*) y/o peces bentónicos (*S. plagiusa*) la EaL_3 crece hasta alcanzar el tercer estadio avanzado ($AdvL_3$) (menor a 8 mm), posteriormente puede mudar (por el fenómeno de precocidad ya mencionado) a larva de cuarto estadio (L_4) (más de 8 mm y hasta 20 mm o más), y finalmente cuando éstos son consumidos por rayas la $AdvL_3$ muda a L_4 o bien la ya desarrollada L_4 se convierte en adulto (L_5), iniciándose así un nuevo ciclo. Otra vía de infección por la cual las rayas adquieren L_4 es por la ingesta de peces teleósteos (*M. undulatus*, *A. quadricornis* y *C. latus*) que

actúan como hospederos paraténicos, los cuales adquieren L₄ por el consumo de bivalvos y peces bentónicos o bien AdvL₃ que posteriormente mudan a L₄.

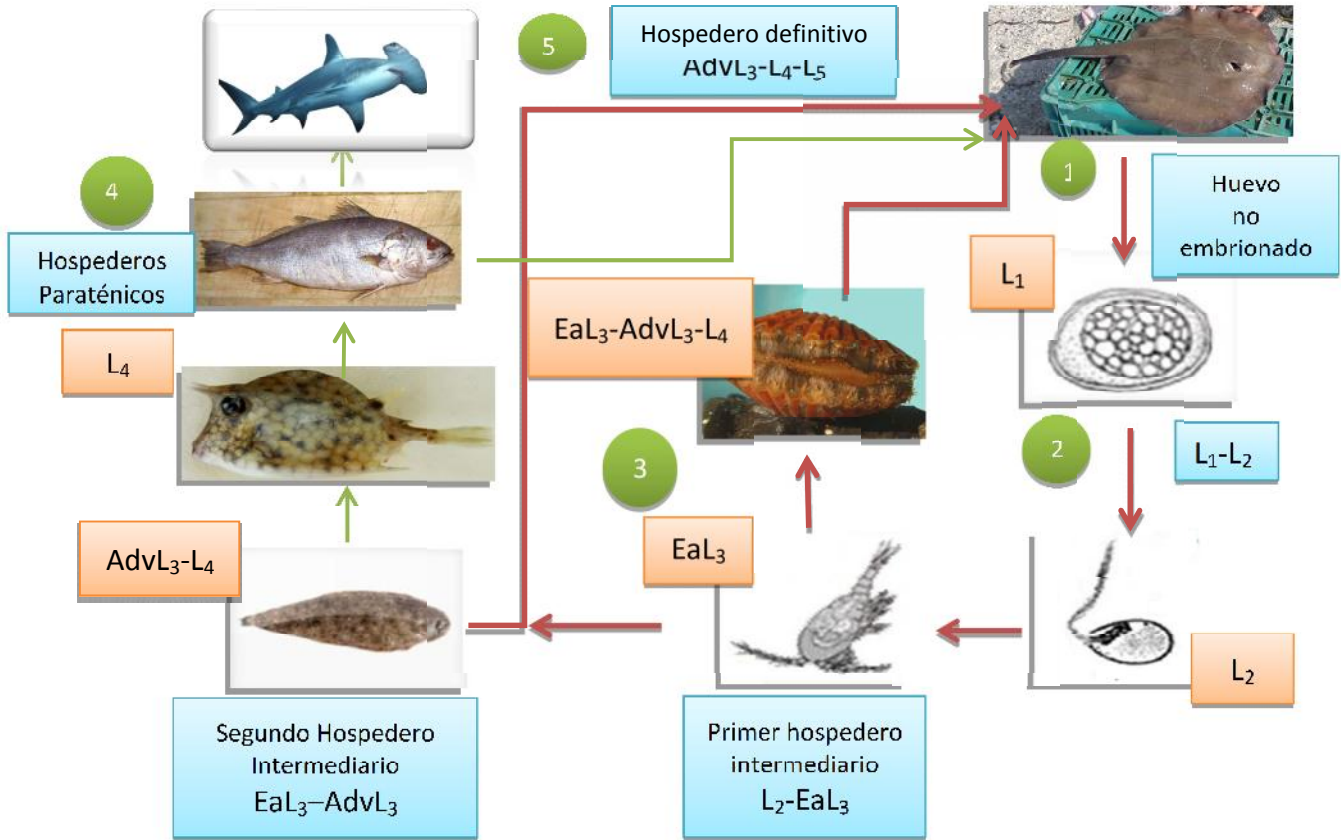


Figura 6. Propuesta del ciclo de vida de *Echinocephalus* spp.

b. Laboratorio

i. Morfología de los adultos

Los adultos encontrados de *Echinocephalus* sp. en el mes de mayo, de acuerdo con las características morfológicas estudiadas, presentan un patrón similar al de *E. janzeni*, basado en el número de hileras de ganchos en el bulbo cefálico; 23 a 40 hileras en los gusanos del presente estudio y de 30 a 38 hileras para la especie mencionada. No obstante, *E. janzeni* sólo ha sido reportada para el Pacífico, la Laguna del Mar Muerto,

sur de México y frente a las costas de Costa Rica (Hoberg *et al.* 1998); por lo tanto estos gusanos no pueden ser considerados como *E. janzeni*.

Los caracteres observados en los gusanos de esta investigación fueron contrastados con *E. diazi*, ya que el hospedero-tipo de esta especie es *H. schmardae*, la cual tiene un amplio rango de distribución que va desde Veracruz hasta Guyana (IUCN, 2015); lo anterior podría sugerir que los adultos obtenidos pertenecen a *E. diazi*. Sin embargo, el número de hileras de ganchos del bulbo cefálico de esta especie caribeña es de 27 a 29 (Troncy, 1969; Hoberg *et al.* 1998), mientras que el número observado en los adultos registrados en la presente investigación es de 23 a 36, lo cual indica que estos ejemplares no pertenecen a dicha especie. No obstante, la descripción de los adultos en esta investigación coincide con las características de los gusanos reportados por Guerra-García & Vivas-Téllez (2013), quienes observaron un rango de hileras en el bulbo cefálico de 28 a 40, nombrándolos como *Echinocephalus* sp. 1.

ii. Morfología de las larvas

De acuerdo con la literatura consultada, el número de ganchos rudimentarios laterales en la tercera hilera proporciona un criterio taxonómico fiable para la identificación de larvas del género (p. ej., Guerra-García & Vivas-Téllez, 2013). Con base en las características observadas en el presente estudio, todas las larvas obtenidas de *M. undulatus* presentan los mismos patrones de ganchos rudimentarios laterales en la tercera hilera (2-3-2 y 3-3-3), las de *C. latus* con 2-3-3, las de *H. schmardae* con 3-3-3, las de *A. quadricornis* con 2-3-2 y las de *S. lewini* con 2-3-2, todas pertenecientes a la misma especie, *Echinocephalus* sp. 1, que tiene un patrón de 2-3-3 y 3-3-3.

7.2 Tabasco y Costa de Guerrero

Las condiciones ambientales y biológicas locales de lagunas con influencia de agua marina y dulce ejercen un efectos en las comunidades de parásitos (Violante *et al.* 2010), es decir, el fenómeno de incremento estacional en el volumen de descarga de los ríos, así como el de las mareas provocan cambios en la composición ictiofaunística e incrementan la probabilidad de dispersión de formas larvales de algunos parásitos (Rodríguez-González & Vidal-Martínez, 2008).

El objetivo de las recolectas en el estado de Tabasco se hizo para determinar si *Echinocephalus* sp. 1 estaba presente en el punto más norteño de la distribución de su hospedero definitivo *H. schmardae* (Reséndez-Medina & Kobelkowsky, 1991). Por tal motivo, se revisaron hospederos muy parecidos a los examinados y encontrados parasitados en el estado de Campeche. A pesar que en dicha localidad no se revisaron rayas *H. schmardae*, es muy probable que la especie de *Echinocephalus* no esté presente en la laguna El Carmen.

En el Pacífico Mexicano se han reportado dos especies de *Echinocephalus*. Millemann (1963) reportó a *E. pseudouncinatus* en dos hospederos: (1) el tiburón cornudo *Heterodontus francisci* de varias localidades del Mar de Cortés, BC (adultos maduros) y de la Bahía de San Felipe, BC (Mar de Cortés) (adultos inmaduros) y (2) la raya murciélago *Myliobatis californica* de la misma localidad [adultos inmaduros, juveniles de cuarto estadio (considerados en el presente trabajo como L₅ juveniles), juveniles de tercer estadio en proceso de muda (considerados en el presente trabajo como larvas de cuarto estadio en proceso de muda) y juveniles de tercer estadio (considerados en el presente trabajo como larvas de cuarto estadio)]; sin embargo, Guerra-García & Vivas-

Téllez (2013) mencionan que de acuerdo con el número de hileras de ganchos en el bulbo cefálico, la cantidad de ganchos por hilera y la cantidad y distribución de las papilas caudales en los machos, las larvas de cuarto estadio en proceso de muda y los L₅ juveniles encontrados en su válvula espiral pertenecen a la especie *E. sinensis*, lo cual significaría el primer registro de esta especie del Viejo Mundo para México. Hoberg *et al.* (1998) y Guerra-García & Vivas-Téllez (2013) reportaron la presencia de *E. janzeni* en el estado de Chiapas. Los muestreos en las localidades del estado de Guerrero se hicieron con base en el registro de *Echinocephalus* sp. por Violante *et al.* (2010), quienes encontraron larvas en robalos (*Centropomus nigrescens*) capturados en la laguna de Chautengo, Guerrero. Sin embargo, no pudo ser identificada la especie del parásito. Por lo anterior, la(s) especie(s) de *Echinocephalus* a encontrar sería(n) (1) *E. pseudouncinatus* por la presencia de *Heterodontus mexicanus* en la zona muestreada (Yáñez-Arancibia, 1978), la cual nunca ha sido reportada como hospedero de *Echinocephalus* pero pertenece al mismo género que *H. francisci*, hospedero habitual de *E. pseudouncinatus* sin distribución para Guerrero o bien (2) *E. sinensis* por la presencia de *Aetobatus narinari*, en la zona, aunque el hospedero-tipo de *E. sinensis* es *Aetobatus flagellum*, ambas pertenecientes al mismo género y a la misma familia de *M. californica* (Myliobatidae) (no presente en el área de estudio); es decir, es posible que la especie de *Echinocephalus* haya pasado de *A. flagellum* de China a *A. narinari* ya en México y después a *M. californica* (Milleman, 1963), aunque se haya descrito también como *E. pseudouncinatus*. Por otro lado, a pesar de los registros de *E. janzeni* en el sur del Pacífico se descarta la presencia de esta especie en el estado de Guerrero debido a la distribución del hospedero-tipo *Himantura pacifica*, que abarca desde la costa sur del estado de Oaxaca hasta las aguas costarricenses (Lovejoy, 1996).

Algunos autores han señalado que los efectos locales pueden determinar si las especies de parásitos están presentes o no en una población dada de hospederos. Es muy probable que las asociaciones de pares entre las especies de helmintos en los peces sean simplemente transferidas de las asociaciones existentes en hospederos intermediarios o que no tienen nada que ver con las interacciones interespecíficas que ocurren en el hospedero. La variación en el tiempo o en el espacio en la disponibilidad relativa de las diferentes especies de hospederos intermediarios puede dar lugar a diferencias entre las asociaciones entre especies de helmintos en el hospedero definitivo (Poulin & Valtonen, 2001).

Después de un proceso de transmisión, la movilidad del hospedero en un rango geográfico, es el mecanismo más importante de dispersión para muchos parásitos (Sousa & Grosholz, 1991), aunque la dispersión de un parásito no asegura la reproducción ni que complete su ciclo de vida.

Considerando los resultados obtenidos en este trabajo y las comparaciones respecto a otros autores, es necesario recrear el ciclo de vida de *Echinocephalus* experimentalmente en el laboratorio para esclarecer con exactitud las características morfológicas de los estadios larvarios y el tiempo y la ubicación de los procesos de muda.

8. CONCLUSIONES

- Las larvas obtenidas de *Micropogonias undulatus*, *Acanthostracion quadricornis*, *Sphyrna lewini*, *Caranx latus* e *Himantura schmardae* pertenecen a *Echinocephalus* sp. 1;
- *M. undulatus*, *A. quadricornis* y *S. lewini* representan nuevos registros de hospederos de *Echinocephalus* sp. 1;
- Los adultos obtenidos de *H. schmardae* pertenecen a *Echinocephalus* sp. 1;
- El aporte de nuevos hospederos intermediarios, paraténicos y definitivos confirma el establecimiento exitoso del ciclo de vida del *Echinocephalus* en el estado de Campeche;
- Si bien falta revisar ejemplares de *H. schmardae*, es muy probable que el género *Echinocephalus* no esté presente en la laguna “El Carmen”, Tabasco;
- Es necesario revisar más hospederos para establecer el estatus de la(s) especie(s) de *Echinocephalus* (*E. pseudouncinatus* y/o *E. sinensis*) presente(s) en las costas de Guerrero.

9. LITERATURA CONSULTADA

- Ali AH & NK Al-Salim. 2013. First record of five larval nematode species from fishes of Iraq. *Basrah Journal of Agricultural Sciences*, **26** (Special issue 1): 142-156.
- Al-Zubaidy AB. 2011. Larvae of *Echinocephalus overstreeti* Deardorff and Ko, 1983 (Nematoda: Gnathostomatidae) in the Red Sea fish, *Abalistes stellatus* (Balistidae), Yemen coastal waters. *Journal of King Abdulaziz, Marine Science*, **22**: 31-43.
- Anantaraman S. 1964. A juvenile *Echinocephalus uncinatus* (Molin, 1858) in the marine gastropod, *Hemifusus pugilinus* (Born), with notes on the genus *Echinocephalus* (Nematoda: Gnathostomatidae). *Annals and Magazine of Natural History, Series 13*, **7** (74): 101-105.
- Anderson RC. 1988. Nematode transmission patterns. *Journal of Parasitology*, **74**: 30-45.
- Anderson RC. 1996. Why do fish have so few roundworm (nematode) parasites? *Environmental Biology of Fishes*, **46**: 1-5.
- Anderson RC. 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. 2nd ed. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK, 650 pp.
- Anderson RC & CM Bartlett. 1993. The significance of precocity in the transmission of the nematode parasites of vertebrates. *Canadian Journal of Zoology*, **71** (10): 1917-1922.

- Arceo-Carranza D & X Chiappa-Carrara. 2015. Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, **43** (4): 621-631.
- Arya S. 1986. Revisión histórica y distribución geográfica de las diversas especies del género *Echinocephalus* Molin, 1858 (Nematoda), con una clave para las especies. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, **57** (1): 49-52.
- Ayala-Pérez LA. 2006. *Modelo de simulación de la comunidad de peces en el área natural protegida Laguna de Términos Campeche, México*. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F., 208 pp.
- Azmat R, S Fayyaz, N Kasi, SJ Mahmood & F Uddin. 2008. Natural bioremediation of heavy metals through nematode parasite of fish. *Biotechnology*, **7** (1): 139-143.
- Baylis HA & C Lane. 1920. A revision of the nematode family Gnathostomatidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 245-310.
- Beveridge I. 1985. A redescription of *Echinocephalus uncinatus* Molin, 1858 (Nematoda: Gnathostomatoidea) from European rays, *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4^e sér., section A, **7** (4): 781-790.
- Beveridge I. 1987. *Echinocephalus overstreeti* Deardorff & Ko, 1983 (Nematoda: Gnathostomatoidea) from elasmobranchs and molluscs in South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **111** (2): 79-92.

- Brooks DR & TL Deardorff. 1988. *Rhinebothrium devaneyi* n. sp. (Eucestoda: Tetraphyllidea) and *Echinocephalus overstreeti* Deardorff and Ko, 1983 (Nematoda: Gnathostomatidae) in a thorny back ray, *Urogymnus asperrimus* from Enewetak Atoll, with phylogenetic analysis of both species groups. *Journal of Parasitology*, **74** (3): 459-465.
- Bush AO, KD Lafferty, JM Lotz & AW Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* **83** (4): 575-583.
- Cárdenas-Callirgos J & J Iannacone. 2008. New approach about Neotropical helminthology. *Neotropical Helminthology*, **2** (2): 42-46.
- Cheng T. 1978. Larval nematodes parasitic in shellfish. *Marine Fisheries Review*, **40** (10): 39-42.
- Combes C. 1991. Ethological aspects of parasite transmission. *The American Naturalist*, **138** (4); 866-880.
- Cortés E. 1991. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *Journal of Marine Science*, **56**: 707-717.
- Darnell RM. 1958. Food habits of fishes and larger Invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publications of the Institute of Marine Sciences of the University of Texas*, **5**: 353-416.
- Deardorff TL & RC Ko. 1983. *Echinocephalus overstreeti* sp. n. (Nematoda: Gnathostomatidae) in the stingray, *Taeniura melanospilos* Bleeker, from the Marquesas Islands, with comments on *E. sinensis* Ko, 1975. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **50** (2): 285-293.

- Deardorff TL, DR Brooks & TB Thorson. 1981. A new species of *Echinocephalus* (Nematoda: Gnathostomatidae) from Neotropical stingrays with comments on *E. diazi*. *Journal of Parasitology*, **67** (3): 433-439.
- Del Ángel-Coral HM & D González-Solís. 2005. Endohelminthos de la mojarra blanca, *Gerres cinereus*, en la costa sur del estado de Quintana Roo, México. *Memorias del XVII Congreso Nacional de Zoología*, Monterrey, NL, p. 103.
- Diaz RJ. 1982. Habitat suitability index models: juvenile Atlantic croaker. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, FWS/OBS-82/10.21, 22 pp.
- Diaz-Ungría C. 1973. Helminthos endoparásitos de Venezuela. *Ciencias Veterinarias, Maracaibo*, **3** (1-2): 37-242.
- Diaz-Ungría C. 1978. Helminthos parásitos de vertebrados en el estado de Zulia (Venezuela). Algunas especies nuevas para Venezuela. *Veterinaria Tropical*, **3**: 15-37.
- Gómez del Prado-Rosas MC. 1983. Hallazgo de una forma larvaria de *Echinocephalus* sp. (Nematoda: Gnathostomidae) en *Agropecten circularis* y *Lyropecten subnodosus* (Mollusca: Lamellibranchia) de la Laguna Ojo de Liebre, Guerrero Negro, BCS. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, **53** (1): 421-431.
- Gómez del Prado-Rosas MC. 1984. Presencia de *Echinocephalus pseudouncinatus* (Nematoda: Gnathostomidae) en *Heterodontus francisci*, (Pisces: Elasmobranchii), en Baja California Sur, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, **55** (2): 13-28.

- González-Solís D, VM Vidal-Martínez & SE Zárate-Pérez. 1988. Nemátodos parásitos del pámpano *Trachinotus carolinus* de algunas localidades en la península de Yucatán, México. *Memorias del VI Congreso Nacional de Ictiología*, Tuxpam, Veracruz.
- González-Solís D, F Moravec, VM Vidal-Martínez & S Zarate-Pérez. 2002. Parasitic nematodes of the Florida pompano, *Trachinotus carolinus*, from the Península of Yucatán, Mexico. *Helminthologia*, **39** (1): 35-40.
- González-Solís D, VM Tuz-Paredes & MA Quintal-Loria. 2009. Nemátodos parásitos del pargo mulato *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758). *El sistema ecológico de la bahía de Chetumal/Corozal: costa occidental del Mar Caribe*, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, pp. 80-87.
- Guerra-García H & IE Vivas-Téllez. 2013. *Identificación y caracterización de larvas de tercer estadio de Echinocephalus Molin, 1858 (Nematoda: Spirurida: Gnathostomatidae) en México (Océanos Pacífico y Atlántico)*. Informe de servicio social para obtener el título de Biólogo, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, México, DF, México, 74 pp.
- Gutiérrez-Estrada M & S Galaviz. 1983. Morfología y sedimentos recientes de las Lagunas del Carmen, Pajonal y La Machona, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, **10** (1): 249-268.
- Gutiérrez-Zavala RM & E Cabrera-Mancilla. 2012. La pesca ribereña de Guerrero. *Instituto Nacional de la Pesca*, México, DF, México, 86 pp.

- Hansen DJ. 1969. Food, growth, migration, reproduction, and abundance of pinfish, *Lagodon rhomboides*, and Atlantic croaker, *Micropogon undulatus*, near Pensacola, Florida, 1963-65. *Fishery Bulletin*, **68** (1): 135-146.
- Hoberg E, D Brooks, H Molina-Ureña & E Erbe. 1998. *Echinocephalus janzeni* n. sp. (Nematoda: Gnathostomatidae) in *Himantura pacifica* (Chondrichthyes: Myliobatiformes) from the Pacific coast of Costa Rica and Mexico, with historical biogeographic analysis of the genus. *Journal of Parasitology*, **84** (3): 571-581.
- Hooper JNA. 1983. Parasites of estuarine and oceanic flathead fishes (family Platycephalidae) from northern New South Wales. *Australian Journal of Zoology, Supplementary series*, **90**: 1-69.
- Hopkins SH. 1935. A larval *Echinocephalus* in a Sea Urchin. *Journal of Parasitology*, **21** (4): 314-315.
- IUCN Red List of threatened species, Version 2015-4 (www.iucnredlist.org). *Himantura schmardae*.
- Johnston TH & PM Mawson. 1941. Nematodes from Australian marine mammals. *Records of the South Australia Museum*, **6** (4): 429-434.
- Johnston TH & PM Mawson. 1945. Some parasitic nematodes from South Australian marine fish. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **69** (1): 114-117.
- Ko RC. 1975. *Echinocephalus sinensis* n. sp. (Nematoda: Gnathostomatidae) from the ray (*Aetobatus flagellum*) in Hong Kong, southern China. *Canadian Journal of Zoology*, **53** (4): 490-500.

- Ko RC, B Morton & PS Wong. 1975. Prevalence and histopathology of *Echinocephalus sinensis* (Nematoda: Gnathostomatidae) in natural and experimental hosts. *Canadian Journal of Zoology*, **53** (5): 550-559.
- Lacerda ACF, RM Takemoto & GC Pavanelli. 2008. Digenea, Nematoda, Cestoda, and Acanthocephala, parasites in Potamotrygonidae (Chondrichthyes) from the upper Paraná River floodplain, states of Paraná and Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List*, **4** (2): 115-122.
- Lagrue C, DW Kelly, A Hicks & R Poulin. 2011. Factors influencing infection patterns of tropically transmitted parasites among a fish community: host diet, host-parasite compatibility or both? *Journal of Fish Biology* **79**: 466-485.
- Lee D.L. 2002. Life cycles. In: DL Lee (Ed.), *The biology of nematodes*, Taylor & Francis, London, UK, pp. 61-72.
- Lester RJG, D Blair & D Heald. 1980. Nematodes from scallops and turtles from Shark Bay, Western Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **31** (5): 713-717.
- Loot G, YS Park, S Lek & S Brosse. 2006. Encounter rate between local populations shapes host selection in complex parasite life cycle. *Biological Journal of the Linnean Society*, **89**: 99-106.
- Lovejoy N. 1996. Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of Neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **117**: 207-257.

- Marcogliese DJ. 2004. Parasites: small players with crucial roles in the ecological theatre. *Ecohealth*, **1**: 151-164.
- Marques FPL. 2000. *Evolution of Neotropical freshwater stingrays and their parasites: taking into account space and time*. Ph. D. thesis, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada, 325 pp.
- Matsuura K. 2002. Ostraciidae. In: KE Carpenter (Ed.), *The living marine resources of the West Central Atlantic. Volume 3.- Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*, FAO species identification guide for fishery purposes & American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication No. 5, FAO, Rome, pp. 1980-1987.
- McLean N. 1983. An echinocephalid nematode in the scallop *Argopecten aequisulcatus* (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Invertebrate Pathology*, **42** (2): 273-276.
- Millemann RE. 1951. *Echinocephalus pseudouncinatus* n. sp., a nematode parasite of the abalone. *Journal of Parasitology*, **37** (5): 435-439.
- Millemann RE. 1963. Studies on the taxonomy and life history of echinocephalid worms (Nematoda: Spiruroidea) with a complete description of *Echinocephalus pseudouncinatus* Millemann, 1951. *Journal of Parasitology*, **49** (5): 754-764.
- Moazzam M & N Moazzam. 2014. Some observations on the infestation of the bivalve, *Scapharca natalensis*, by larval nematode *Echinocephalus* (Nematoda: Gnathostomatidae). *Journal of Zoology*, **46** (5): 1455-1458.
- Morand S, P Legendre, SL Gardner & J-P Hugot. 1996. Body size evolution of (Nematoda) parasites: the role of hosts. *Oecologia*, **107**: 274-282.

- Moravec F & J-L Justine. 2006. Three nematode species from elasmobranchs off New Caledonia. *Systematic Parasitology*, **64**: 131-145.
- Moravec F. 2007. Some aspects of the taxonomy and biology of adult spirurine nematodes parasitic in fishes: a review. *Folia Parasitologica*, **54**: 239-257.
- Morsy K, AR Bashtar, N Mostafa, S El Deeb & S Thabet. 2015. New host records of three juvenile nematodes in Egypt: *Anisakis* sp. (Type II), *Hysterothylacium patagonense* (Anisakidae), and *Echinocephalus overstreeti* (Gnathostomatidae) from the greater lizard fish *Saurida undosquamis* of the Red Sea. *Parasitology*, **114**: 1119-1128.
- Obiekezie AI, K Anders, R Lick, H Möller & H Palm. 1992. External lesions and flesh parasites in commercial fishes of Nigerian inshore waters. *Aquatic Living Resources*, **5** (3): 173-183.
- Ogbeibu AO, CE Okaka & BJ Oribhabor. 2014. Gastrointestinal helminth parasites community of fish species in a Niger delta tidal creek, Nigeria. *Journal of Ecosystems*, **2014**: 1-10.
- Overstreet RM & RW Heard. 1978. Food of the Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, from Mississippi Sound and the Gulf of Mexico. 1978. *Gulf Research Reports*, **6** (2): 145-152.
- Pearse JS & RW Timm 1971. Juvenile nematodes (*Echinocephalus pseudouncinatus*) in the gonads of sea urchins (*Centrostephanus coronatus*) and their effect on host gametogenesis. *Biological Bulletin*, **140** (1): 95-103.

- Poulin R. 2004. Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: insights into parasite specialization. *Parasitology*, **130**: 109-115.
- Poulin R & ET Valtonen. 2001. Interspecific associations among larval helminths in fish. *International Journal for Parasitology*, **31** (14): 1589-1596.
- Reséndez-Medina A & Kobelkowaky-Díaz A. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia*, **8** (15): 91-110.
- Reyda FB. 2008. Intestinal helminths of freshwater stingrays in southeastern Peru, and a new genus and two new species of cestode. *Journal of Parasitology*, **94** (3): 684-699.
- Rodríguez-González A & VM Vidal-Martínez. 2008. Las comunidades de helmintos del lenguado (*Symphurus plagiusa*) en la cosa de Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **79** (1): 159-173.
- Sánchez-Ramírez C & VM Vidal-Martínez. 2002. Metazoan parasite infracommunities of Florida Pompano (*Trachinotus carolinus*) from the coast of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Parasitology*, **88** (6): 1087-1094.
- Santana-Piñeros AM, D Pech & VM Vidal-Martínez. 2012. Spatial structure of the helminth parasite communities of the tonguefish, *Symphurus plagiusa*, from the Campeche coast, southern Mexico. *International Journal for Parasitology*, **42** (10): 911-920.
- Segovia-Salinas F, F Jiménez-Guzmán, J Hernández-Piñero & H Garza-Fernández. 1993. Estudio con microscopía de luz y microscopía electrónica de

barrido de *Echinocephalus* sp. 2nd International Congress on Electron Microscopy, Cancún, Quintana Roo, México.

- Shipley AE & J Hornell. 1905. Further report on parasites found in connection with the Pearl Oyster Fishery at Ceylon. In: WA Herman (Ed.), *Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar*, Part 3, pp. 49-56.
- Shipley AE & J Hornell. 1906. Report on the cestode and nematode parasites from the marine fishes of Ceylon. In: WA Herdman (Ed.), *Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar*, Part 5, pp. 43-96.
- Silvano RAM. 2001. Feeding habits and interspecific feeding associations of *Caranx latus* (Carangidae) in a subtropical reef. *Environmental Biology of Fishes*, **60**: 465-470.
- Sousa WP & ED Grousholz. 1991. The influence of habitat structure on transmission of parasites. In: SS Bell, (Eds.), ED McCoy & HR Mushinsky, *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*, Population and Community Biology Series, Volume 8, Chapman & Hall, St. Edmundsbury Press Ltd., Suffolk, UK, pp. 300-324.
- Stickney RR, GL Taylor & DB White. 1975. Food Habits of Five Species of Young Southeastern United states Estuarine Sciaenidae. *Chesapeake Science*, **16** (2): 104-114.

- Takemoto RM, GC Pavanelli, MAP Lizama, ACF Lacerda, FH Yamada, LHA Moreira, TL Ceschini & S Bellay. 2009. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Check List*, **4** (2): 115-122.
- Torres-Rojas Y, A Hernández-Herrera & F Galván-Magaña. 2006. Feeding habits of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Mazatlán waters, southern Gulf of California, México. *Cybium*, **30** (4): 85-90.
- Troncy PM. 1969. Description de deux nouvelles espèces de nématodes parasites de poissons. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 2^e sér., **41** (2): 598-249.
- Tuz-Paredes VM & D González-Solís. 2005. Nemátodos parásitos del pargo mulato, *Lutjanus griseus*, en la costa sur del estado de Quintana Roo. *Memorias del XVII Congreso Nacional de Zoología*, Monterrey, Nuevo León. p. 102.
- Vega-Cendejas ME, M Hernández & F Arreguín-Sánchez. 1994. Trophic interrelations in a beach seine fishery from the northwestern coast of the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Fish Biology*, **44**: 647-659.
- Vega-Cendejas ME, M Hernández de Santillana & AG de la Cruz. 1997. *Los peces de la Reserva de Celestún, Península de Yucatán*. Pronatura AC/The Nature Conservancy/CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, 171 pp.
- Vicente JJ, RM Pinto & O Aguilera. 1989. On *Dichelyne* (*Cucullanellus*) *elongatus* (Tornquist, 1931) Petter, 1974: South American correlated species (Nematoda, Cucullanidae) and some other helminths of *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Pisces, Sciaenidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **84** (3): 357-361.

- Violante-González J, E Mendoza-Franco, A Rojas-Herrera & S Gil-Guerrero. 2010. Factors determining parasite community richness and species composition in black snook *Centropomus nigrescens* (Centropomidae) from coastal lagoons in Guerrero, Mexico. *Parasitology Research*, **107** (1): 59-66.
- Yáñez-Arancibia A. 1978. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, Publicación Especial No. 2, 306 pp.